

УДК 598.2 + 591.9 + 574.9

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Жуков В.С.¹, Дмитриев А.Е.²

¹ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: vszhukov1955@mail.ru ;

²Биологический факультет МГУ, Москва, Россия, e-mail: zzu@inbox.ru

Обсуждаются результаты классификации 114 вариантов населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период. Использованы данные, собранные со второй половины июня до конца июля 1971-2008 гг. Протяжённость учётных маршрутов составила 4519 км. Наилучшей признана классификация из 8 классов населения. В местообитаниях суши с юга на север в период гнездования общее суммарное обилие птиц уменьшается, а на водоёмах и водотоках увеличивается. Население птиц местообитаний суши средней полосы субарктических тундр делится по сходству между двумя классами. Орнитоценозы тундровых ландшафтов плакора этой полосы объединяются с населением птиц арктических и северных субарктических тундр, а пойм и болот – с населением птиц южных субарктических тундр. Наибольшее значение в распределении птиц имеют состав растительности, увлажненность, обводненность и рельеф. Меньше влияют подзональность, численность леммингов, заболоченность и особенно антропогенная трансформация местообитаний.

Ключевые слова: тундра, птицы, классификация, население птиц, структурный граф.

SPATIAL-TYOLOGICAL STRUCTURE AND ORGANIZATION OF BIRDS' COMMUNITIES OF TUNDRA ZONE OF THE WEST-SIBERIAN PLAIN IN BREEDING SEASON

Zhukov V.S.¹, Dmitriev A.E.²

¹Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: vszhukov1955@mail.ru ;

²Biological faculty of Moscow State University, Moscow, Russia, e-mail: zzu@inbox.ru

Results of classification of 114 variants of the birds' communities of tundra zone of the West-Siberian plain in breeding season are discussed. The data are received from second half of June on the end of July, 1971–2008. Extent of routes of accounts of birds is 4519 km. The best classification consists of 8 classes of variants of the birds' communities. In terrestrial habitats from South to North total abundance of birds are decreases, but on the water-holes and watercourses are increases. Based on the results of the automatic classification, birds' communities of the middle belt of subarctic tundra are divided between the two groups of habitats. The birds' communities of zonal tundra landscapes are closer to the birds' communities of the Arctic and Northern subarctic tundra whole and the birds' communities of floodplains and wetlands closer to the birds' communities of the southern subarctic tundra whole. The largest value in the distribution of birds have the composition of the vegetation and so the influence of humidity, percentage of water-holes and watercourses and topography. Less important are habitats subzonal distribution, number of lemmings, and percentage of swamps and, especially, the anthropogenic transformation of habitats.

Keywords: tundra, birds, classification, birds' communities, structural graph.

В тундровой зоне Западно-Сибирской равнины отмечено 218 видов птиц, из них 138 гнездятся [8, 10]. Хорологический анализ гнездовой орнитофауны этой территории показал, что, согласно макроареалогической характеристике, наиболее значимую часть гнездящейся орнитофауны составляют относительно широко распространённые арктогейские голарктические и трансдолготно-палеарктические виды [10]. По зонально-ландшафтному распределению среди гнездящихся птиц преобладают виды гипоарктические, бореальные, температурно-субтропические, температурные, гемиарктические и зоарктические. При совмещении макроареалогической и зонально-ландшафтной характеристик наиболее

многочисленны две группы трансдолготно-палеарктических видов (гипоарктические и температурно-субтропические) и голарктические бореальные виды. Классификация локальных орнитофаун тундровой зоны Западно-Сибирской равнины показала, что наиболее значимая орнитофаунистическая граница проходит между южной и средней подзональными полосами субарктических тундр, и несколько менее значима граница между подзонами арктических и субарктических тундр [9].

Цель исследования – оценить территориальную неоднородность населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в период размножения, сравнить её с орнитофаунистической неоднородностью и выявить основные факторы, влияющие на формирование пространственно-типологической структуры и организации населения этой группы позвоночных животных с точки зрения методологии факторной зоогеографии [20, 21].

Материал и методы исследования

Учёты птиц проведены без ограничения ширины трансекта, с последующим пересчётом обилия на площадь по средним групповым дальностям обнаружения, рассчитанным интервальным методом [20]. Большинство учётов проведено на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах. По каждому местообитанию данные усреднены за первую половину лета (16 июня – 31 июля). В целом для большей части населения птиц это время близко периоду гнездования [11]. Протяженность основных учётных маршрутов, включая литературные данные, составила 3516 км, дополнительных (когда учитывали отдельные виды) – 1003 км, всего 4519 км. Данные всех учётов птиц, в том числе на реках, озёрах и вдоль береговых линий морских заливов, приведены в числе особей на 1 км². Опубликованные материалы по плотности населения птиц с полуострова Ямал использованы только в тех случаях, когда они были даны по отдельным местообитаниям, а не на территорию стационаров в целом [22, 23]. В тех случаях, когда данные по Ямалу представлены числом пар или гнёзд, эти показатели удвоены. С учётом литературных данных, материалы собраны в 1971–1974, 1978, 1981, 1983–1991, 2002, 2003, 2005–2008 гг., т.е. в течение 21 полевого сезона.

Тундровая зона Западно-Сибирской равнины делится на подзоны арктических и субарктических тундр, при этом вторая включает 3 подзональные полосы (северных моховых, низкокустарниковых и южных кустарниковых тундр) [12]. В настоящей статье подзональные полосы названы, соответственно, северная, средняя и южная. Координаты и сроки работ для большинства ключевых участков указаны ранее [4]. Кроме того, нами использованы данные по учётам птиц на других участках подзоны субарктических тундр (рис. 1).

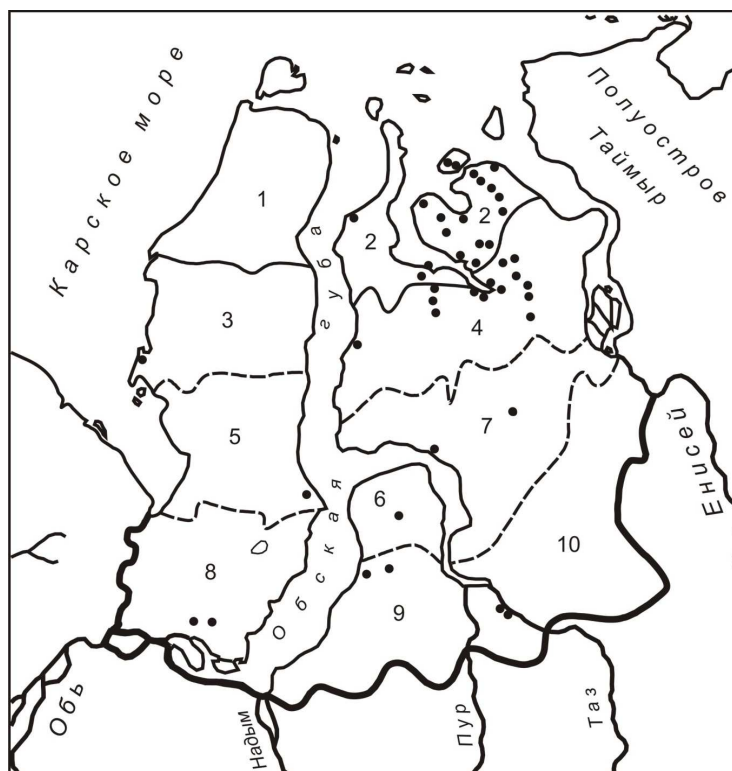


Рис. 1. Зонально-подзональное деление тундровой зоны Западно-Сибирской равнины и места сбора материала

Условные обозначения. Границы: — - лесной и тундровой зон; - - подзон арктических и субарктических тундр; - подзональных полос подзоны субарктических тундр.

Участки: Подзона арктических тундр: 1, 2. Подзона субарктических тундр: подзональная полоса северных моховых субарктических тундр: 3, 4; подзональная полоса низкокустарниковых субарктических тундр: 5, 6, 7; подзональная полоса южных кустарниковых субарктических тундр: 8, 9, 10. Участки 1, 3, 5 и 8 – полуостров Ямал; участки 2, 4, 7 и 10 – Гыданский полуостров; участки 6 и 9 – Тазовский полуостров.

Точками показаны места проведения учётов птиц.

Материалы обработаны с помощью пакета программ банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Для расчётов использована матрица коэффициентов сходства вариантов населения птиц Жаккара [27] в модификации Р.Л. Наумова [17]. Формула коэффициента Жаккара – Наумова следующая: $K_{J-N} = \Sigma C \cdot 100\% / (A+B-\Sigma C)$, где ΣC – сумма меньших показателей обилия видов, общих для двух сравниваемых вариантов населения; A, B – плотность населения (суммарное обилие) всех видов в первом и втором вариантах населения. Для классификации вариантов населения птиц использована программа KLAFA, алгоритм которой представляет собой объединённый качественный вариант методов главных компонент и кластерного анализа [24]. Оценка связи факторов среды и неоднородности населения птиц сделана по выборке из 114 вариантов населения с помощью линейной качественной аппроксимации (аналога регрессионной модели) [19].

Фоновыми считали виды, обилие которых равно не менее 1 особи/км². Доминантами считали виды, доля которых по тому или иному показателю составляет не менее 10 %. Первые 3 вида, наиболее значимые по какому-либо показателю, считали лидерами, вне

зависимости от их доли. Для каждого класса указаны первые 3 лидера, а в случаях, когда 4-й вид является доминантом, указывали и его. Названия видов даны по списку птиц Северной Евразии в границах бывшего СССР [13] с некоторыми изменениями [6, 7, 26]. Виды чечёток обыкновенная *Acanthis flammea* и пепельная *A. hornemanni* во время учётов трудно различимы, поэтому их считали вместе под общим названием чечётка *A. flammea*. Всего в анализируемой выборке фигурирует 118 видов птиц.

Для каждого местообитания оценены характеристики среды: состав растительности, увлажнённость, обводнённость, рельеф, принадлежность подзоне или подзональной полосе, численность леммингов в год исследования, заболоченность и степень антропогенного влияния (экспертно, в баллах или номинально). Например, фактор "состав растительности" представлен градациями "пойменные леса", "высокие кустарники", "кустарники средней высоты", "низкие кустарники", "травяные местообитания", "мохово-лишайниковые тундры" и "растительность населённых пунктов, берегов озёр и рек". Каждый фактор отражен 0–1-й матрицей (в строках – варианты населения, в столбцах – градации фактора: единица в случаях присутствия фактора, ноль при его отсутствии). Мера значимости фактора или природного режима – доля учтённой при классификациях дисперсии коэффициентов сходства.

Для оценки фактора "численность леммингов" все варианты населения птиц разделили по годам на 4 группы: пик, спад и рост численности леммингов, а также данные, усреднённые за несколько лет по местообитаниям, вне зависимости от численности леммингов. Чаще всего цикл численности леммингов занимает 3 года. У обоих видов леммингов (сибирского *Lemmus sibiricus* и копытного *Dicrostonyx torquatus*) он протекает синхронно. С 1971 и 1985 гг. данные о численности леммингов взяты из литературы [2, 3]. За 1986–1991, 2000–2008 гг. мы использовали собственные учёты. За 1988–2008 гг. использованы данные по динамике численности грызунов с сайта "Arctic birds" [25]. Спады численности леммингов в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины отмечены (указаны только годы сбора данных по населению птиц) в 1971, 1974, 1980, 1983, 1986, 1989, 2003, 2006 и 2008 гг. Рост численности леммингов зафиксирован в 1972, 1978, 1981, 1984, 1987 и 1990 гг. Пики численности пришлись на 1973, 1979, 1985, 1988, 1991, 1994, 2002, 2005 и 2007 (рост и пик) гг.

Результаты исследований и их обсуждение

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе классификации населения с учётом максимальных значений сходства между выделенными классами и максимальным значением снятой дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Наилучшей признана классификация из 8 таксонов, при которой

снятая дисперсия составила 57 %, а коэффициент корреляции 0.7. Структурный граф представляет собой два параллельных вертикальных ряда классов, соединённых в верхней части рисунка, т.е. там, где отражены классы, включающие наиболее северные варианты населения птиц (рис. 2). Вертикальные ряды классов показывают отличия в населении птиц в зависимости от природной зональности территории – левый в местообитаниях суши, в том числе на болотах, правый на водоёмах и водотоках. Кратко полученная структура населения представлена нами ранее [5].

В верхней части рисунка эти два вертикальных ряда связывает 1-й класс, в который вошло население птиц водоёмов, водотоков и прибрежных (приморских) местообитаний суши подзоны арктических тундр. Население птиц прибрежных (приморских) местообитаний суши подзоны арктических тундр ближе орнитоценозам водоёмов и водотоков этой подзоны (1-й класс), а не к населению птиц суши (2-й класс). Это связано, прежде всего, с влиянием здесь приливов и штормов, что приводит к насыщению этих местообитаний водой и песком и делает их переходными между сушей и морем и, как следствие, к преобладанию по обилию водно-околоводных видов: кулика-воробья *Calidris minuta*, галстучника *Charadrius hiaticula* и морянки *Clangula hyemalis*.

Население птиц местообитаний суши средней полосы субарктических тундр распределилось между двумя классами. Орнитоценозы тундрового ландшафта этой полосы вошли в более северный, 2-й класс, куда входит также большинство проб населения местообитаний суши арктических и северных субарктических тундр (кроме населённых пунктов и их ближайших окрестностей). А население птиц пойм и болот средней полосы ближе населению птиц более южного класса, 3-го, т.е. орнитоценозам суши южных субарктических тундр (кроме пойменных лесов, населённых пунктов и их окрестностей). Эти две группы населения птиц (2-й и 3-й классы) разделились, в основном за счёт большего обилия в северной группе кулика-воробья и турухтана *Philomachus pugnax*, а в южной – берингийской трясогузки *Motacilla tschutschensis*, чечётки и белой куропатки *Lagopus lagopus*.

Сообщества птиц населённых пунктов и их ближайших окрестностей (5-й класс) оказались ближе всего населению птиц южной подзональной полосы субарктических тундр, а также пойм и болот средней полосы субарктических тундр (3-й класс). Эти два класса вариантов населения птиц связаны между собой благодаря сходному обилию берингийской трясогузки, краснозобого конька *Anthus cervinus* и желтоголовой трясогузки *Motacilla citreola*. Эти три вида, как и другие несинантропные виды, проникают на территорию населённых пунктов. Однако население птиц застроенных территорий выделяется в

отдельный класс, в основном за счёт большего обилия белой трясогузки *Motacilla alba*, белохвостого песочника

НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ

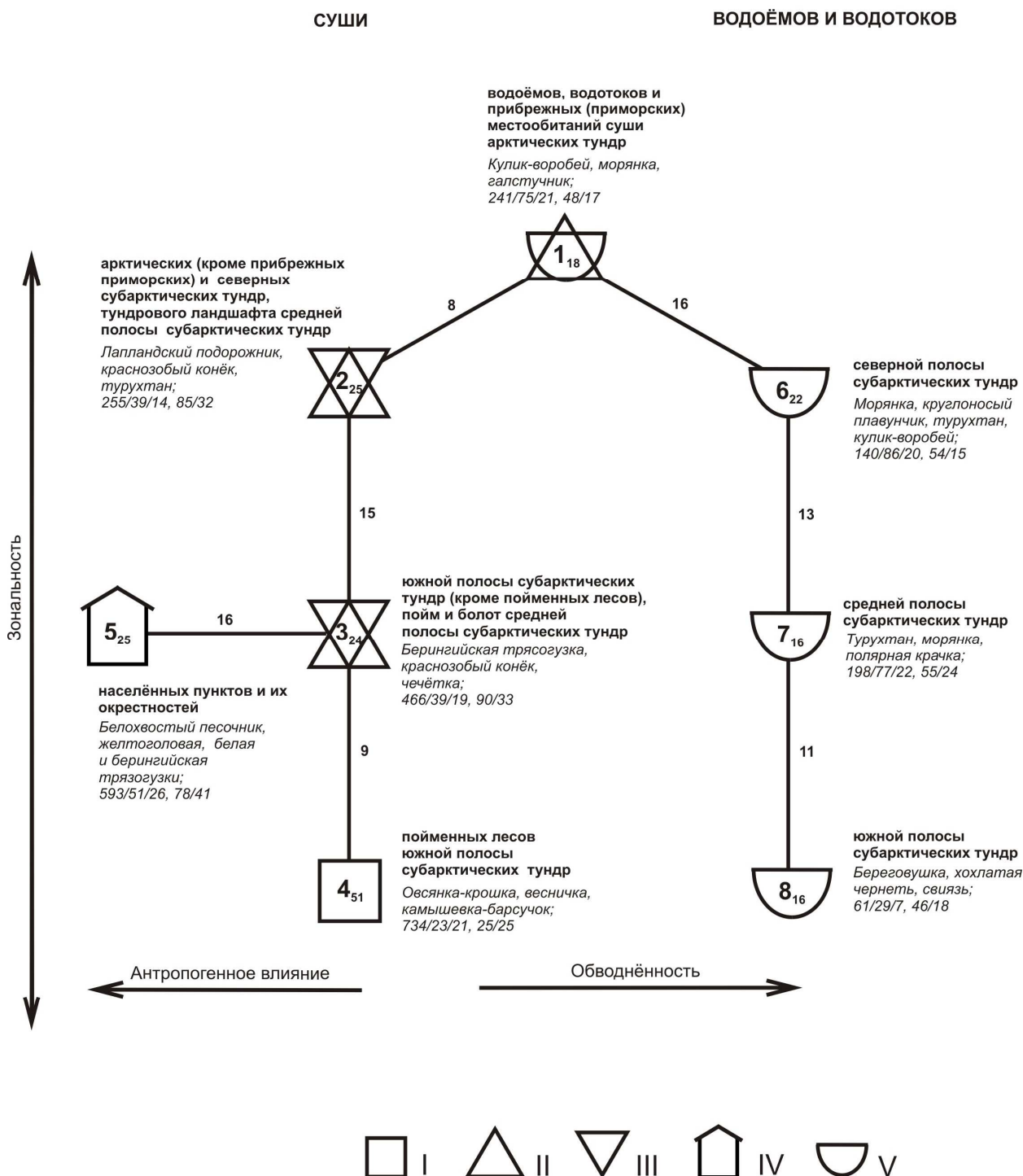


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период

Варианты населения разных групп местообитаний: I – лесов, II – тундрового ландшафта, III – пойм и болот, IV – застроенных территорий, V – водоёмов и водотоков. Направления изменений населения и увеличение проявления факторов показаны стрелками. Каждый значок соответствует группе объединившихся в один класс вариантов населения, при этом большая цифра означает номер группы, а индекс при ней – среднее сходство проб, вошедших в класс. Величины межклассового сходства населения указаны

около каждой линии, соединяющей разные классы. Около каждого класса указаны группы вошедших в него вариантов населения птиц, первые 3-4 вида, преобладающих по обилию, а также 5 цифр (через косые черты), означающие следующие средние по классам значения параметров: суммарное обилие, особей/км² / биомасса, кг / величина трансформируемой населением птиц энергии, ккал в сутки/км² / общее число видов / число фоновых видов.

Calidris temminckii и пуночки *Plectrophenax nivalis* и меньшего – чечётки, белой куропатки, овсянки-крошки *Ocyris pusillus* и круглоносого плавунчика *Phalaropus lobatus*.

В пределах тундровой зоны Западно-Сибирской равнины наиболее сильно от остального населения птиц отличаются некоторые группы орнитоценозов южной подзональной полосы субарктических тундр: водоёмов и водотоков, и, особенно, пойменных лесов (соответственно, 8-й и 4-й классы). Это частично совпадает с орнитофаунистической неоднородностью исследуемого региона, т.к. наиболее сильные отличия в орнитофауне гнездящихся птиц отмечены между средней и южной подзональными полосами субарктических тундр [9].

Итак, при переходе от приморских прибрежных местообитаний суши арктических тундр и связанных с ними водоёмов и водотоков к югу в пределах местообитаний суши вплоть до пойменных лесов южной подзональной полосы субарктических тундр, вначале лидирующие по обилию кулик-воробей, морянка и галстучник уступают место лапландскому подорожнику *Calcarius lapponicus*, краснозобому коньку и турухтану, которые затем заменяются на берингийскую трясогузку и чечётку, которые, далее, уступают место овсянке-крошке, весничке *Phylloscopus trochilus* и камышевке-барсучку *Acrocephalus schoenobaenus*, а на застроенных территориях – белохвостому песочнику, желтоголовой, белой и берингийской трясогузкам. На водоёмах и водотоках, при переходе от подзоны арктических тундр к югу до южной полосы субарктических тундр, вначале лидирующие по численности кулик-воробей, морянка и галстучник заменяются на круглоносого плавунчика, турухтана и полярную крачку *Sterna paradisaea*, которые затем уступают место береговушке *Riparia riparia*, хохлатой чернети *Aythya fuligula* и связи *Anas penelope*.

В местообитаниях суши среди лидирующих по обилию видов преобладают представители отряда Воробьеобразные *Passeriformes*: лапландский подорожник, краснозобый конёк, берингийская, желтоголовая и белая трясогузки, чечётка, овсянка-крошка, весничка и камышевка-барсучок. На водоёмах и водотоках по обилию преобладают не воробьеобразные птицы: кулик-воробей, морянка, галстучник, круглоносый плавунчик, турухтан, полярная крачка, хохлатая чернеть и связь. Таким образом, основные тренды изменений населения птиц в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины в гнездовой период связаны с обводнённостью и зональностью и, в меньшей степени, с антропогенным влиянием и облесённостью.

Видовое богатство. В среднем по населению птиц суши (классы 2–5-й) отмечено 70 видов птиц, а в населении птиц водоёмов и водотоков (классы 1-й, 6–8-й) только 51 вид. Это связано с двумя причинами. Во-первых, число водных видов птиц в нашей выборке меньше (38), чем число сухопутных видов (73), не считая видов, встречающихся в гнездовой период примерно с равной частотой в обоих типах местообитаний (7). Во-вторых, водоплавающих птиц нередко отмечают и на суше (к примеру, у гнёзд), в то время как большинство птиц суши не встречаются на воде. Они могут быть замечены только около воды, поэтому, как правило, не попадают в учёт птиц непосредственно на водоёмах и водотоках.

Суммарное обилие птиц. Максимальное по восьми классам суммарное обилие птиц отмечено в пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (734 особи/км²), несмотря на то, что в этих вариантах населения фигурируют лишь гнездящиеся птицы. Однако, возможно, здесь наблюдается частичное завышение обилия при пересчёте опубликованных данных [23]. Дело в том, что это результат учётов птиц не по методике Ю.С. Равкина [20], как собрано большинство остальных анализируемых в данной статье материалов, а на площадках, выраженное в парах гнездящихся птиц. Возможно, при переводе этих данных в обилие особей/км² (путём умножения числа пар на коэффициент 2), могло возникнуть завышение, к примеру, из-за того, что у ряда видов наблюдается полигиния или из-за других отличий двух указанных выше методик учёта птиц.

Минимальный показатель суммарного обилия птиц (61) отмечен в среднем по водоёмам и водотокам южной полосы субарктических тундр. В целом в местообитаниях суши с юга на север в пределах тундровой зоны в период гнездования прослеживается снижение суммарного обилия птиц. Это связано с ухудшением защитных условий в момент размножения из-за уменьшения высоты растительности, а также, видимо, с общим уменьшением продуктивности местообитаний суши из-за снижения теплообеспеченности. Однако на водоёмах и водотоках суммарное обилие к северу, напротив, как правило, увеличивается. Это объясняется тем, что антропогенное влияние с юга на север уменьшается. Оно сильнее сказывается на водоёмах и водотоках, чем в местообитаниях суши. Это связано с тем, что защитная функция относительно высокой растительности в южных тундрах выше, в то время как на водоёмах и водотоках птицы оказываются более уязвимыми к антропогенному воздействию. Некоторые формы антропогенного влияния (охота, браконьерство, рыбная ловля, судоходство) сильнее сказываются негативно именно на птицах водоёмов и водотоков южных участков тундровой зоны из-за большей плотности населения людей по сравнению с северными тундрами, а также из-за того, что хозяйственная деятельность людей проходит преимущественно в районах водных местообитаний.

В среднем по классам населения птиц водных местообитаний средняя масса одной особи птицы в 5 раз больше, чем в среднем по классам населения птиц суши (соответственно, 451 и 89 г.). При усилении антропогенного воздействия снижается численность, в первую очередь, крупных видов птиц. Так, на юге Ямала, в пределах южной полосы субарктических тундр в 1973 г., по сравнению с 1930-ми годами [15], из-за антропогенного влияния, уменьшилась, в первую очередь, численность ряда крупных видов птиц, в частности, тундрового лебедя *Cygnus columbianus*, белой совы *Bubo scandiacus* и сапсана *Falco peregrinus*. Сходное влияние антропогенных факторов на северо-востоке Азии привело к значительному сокращению численности ряда видов птиц, прежде всего, гусей: тундрового гуменника *Anser serrirostris*, белолобого гуся *Anser albifrons* и пискульки *Anser erythropus* [14].

Кроме того, в отличие от суши, общая продуктивность водных местообитаний, с юга на север, до известных пределов, увеличивается из-за того, что чем ниже температура воды, тем больше кислорода растворено в ней, в частности, в Обской губе [1]. Известно, что биологическая продуктивность поверхностных и приповерхностных вод напрямую зависит от объёма растворённого в воде кислорода. К примеру, летом объём первичной продукции в водах Обской губы с юга на север увеличивается, достигая максимума на границе речной и морской акваторий, которая находится в южной части подзоны арктических тундр, в районе посёлка Тамбей на западном берегу и мысов Хонарасаля и Штормовой – на восточном [16].

Суммарная биомасса птиц. Наибольший показатель суммарной биомассы птиц отмечен в среднем на водоёмах и водотоках северной подзональной полосы субарктических тундр (86 кг/км²). Наименьшие значения этого показателя характерны в среднем для двух классов южной полосы субарктических тундр: водоёмов и водотоков и пойменных лесов (23-29). Средняя суммарная биомасса населения птиц водоёмов и водотоков в гнездовой период почти вдвое больше (67), чем в среднем по местообитаниям суши (38).

Трансформируемая птицами энергия. Наибольший показатель величины трансформируемой птицами энергии характерен для населённых пунктов и их окрестностей (26 тыс. ккал. в сутки/кв. км), т.к. здесь отмечен один из самых высоких показателей суммарного обилия птиц. В большинстве остальных классов величина трансформируемой энергии ниже (14-22). Минимален этот показатель для населения птиц водоёмов и водотоков южной полосы субарктических тундр (7). В отличие от биомассы, в среднем по местообитаниям суши величина трансформируемой птицами энергии не меньше, а больше, чем таковая в среднем по водоёмам и водотокам, хотя и незначительно (соответственно, 20 и 18). Это связано с тем, что на суше существенно больше, чем на водоёмах доля особей отряда *Passeriformes* (уровень метаболизма которых выше, чем у птиц группы *Non-Passeriformes*).

Доля особей видов отряда Passeriformes. По восьми классам пространственно-типологической структуры населения птиц доля особей видов этого отряда снижается в двух направлениях: с юга на север и при переходе от урочищ суши к водоёмам и водотокам (рис. 3). Минимален этот показатель на водоёмах и водотоках от подзоны арктических тундр (10 %) до северной (2 %) и средней (6 %) полос подзоны субарктических тундр. Максимум отмечен в местообитаниях южной полосы субарктических тундр, пойм и болот средней полосы субарктических тундр (3-й класс) (72 %) и особенно в пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (85 %). В среднем по местообитаниям суши доля особей отряда *Passeriformes* почти в 7 раз больше (66 %), чем в среднем по водоёмам и водотокам (10 %).

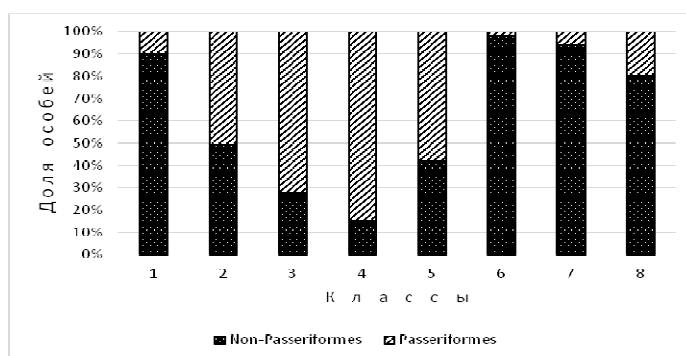


Рис. 3. Пространственные отличия доли особей отряда Passeriformes по классам пространственно-типологической структуры населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины

Индекс интенсивности метаболизма населения птиц. Чтобы оценить, насколько интенсивно населением птиц трансформируется энергия (ккал) из расчёта на 1 г их суммарной биомассы, мы выяснили соотношение этих двух показателей (рис. 4). Наибольший индекс интенсивности метаболизма отмечен в пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (0,97), так как в этом классе наибольшая доля особей видов отряда *Passeriformes*. Далее индекс падает в 5-м и 3-м классах (до 0,5), т.к. доля особей воробьеобразных птиц здесь заметно меньше. Во 2-м классе этот показатель уменьшается до 0,4, а наименьших значений он достигает в 1, 6, 7 и 8-м классах (0,2–0,3), т.к. доля особей отряда *Passeriformes* здесь наименьшая. В среднем по местообитаниям суши индекс интенсивности метаболизма населения птиц вдвое больше (0,6), чем в среднем по водоёмам и водотокам (0,3).

Средняя биомасса одной особи птиц. В пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (4-й класс) отмечена наименьшая из восьми классов средняя биомасса одной особи – 31 г (рис. 5). Несколько больше этот показатель в местообитаниях южной полосы субарктических тундр (кроме пойменных лесов), поймах и болотах средней полосы субарктических тундр (3-й класс), а также в посёлках и их окрестностях (5-й класс, 83-85 г),

и ещё больше в местообитаниях арктических (кроме прибрежных приморских) и северных субарктических тундр, а также в местообитаниях тундрового ландшафта средней полосы субарктических тундр (2-й класс, 156). И ещё вдвое выше этот параметр в среднем по водоёмам, водотокам и прибрежным приморским местообитаниям суши подзоны арктических тундр (1-й класс, 313). Максимальные значения характерны (по возрастанию) для водоёмов и водотоков средней, южной и северной полос субарктических тундр (соответственно, 386, 488 и 616 г). Таким образом, максимальный показатель средней биомассы одной особи по классам (616) в 20 раз больше минимального (31). В среднем по водоёмам и водотокам биомасса одной особи в 5 раз больше, чем в среднем по местообитаниям суши (соответственно, 451 и 89 г).

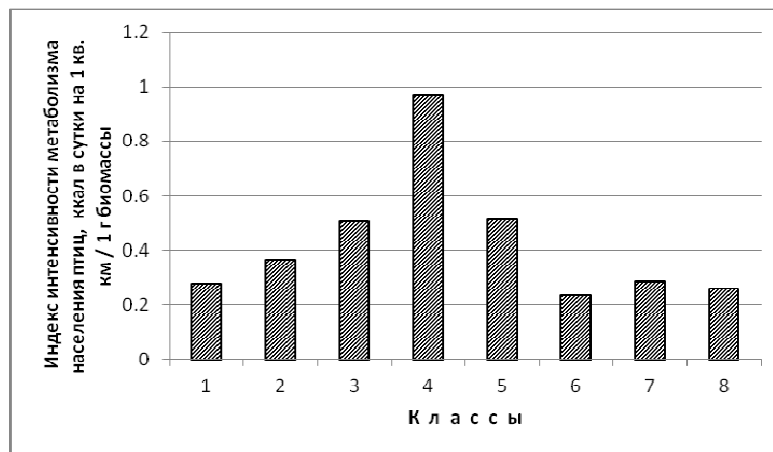


Рис. 4. Индекс интенсивности метаболизма населения птиц по классам пространственно-типологической структуры населения птиц тундровой зоны Западносибирской равнины в гнездовой период

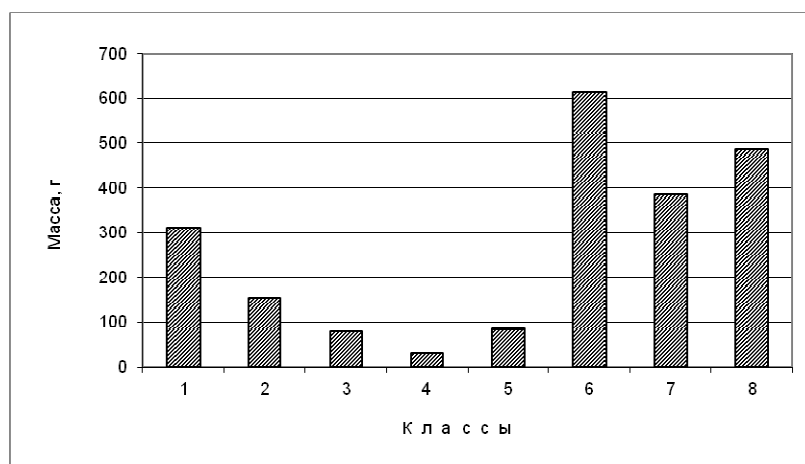


Рис. 5. Средняя масса одной особи птицы, по классам пространственно-типологической структуры населения птиц тундровой зоны Западносибирской равнины в гнездовой период

Средняя величина энергии, трансформируемая одной особью птицы. Минимальная величина энергии, трансформируемой одной особью птицы, отмечена в пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (31 ккал в сутки / 1 кв. км) (рис. 6). Максимальна этот показатель на водоёмах и водотоках всех подзональных полос субарктических тундр (110-143). В среднем по водоёмам и водотокам одной особью трансформируется почти втрое больше энергии (117 ккал), чем в среднем по суше (43), т.к. средняя масса одной птицы в среднем по водоёмам и водотокам в 5 раз больше, чем в среднем по местообитаниям суши.

Лидеры и доминанты по биомассе и трансформируемой птицами энергии чаще всего наиболее крупные по размерам виды птиц (табл. 1). В четырёх-пяти классах в число лидеров и доминантов по этим показателям входят морянка, в трёх – халей *Larus heuglini* и турухтан, в двух белолобый гусь, белая куропатка, только по биомассе ещё и морская чернеть *Aythya marila*. Остальные лидирующие по этим показателям виды отмечены лишь в какой-то одной группе местообитаний. По всем трём показателям (ещё и обилие) в трёх классах в число лидеров и доминантов входит морянка, в двух турухтан и в одном свиязь и хохлатая чернеть.

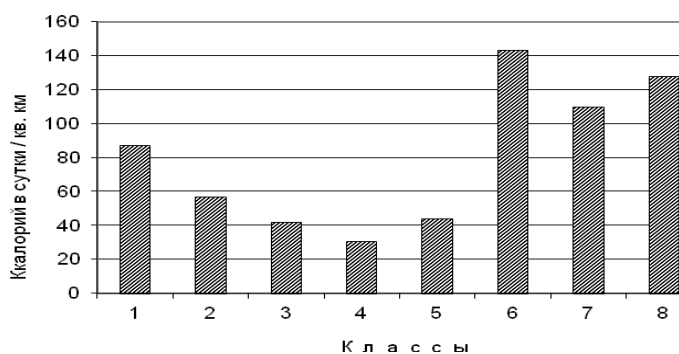


Рис. 6. Средняя величина энергии, трансформируемая одной особью птицы в сутки на 1 кв. км, по классам пространственно-типологической структуры населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период

Таблица 1

Лидеры и доминанты по обилию, биомассе и трансформируемой птицами энергии по классам пространственно-типологической структуры населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период

Класс	Обилие, особей/км ²			Биомасса, кг/км ²			Трансформируемая энергия, ккал. в сут./км ²		
	Всего	Лидеры	%	Всего	Лидеры	%	Всего	Лидеры	%
1	241	Кулик-воробей Морянка Галстучник	34 20 7	75	Морянка Халей Гага-гребенушка	46 15 11	21	Морянка Халей Кулик-воробей	42 11 11
2	255	Лапландский подорожник Краснозобый конёк Турухтан	21 11 11	39	Белолобый гусь Белая куропатка Турухтан	28 13 10	14	Турухтан Лапландский подорожник Белолобый гусь Белая куропатка	14 12 11 10

3	466	Берингийская трясогузка Краснозобый конёк Чечётка	17 12 9	39	Белая куропатка Шилохвость Морянка	40 7 7	19	Белая куропатка Берингийская трясогузка Краснозобый конёк	23 10 8
4	734	Овсянка-крошка Весничка Камышевка-барсучок	19 13 8	23	Азиатский бекас Рябинник Бекас	12 11 10	21	Овсянка-крошка Весничка Рябинник	14 7 7
5	593	Белохвостый песочник Желтоголовая трясогузка Белая трясогузка Берингийская трясогузка	13 12 10 10	51	Халей Турухтан Серая ворона	32 8 6	26	Халей Турухтан Белохвостый песочник	13 8 8
6	140	Морянка Круглоносый плавунчик Турухтан Кулик-воробей	28 11 10 10	86	Морянка Белолобый гусь Морская чернеть	32 19 11	20	Морянка Белолобый гусь Морская чернеть	35 12 11
7	198	Турухтан Морянка Полярная крачка	41 8 8	77	Халей Морянка Турухтан Морская чернеть	17 15 15 11	22	Турухтан Морянка Халей	27 14 12
8	61	Береговушка Хохлатая чернеть Связь	13 11 10	29	Хохлатая чернеть Связь Морянка	17 15 9	7	Хохлатая чернеть Связь Морянка	16 14 9

Источники трансформируемой птицами энергии. Во всех классах пространственно-типологической структуры населения птиц энергия трансформируется птицами преимущественно за счёт беспозвоночных. Наиболее велика их доля в пойменных лесах южной полосы субарктических тундр (97 %). Минимально значение этого источника энергии на водоёмах и водотоках южной полосы субарктических тундр (60 %). В остальных классах этот показатель составляет 62–84 %. В среднем по водоёмам и водотокам доля беспозвоночных, в энергетическом эквиваленте, составляет 68 %, а в местообитаниях суши – 81 %. На суше больше, чем на водоёмах и водотоках доли, в энергетическом эквиваленте, беспозвоночных, а также семян и сочных плодов, но меньше – значение вегетативных частей растений и позвоночных.

Пространственная организация населения птиц

Наибольшую информацию о пространственной неоднородности населения птиц, выраженную долей учтённой дисперсии коэффициентов сходства (57 %), можно получить, классифицируя варианты населения, согласно полученной пространственно-типологической структуре (табл. 2). Чуть меньше дисперсии учитывается при делении территории и акватории на группы местообитаний, сходные с ландшафтами (53 %). В совокупности эти режимы дают 62 %. К этой оценке все факторы и природные режимы, при совместном их рассмотрении, в сумме добавляют лишь около 1 %, т.к. корреляция их влияния весьма велика.

Таблица 2

Доля дисперсии коэффициентов сходства населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины (1974–2008 гг.), учтённой линейной качественной аппроксимацией при совокупной и индивидуальной оценке факторов и природных режимов, %

Фактор и режим	Индивидуальная оценка	Нарастающим итогом
Состав растительности, <i>в том числе значимость:</i> травяного яруса лесов кустарников мохово-лишайниковых тундр плакора	48 27 19 14 7	48
Увлажненность, <i>в том числе значимость:</i> близости водоёмов и водотоков многоводных пойм осоковых тундр болот заболоченных тундр сухих тундр	38 24 9 4 3 2 0.8	56
Водность, <i>в том числе значимость:</i> рек и морских заливов рек микро-водоёмов и микро-водотоков озёр морских заливов	27 12 8 5 5 2	57
Рельеф, <i>в том числе значимость:</i> пойм с водоёмами, без рек плакора, с понижениями плакора, без понижений понижений плакора долин с водоёмами	21 14 8 7 1 0.5	59
Подзональность (подзоны и подзональные полосы) и провинциальность <i>в том числе значимость:</i> орнитофаунистической неоднородности (по [9]) южных субарктических тундр северных моховых субарктических тундр северных моховых и низкокустарниковых субарктических тундр арктических тундр, т.е. подзонального деления низкокустарниковых субарктических тундр	14 11 9 3 2 1 0.8	60
Численность леммингов	8	61
Заболоченность	7	61
Антропогенное влияние	2	61
Режимы По классификации населения Ландшафтное деление	57 53	62 62
Всего (все учтённые факторы и режимы)		63

При индивидуальной оценке факторов и природных режимов наиболее значим состав растительности. Этот фактор распадается на несколько градаций, из которых наиболее существенна роль травяного яруса. Меньше значимость лесов и кустарников, т.к. они, особенно леса, имеют в тундровой зоне меньшую площадь и, соответственно, меньшую долю в анализируемой выборке. Наиболее слабо в этой группе градаций проявляется значимость мохово-лишайниковых зональных тундр плакора, хотя их площадь в тундровой зоне велика. Это связано с заметным обеднением видового богатства обилия птиц в этом типе местообитаний.

Второе место среди комплексных факторов занимает увлажнённость. Из составляющих его наиболее значимо влияние водоёмов и водотоков, как среды, повышающей увлажнённость соприкасающихся с ними местообитаний суши. Слабее проявляется влияние сильно обводнённых пойм. Менее значимо влияют на неоднородность населения птиц отличия в увлажнённости осоковых тундр, болот и заболоченных тундр и ещё слабее – сухих тундр.

Увлажнённость значительно коррелирует с водностью, которая проявляется несколько слабее. Из градаций водности наиболее заметно совокупное влияние рек и морских заливов. При разделении этих режимов роль рек вчетверо выше значимости морских заливов. Отчасти это объясняется объёмами выборок по этим двум группам местообитаний. Немного меньшую, чем роль рек, и примерно одинаковую значимость имеют, с одной стороны, микро-водоёмы и микро-водотоки, с другой – озёра.

При оценке воздействия рельефа наиболее значимы отличия условий в поймах с водоёмами, без учёта рек. Роль плакора оценена дважды: с понижениями внутри него, т.е. с материковыми водоёмами и болотами, и без них. Во втором случае значимость плакора лишь немного меньше. Минимальна роль понижений плакора (материковых озёр и болот) и долин с водоёмами. Такая иерархия значимости этой группы природных режимов говорит о том, что население птиц понижений плакора и особенно долин рек не имеет существенных отличий от орнитоценозов сходных местообитаний пойм.

Корреляция неоднородность населения птиц с зональностью и подзональностью невелика. При разложении на составляющие наибольшее значение имеет деление орнитоценозов согласно орнитофаунистической классификации [9], т.е. в том случае, когда все население птиц поделено на три массива: орнитоценозы южной подзональной полосы субарктических тундр, подзоны арктических тундр и остальных территорий. К последним относятся две подзональные полосы подзоны субарктических тундр: северная и средняя.

Если оценивать каждую подзону и подзональную полосу отдельно, то выше всего значимость по населению птиц южной подзональной полосы субарктических тундр. Это совпадает с орнитофаунистической неоднородностью, согласно которой именно на границе между южной и средней подзональными полосами субарктических тундр проходит наиболее значимая орнитофаунистическая граница в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины [9]. Однако, на следующем этапе орнитофаунистическая и населенческая неоднородности не совпадают. Так, согласно орнитофауне, следующая по значимости граница совпадает с подзональным геоботаническим делением тундровой зоны, т.е. проходит между подзонами арктических и субарктических тундр. А согласно неоднородности населения, после орнитоценозов южной подзональной полосы субарктических тундр, выделяется по

значимости не подзона арктических тундр, а подзональная полоса северных моховых тундр. Это связано с тем, что для оценки орнитофаунистической неоднородности нами использованы не только собственные данные, но и опубликованные. Так, мы учитывали, что морской песочник *Calidris maritimus* гнездится только в подзоне арктических тундр, а в анализируемом массиве по населению птиц этого вида нет. Однако, в нашей выборке населению птиц есть 4 вида, отмеченных только в подзоне арктических тундр (белощёкая казарка *Branta leucopsis*, белоклювая гагара *Gavia adamsii*, плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* и моевка *Rissa tridactyla*), но их обилие незначительно. Поэтому, при оценке дисперсии коэффициентов сходства населения, вклад этих видов незначителен. Впрочем, в отличие от населения птиц южной полосы, значимость орнитоценозов подзоны арктических тундр и 2-х остальных подзональных полос субарктических тундр (северной и средней) в целом заметно меньше.

Влияние динамики численности леммингов равно 8 %, что, видимо, ниже реальной оценки, т.к. часть данных усреднена за годы с разной численностью леммингов. Меньше значимость заболоченности и, особенно, антропогенного влияния. Последнее связано с тем, что в посёлках тундровой зоны очень низко суммарное обилие птиц, обитающих только или преимущественно в населённых пунктах или их ближайших окрестностях (белая трясогузка, пуночка и полевой воробей *Passer montanus*). Эти виды связывают орнитоценозы населённых пунктов между собой и с таковыми их ближайших окрестностей. Однако, несинантропные виды, проникающие в населённые пункты (белохвостый песочник, желтоголовая и берингийская трясогузки) заметно больше сближают их орнитоценозы с населением птиц местообитаний, находящихся вдали от населённых пунктов.

Заключение

Ранее, при анализе пространственно-типологической структуры населения птиц всей Западносибирской равнины за 1971–1991 гг., в I половине лета в пределах тундровой зоны на уровне типов выделился только один тип населения, “тундровый”, куда вошли орнитоценозы всех тундровых местообитаний, кроме населения птиц водно-околоводных и застроенных местообитаний [18]. В этом типе населения первые три лидера по обилию – лапландский подорожник, берингийская трясогузка и краснозобый конёк. Население птиц водно-околоводных местообитаний тундровой зоны объединилось в один тип с населением сходных местообитаний лесотундровой зоны – “северный (тундрово-лесотундровый)”, где первые три лидера – турухтан, морянка и полярная крачка. Что касается населения птиц застроенной суши тундровой зоны, то оно ещё ближе орнитоценозам лесотундры и тоже объединилось с ним в один тип населения застроенной суши, названный “лесотундровым”. В

нём лидируют по обилию белая трясогузка, береговушка и домовый воробей *Passer domesticus*.

Судя по пространственно-типологическим структурам населения птиц только тундровой зоны (настоящая статья) и всей Западно-Сибирской равнины [18], наиболее сильно население птиц тундровой зоны отличается от всего остального населения птиц Западно-Сибирской равнины в незастроенных местообитаниях суши, включая поймы и болота. Несколько меньше специфичность населения птиц водоёмов и водотоков тундровой зоны и ещё меньше она на застроенных территориях.

В проведении учётов птиц, кроме авторов, участвовали В.Г. Козин, П.М. Глазов, Н.Н. Емельченко, В.А. Юдкин, О.Д. Голубев, Н.Ю. Обухова, Д.С. Низовцев, Л.Г. Вартапетов, А.Е. Волков и Г.М. Тертицкий, которым авторы весьма благодарны. Мы благодарим также И.Н. Богомолу и Т.А. Кузнецову за помощь в статистической обработке данных и изготовлении рисунков.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 10-04-00639 и 10-04-00149-а).

Список литературы

1. Атлас Арктики / ред. Трешников А.Ф. – М.: ГУГиК, 1985. – 204 с.
2. Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. – М.: Наука, 1984. – 332 с.
3. Данилов А.Н. Динамика численности тундровых грызунов на южном Ямале // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. – Свердловск: 1988. – С. 127–132.
4. Дмитриев А.Е., Жуков В.С. Некоторые аспекты изменений плотности населения и пространственного распределения птиц севера Гыданского полуострова за период с 1988 по 2007 гг. // Наземные и морские экосистемы. – М.; СПб.: Paulsen, 2011. – С. 379–402.
5. Жуков В.С., Дмитриев А.Е., Емельченко Н.Н., Глазов П.М. Структура населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: материалы V Междунар. орнитол. конф. (18-20 мая 2012 г.) / отв. ред. Ц.З. Доржиев. – Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2013. – С. 91–97.
6. Жуков В.С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект: аналит. обзор / ГПНТБ, ИСиЭЖ СО РАН. – Сер. Экология. Вып. 74. – Новосибирск, 2004. – 182 с.

7. Жуков В.С. Новые данные по таксономии и хорологии птиц Северной Евразии // Орнитогеография Палеарктики: современные проблемы и перспективы. – Махачкала, 2009. – С. 23–35.
8. Жуков В.С. Хорологические особенности гнездовой орнитофауны тундровой зоны Западно-Сибирской равнины // Вест. Томск. гос. ун-та. Биология. – 2010. – Т. 11, № 3. – С. 68–80.
9. Жуков В.С. Классификация орнитофауны тундровой зоны Западно-Сибирской равнины // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. – М.: Тов. научн. изд. КМК, 2011а. – С. 116–132.
10. Жуков В.С. Распределение гнездящихся птиц в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Вест. Томск. гос. ун-та. Биология. – 2011б. – Т. 13, № 1. – С. 75–87.
11. Жуков В.С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжский экол. журн. – 2013. – № 1. – С. 16–28.
12. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Махно В.Д. и др. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000. – М.: ГУГиК, 1976.
13. Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования. – 2014. – № 14. – 171 с.
14. Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. Птицы северных равнин. – СПб.: Наука, 1991. – 228 с.
15. Кучерук В.В., Ковалевский Ю.В., Сурбанос А.Г. Изменение населения и фауны птиц южного Ямала за последние 100 лет // Бюлл. МОИП, Отд. биол. – 1975. – Вып. 1. – С. 52–64.
16. Лапин С.А. Гидрохимическая структура вод Обской губы и оценка ее биопродуктивности // Промысловая океанология. – 2011. – Вып. 8, № 1. – С. 83–100.
17. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1964. – 19 с.
18. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Миловидов С.П., Торопов К.В., Цыбулин С.М., Жуков В.С., Фомин Б.Н., Адам А.М., Покровская И.В., Ананин А.А., Пантелеев П.А., Блинов В.Н., Соловьев С.А., Вахрушев А.А., Равкин Е.С., Блинова Т.К., Шор Е.Л., Полушкин Д.М., Козленко А.Б., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Колосова Е.Н. Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. – 1994 – Т. 1, № 4. – С. 303–320.
19. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 253–269.

20. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. – Новосибирск: Наука, 2008. – 205 с.
21. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. – Новосибирск: Наука, 2005. – 304 с.
22. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., Шутов С.В. Плотность гнездования птиц на Среднем Ямале // Материалы по фауне субарктики Западной Сибири. – Свердловск, 1978. – С. 92–95.
23. Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в субарктике. – Екатеринбург: Наука, 1993. – 296 с.
24. Трофимов В.А. Модели качественного факторного анализа матриц связи // Проблемы анализа дискретной информации. – Новосибирск: Наука, 1976. – Ч. 2. – С. 24–36.
25. Arctic birds. Available online at: <http://www.arcticbirds.net>.
26. Boyd J.H. III. Taxonomy in Flux. 2008-2015. Available online at: <http://jboyd.net/Taxo/List.html>.
27. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. – 1902. – V. 38. – P. 69–130.

Рецензенты:

Вартапетов Л.Г., д.б.н., зам. директора по науке, ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск;

Литвинов Ю.Н., д.б.н., зам. директора по науке, ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск.