

ЭКОЛОГИЯ

УДК 591.9(4-013)

doi: 10.17223/19988591/36/9

Ю.С. Равкин^{1, 2}, И.Н. Богомолова¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-00301) и частично – в рамках Программы повышения конкурентоспособности ТГУ.

На примере Западно-Сибирской равнины проанализированы различия в оценках связи с факторами среды разнообразия населения птиц по обилию и вкладам видов в коэффициент Шеннона на основании энергетических показателей, а также разница в общих представлениях о пространственно-типологической изменчивости орнитокомплексов. Показано, что анализ пространственных изменений разнообразия населения птиц по этим показателям дает сходный результат, иллюстрируя преимущественно влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно на болотах). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям одинакова, хотя по классификационным и структурным режимам оценки, как и общая информативность представлений, несколько выше при упорядочении представлений по разнообразию. Скорее всего эти различия связаны с выравниваемостью значений после логарифмирования, использованного в коэффициенте Шеннона.

Ключевые слова: коэффициент Шеннона; кластерный анализ; классификация; факторы; связь; линейная качественная аппроксимация.

Введение

Анализ биоразнообразия проводят обычно по видовому богатству и выравниваемости как отдельно, так и совместно по этим показателям, объединённым в коэффициенты разнообразия. Последние так же, как отдельно взятые значения, учитывают только суммарные характеристики сообществ, без видовой специфики. То есть учитываются только число видов или сте-

пень их преобладания независимо от сходства и различий видового состава растений и/или животных. Одни и те же значения видового богатства и выравненности нередко формируются абсолютно несходными видами. Этот недостаток может быть устранен через коэффициенты сходства при использовании кластерного анализа. Такие варианты могут быть отнесены к различным группам сообществ. Однако при анализе биоразнообразия для сравнимости с используемыми коэффициентами, видимо, следует по каждому виду животных или растений проводить расчеты по их доле в коэффициенте разнообразия, например Шеннона, который используется чаще других. При этом показатели становятся относительными, т.е. приведенными к участию в составе сообщества по отношению к суммарному значению. Эта процедура равна нормированию по сумме. Кроме того, в коэффициенте Шеннона использовано логарифмирование, которое выравнивает значения показателей обилия.

С одной стороны, это хороший прием, когда нивелируются случайные отклонения или погрешности оценок, а с другой стороны, если выравниваются действительные отличия, чувствительность оценок снижается и разрешающая способность их в анализе значимо сокращается. В результате предлагаемых нами расчетов этот недостаток компенсируется за счет сохранения качественной и количественной специфики по видам. Мы не можем утверждать, что этот приём никогда и никто не предлагал ранее, но нам такие работы неизвестны. Во всяком случае в учебном пособии «Биоразнообразие и методы его оценки» [1] и в более позднем издании «География и мониторинг биоразнообразия» [2] этого приема мы не обнаружили.

Неоднородность населения позвоночных исследуют, как правило, по обилию животных, реже – по биомассе и видовому составу [3–11]. У каждого из этих подходов есть как несомненные достоинства, так и некоторые недостатки. В частности, при анализе показателей обилия несомненно завышается значимость мелких, более многочисленных видов, в то время как по биомассе большая роль принадлежит более крупным и, как правило, более редким видам, достоверность оценки численности которых существенно ниже.

В первом случае недостаток данных по обилию связан с приравниванием значений мелких и крупных животных, скажем, желтоголового королика (*Regulus regulus*) и серого журавля (*Grus grus*) (масса одной особи 6 г и 5 кг). Ценотическая значимость перечисленных в этом примере животных корректнее при оценке через количество трансформируемой ими энергии. Видовое разнообразие населения, видимо, больше зависит именно от этого показателя, так как число видов и их обилие определяют продуктивность и разнообразие сообществ в целом и в какой-то мере конкурентные отношения между видами. Поэтому возникла идея провести такую оценку разнообразия животного населения на примере земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих по их энергетике в основных ландшафтах

Западно-Сибирской равнины, а результаты сопоставить с представлениями, полученными по обилию. Последнее связано с тем, что качественные отличия по видовому составу тоже характеризуют разнообразие сообществ, хотя и в ненормированном и нелогарифмированном виде.

В предлагаемом вниманию читателей сообщении такое сравнение приведено на примере птиц. В дальнейшем предполагается повторить анализ по холоднокровным животным и мелким млекопитающим вместе, поскольку по видовому богатству каждая из этих подгрупп существенно уступает орнитокомплексам. После этого все классы указанных животных будут объединены для анализа в одну совокупность. Такой дифференцированный подход позволит оценить изменчивость в пространстве разнообразия не только отдельно каждого из упомянутых классов наземных позвоночных, но и всех их в целом, исключая крупных и средних млекопитающих, данные по обилию которых в ранге групп местообитаний для указанной территории отсутствуют.

Материалы и методики исследования

Для решения поставленной задачи использованы результаты учета животных во второй половине лета, поскольку подсчёт земноводных и млекопитающих наиболее представителен после размножения мелких млекопитающих и выхода на сушу сеголеток земноводных. По птицам чаще используют учёт в гнездовой период из-за наиболее стабильного состава размножающихся птиц. Данное сообщение преследует решение не столько орнитологических, сколько биоценотических и биомных задач, поэтому для сравнения и выбран указанный период. Для описания и анализа биоценотических связей плотность гнездования птиц в числе отгнездившихся пар – это ненадежный показатель, поскольку в указанный сезон наряду с размножающимися птицами повсеместно встречаются негнездящиеся особи – пролетные северных популяций, неполовозрелые или отгнездившиеся. Плотность населения характеризуют все реально присутствующие на исследуемой территории особи. Доля мигрантов, не участвующих в размножении, достигает 48–55% общей плотности популяций [12]. Современная методика маршрутного учёта универсальна для всех сезонов года за счёт пересчёта на площадь по гармонической средней дальности обнаружения. Предметное и математическое обоснование этого приёма приведено в публикациях D. Haune [13], Ю.С. Равкина [14] и Н.Г. Челинцева [15].

По исходным показателям обилия сначала рассчитаны простые средние по группам выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» [16, 17]; затем вычислены показатели количества трансформируемой энергии для каждого вида животных отдельно и уже по этим значениям вклад их в общий коэффициент разнообразия Шеннона. Полученные показатели дополнительно нормировали на сумму значений в каждом варианте населения и по ним рассчитали коэффициенты сходства Жаккара–Наумова для

количественных признаков. На этих матрицах проведен кластерный анализ. По результатам его выявлены основные факторы среды, коррелирующие с пространственно-типологической неоднородностью разнообразия животного населения. Все процедуры сбора данных и анализа подробно описаны ранее [18]. Видовые названия птиц даны по А.И. Иванову [19].

Повторная нормировка коэффициентов Шеннона не привела к существенным изменениям в классификации. Лишь отдельные варианты в них входили не в одни и те же группы, что было нивелировано идеализацией результатов разбиения. Отсутствие влияния дополнительной нормировки связано с использованием в формуле Шеннона нормированных и логарифмированных значений обилия, что уже в значительной степени выравнивает их.

Для проведения указанных сравнений использованы материалы по численности животных, накопленные в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Эти сведения проанализированы по биомассе [10]. Животное население равнинной части Западной Сибири по отдельным классам наземных позвоночных описано ранее [20–24]. В указанных статьях приведены сведения о времени и объемах собранных данных, а также список всех участников работ. Следует отметить, что в перечисленных публикациях и в данной статье использованы результаты учетов во второй половине лета (16.07–31.08), проведенных в разные годы. Кроме того, в настоящем сообщении проанализированы материалы только по незастроенной суше, т.е. они не включают сведения по городам, поселкам, водоемам и водотокам. Такое ограничение выборки более однородными (естественными местообитаниями суши и сельскохозяйственными угодьями) связано с желанием снять влияние вариативности анализируемых данных, которую определяет застроенность и водность территорий, тем более, что на них лишь по птицам учёты достаточно представительны.

Результаты исследования и обсуждение

Пространственно-типологическая неоднородность разнообразия населения птиц

Типы населения:

1 – Арктический (арктические тундры, болота и тампы с проникновением в субарктические тампы; лидеры – первые пять видов по вкладу в биоразнообразие, %: турухтан *Philomachus pugnax* 11, кулик-воробей *Calidris minutus* 9, шилохвость *Anas acuta* 8, рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* 6, чернозобик *Calidris alpina* 5; средний коэффициент разнообразия – 2,3 / видовое богатство 43 вида; преобладает, 10 и более процентов, арктический тип фауны – 84%); далее в классификациях эти показатели приведены в том же порядке без наименования.

2 – Субарктический тундрово-лесотундровый, с проникновением в северотаежные болотно-озерные комплексы, бугристые и аапа болота (белая куропатка *Lagopus lagopus* и краснозобый конёк *Anthus cervina* по 7, чечетка *Acanthis flammea*, овсянка-крошка *Emberiza pusilla* и жёлтая трясогузка *Motacilla flava* по 5; 2,7/142; арктический тип фауны 35, сибирский 32, транспалеаркты 19, европейский 10).

3 – Лесной северотаежный (леса, болота, поймы крупных рек и долины притоков, кроме болотно-озерных комплексов, бугристых и аапа болот; овсянка-крошка 8, чернозобый дрозд *Turdus atrogularis* 6, юрок *Fringilla montifringilla* и чечётка по 5, сероголовая гаичка *Parus cinctus* 4; 3,2/154; сибирский тип фауны 60, транспалеаркты 19, европейский тип 13).

4 – Лесной среднетаежно-подтаежный (леса, болота, поймы крупных рек и долины притоков от средней тайги до подтаёжных лесов с проникновением в леса, болота, кроме травяных, и долины притоков лесостепи и степной зоны; пухляк *Parus montanus* 5, лесной конёк *Anthus trivialis* 4, серая ворона *Corvus cornix*, рябчик *Tetrastes bonasia* и сорока *Pica pica* по 3; 3,2/264; европейский тип фауны 33, транспалеаркты 28, сибирский тип 27).

5 – Степной (степи, сельскохозяйственные земли, тростниковые и травяные болота с галофитными лугами в пределах лесостепи и степной зоны; грач *Corvus frugilegus* 9, лысуха *Fulica atra*, полевой жаворонок *Alauda arvensis* и серая ворона *Corvus cornix* по 5, чирок-трескунок *Anas querquedula* 4; 2,7/206; транспалеаркты 52, европейский тип фауны 30).

Дальнейшее деление оказалось неинтерпретируемым, и мы его не использовали. Итак, составленная классификация в общем совпадает с зональным делением территории, хотя степень отклонений существенна. Так, арктический тип населения проникает в субарктические тампы, а в субарктический тип входят все сообщества предтундровых (лесотундровых) редколесий, а также северотаежные болотно-озерные комплексы, бугристые и аапа болота. Все остальные северотаежные варианты населения образуют Лесной северотаежный тип. В следующий (четвертый) тип населения входят почти все варианты сообществ от средней тайги до степной зоны, кроме степей, сельскохозяйственных земель на их месте, тростниковых и травяных болот в сочетании с галофитными лугами, которые входят в пятый тип орнитокомплексов. Следует учитывать, что карта растительности, использованная нами в качестве основы для выделения групп местообитаний, выполнена по типологическому принципу, без учета территориальной смежности. Составленную классификацию орнитокомплексов тоже следует считать типологической, т.е. учитывающей в качестве самостоятельных выделов проникновения чуждые, обычно относимые к другим зонам и подзонам фитоценозы и, соответственно, варианты населения птиц (как аналоги, входящие в разные широтные полосы).

Последовательная зональная смена орнитокомплексов с указанными взаимопроникновениями в соседние зоны и подзоны четко видна на графе сходства (рис. 1).



Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по разнообразию на уровне типа сообществ

[Fig. 1. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the diversity at the level of the community type]

Условные обозначения к рис. 1–3:

Сплошной чертой показаны значимые (сверхпороговые) связи, прерывистой – максимальные (при отсутствии значимых), пунктиром – дополнительные; рядом со связями между кружками приведены межклассовые оценки сходства; цифры в кружках – номера типов и подтипов по классификациям, индексы около них – внутригрупповое сходство; рядом с кружками – названия типов или подтипов и основных местообитаний, население которых отнесено к соответствующим таксонам, а также три вида – первые по вкладу в коэффициент Шеннона или по обилию, общее разнообразие или плотность

населения (особей/км²), общее количество встреченных видов и через косую черту – число фоновых видов, обилие которых не менее 1 особи/км².

Legend to Fig. 1-3: The solid line shows significant (suprathreshold) connections, the broken - the maximum (in the absence of significant), the dotted line - additional; next to the connections between the circles there are shown interclass similarity assessments; the numbers in the circles - numbers types and subtypes according to classifications, indexes next to them - intragroup similarity; next to the circles - the names of types or subtypes and the main habitats, the population of which is referred to the relevant taxa, as well as three types, the first in contributing to the Shannon coefficient, or according to the abundance, the overall diversity or community density (individuals / km²), the total number of species encountered and the slash shows the number of common species, the abundance of which is at least 1 individual / km².

С севера на юг (по типам населения с первого по четвертый) коэффициенты разнообразия Шеннона в среднем увеличиваются до Лесного среднетаежно-подтаежного типа с 2.3 до 3.3 и уменьшается до 2.7 в пятом, Степном, типе населения. Изменяется и видовое богатство (общее число встреченных видов) от 43 до 264, которое в Степном типе уменьшается до 206 видов. Внутригрупповое сходство колеблется беспорядочно, а межгрупповое – максимально между Субарктическим и Лесным северотаежными типами и уменьшается к северу и югу от него.

Пространственно-типологическая неоднородность населения птиц по обилию

Типы населения:

1. Арктический (арктические тундры, болота, тампы с проникновением в субарктические тампы; лидеры, %: кулик-воробей 22, чернозобик, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* и турухтан по 12, белохвостый песочник *Calidris temminckii* 6; плотность населения, особей/км² – 679; видовое богатство – 43 вида / число фоновых видов – 29; арктический тип фауны 93%).

2. Лесотундрово-субарктический болотно-тундровый (кроме ольховниковых тундр с проникновением в северную тайгу по бугристым и аапа болотам; краснозобый конёк 22, лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* 18, жёлтая трясогузка 8, турухтан 5, овсянка-крошка 4; 301; 128/36; арктический тип фауны 62, транспалеаркты 16, сибирский тип 13).

Подтипы населения:

2.1 – субарктический тундровый (краснозобый конёк 27, лапландский подорожник 25, турухтан 6, круглоносый плавунчик 5, жёлтая трясогузка 4; 383; 82/29; арктический тип фауны 78);

2.2 – лесотундровый (краснозобый и луговой коньки *Anthus pratensis* – 21 и 14, жёлтая трясогузка 13, овсянка-крошка и лапландский подорожник по 7; 222; 59/21; арктический тип фауны 41, транспалеаркты 21, сибирский тип 19, европейский 17);

2.3 – северотаежный (жёлтая трясогузка 19, овсянка-крошка 12, краснозобый и луговой коньки по 6, шилохвость 5; 196; 107/31; транспалеаркты 40, сибирский тип фауны 26, арктический 18, европейский 10).

3. Лесотундрово-субарктический болотно-лесной тип населения (с проникновением в ольховниковые тундры и в северную тайгу, исключая болотно-озёрные комплексы, бугристые и аапа болота; овсянка-крошка 16, чечётка 14, весничка *Phylloscopus trochilus* 8, краснозобый конёк и жёлтая трясогузка по 7; 510; 173/50; сибирского типа фауны 51, транспалеаркты 17, европейский тип 16, арктический 13).

Подтипы населения:

3.1 – субарктический (чечетка 17, краснозобый конек 16, весничка 12, желтая трясогузка 10, овсянка-крошка 8; 801; 76/34; сибирский тип фауны 30, арктический 26, европейский 22, транспалеаркты 20);

3.2 – лесотундровый (овсянка-крошка 20, чечетка 18, весничка 7, желтая трясогузка и краснозобый конек по 5; 474; 113/42; сибирский тип фауны 58, транспалеаркты 15, европейский и арктический типы по 13);

3.3 – северотаежный (овсянка-крошка 18, чечетка 8, юрок 7, весничка и сероголовая гаичка по 6; 420; 154/45; сибирский тип фауны 61, транспалеаркты 18, европейский тип 14).

Типы населения:

4 – Лесной среднетаежно-лесостепной мезо-евтрофный (с проникновением в степные сосняки; пухляк 11, большая синица *Parus major* 6, дубровник *Emberiza aureola* 5, лесной конек и теньковка *Phylloscopus collybita* по 4; 555; 260/81; европейский тип фауны 37, сибирский 26, транспалеаркты 22).

5 – Олиготрофно-болотный среднетаёжно-подтаёжный (пухляк 17, белошапочная овсянка *Emberiza leucocephalos* 13, зяблик *Fringilla coelebs* 10, лесной конёк 9, весничка 7; 271; 144/36; европейский тип фауны 41, сибирский 37, транспалеаркты 15).

6 – Степной (степи, сельскохозяйственные земли, тростниковые и травяные болота в сочетании с галофитными лугами; полевой жаворонок 15, грач 10, жёлтая трясогузка 9, скворец *Sturnus vulgaris* 5, лысуха 4; 497; 206/66; транспалеракты 58, европейский тип фауны 25).

Итак, классификация населения птиц, составленная по разнообразию, состоит из меньшего (на один) числа типов, чем рассчитанная по показателям обилия. При этом субарктический тундрово-лесотундровый тип классификации по разнообразию разделен по обилию на два типа – болотно-тундровый и лесотундровый. Лесной среднетаежно-подтаежный тип населения при классификации по обилию тоже представлен двумя типами – лесным среднетаежно-лесостепным и среднетаежно-подтаежным олиготрофно-болотным. Таким образом, по обилию влияние заболоченности и трофности болот проявляется несколько четче, чем по разнообразию. Большая часть лесостепных сообществ отнесена по обилию к последнему (шестому) типу сообществ. Он назван степным по аналогии с геоботаническими классификациями, в которых лесостепь считается подзоной степной зоны. В итоге в классификации по обилию число типов населения увеличивается всего на один тип по сравнению с упорядочением по разнообразию, так как два типа

разделяются каждый надвое, а один (Лесной северотаёжный) объединяется с предыдущим (Субарктическим тундрово-лесотундровым).

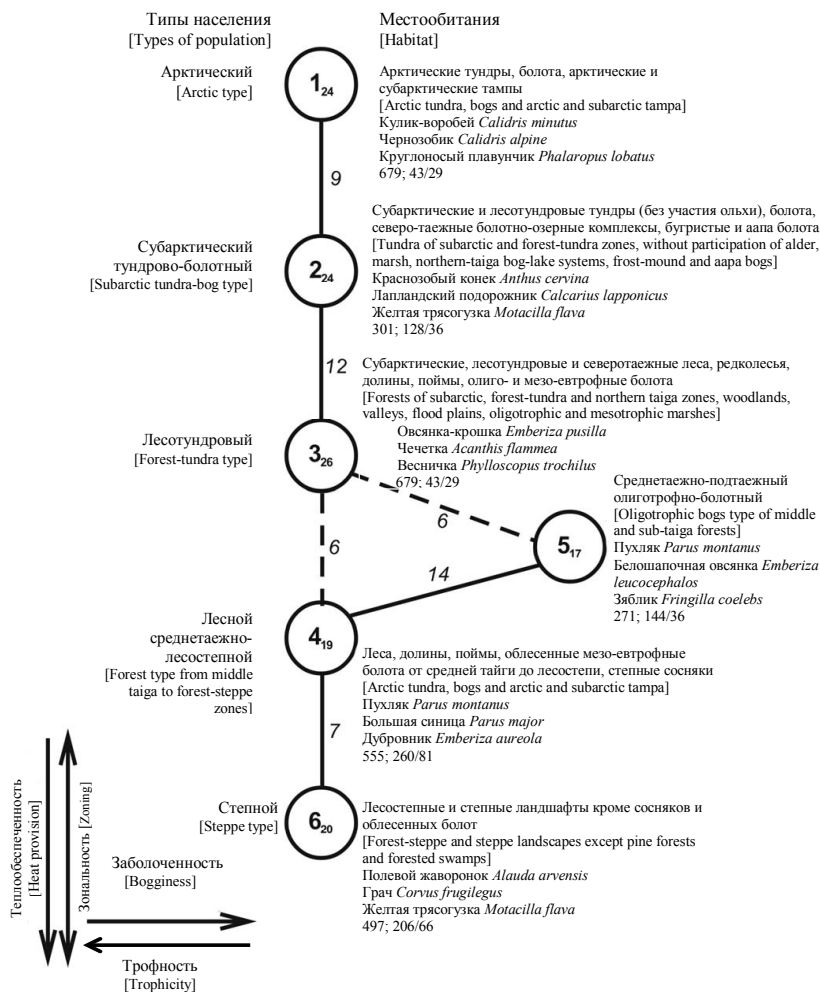


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне типа сообществ).

Условные обозначения, как на рис. 1

[Fig. 2. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the abundance at the level of the community type.

Symbols as in Fig. 1]

Кроме того, по обилию, в отличие по классификации по разнообразию, три типа разделены на три подтипа каждый, в отличие от таковых по разнообразию, где формализованное деление на подтипы интерпретировать не удалось.

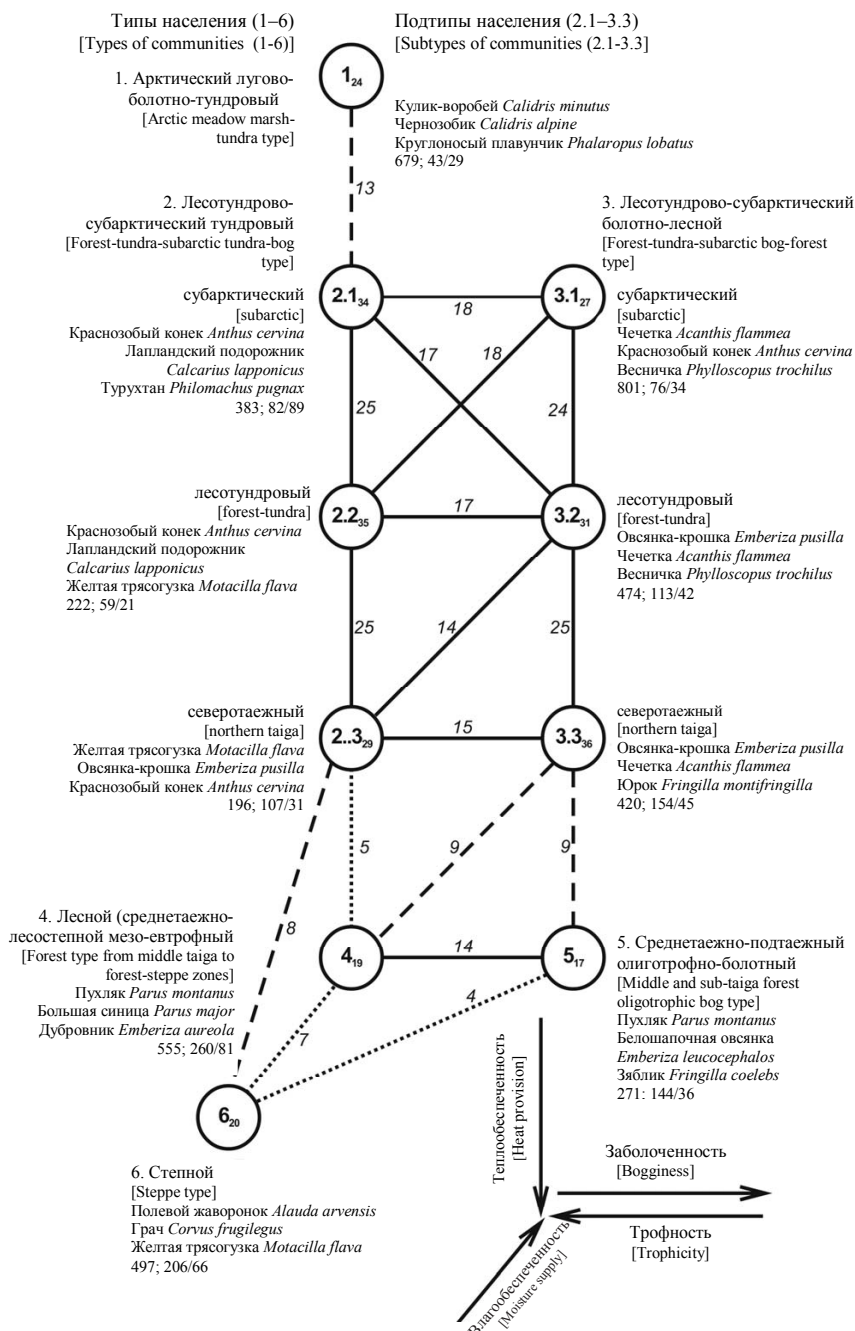


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения птиц Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по обилию на уровне подтипа сообществ. Условные обозначения как на рис. 1

[Fig. 3. Spatial-typological structure of bird communities of the West-Siberian Plain (II half of summer) according to the abundance at the level of the community subtype. Symbols as in Fig. 1]

Такое деление по обилию во втором и третьем типах тоже может быть объяснено зонально-подзональными отличиями. Таким образом, в классификации по разнообразию влияние зональности более значимо, чем по обилию, и проявляется на уровне типа, хотя тенденция к подзональному подразделению тоже видна, но менее четко. Отличия в проявлении зональности более значимы в южных полосах – в лесостепи и степи.

Пространственно-типологические структуры, выявленные по обилию на уровне типа и подтипа, так же как по разнообразию, иллюстрируют смену в населении по мере возрастания к югу широтной теплообеспеченности. В отличие от первой классификации, по обилию четче проявляется влияние подзональных различий, а также влагообеспеченности (особенно заболоченности) и трофности, в первую очередь болот (рис. 2, 3).

Экологическая организация разнообразия орнитокомплексов

Судя по классификациям, территориальную неоднородность в разнообразии населения птиц как по вкладу в коэффициент Шеннона, так и по обилию определяет в основном зонально-подзональное изменение в теплообеспеченности. Информативность классификационных представлений составляет 41 и 48%, структурных графов – 51 и 56% и их вместе – 51 и 57% дисперсии матрицы сходства, в то время как с зонально-подзональным делением можно связать 54 и 50% (таблица). Это незначительное превышение информативности зонально-подзонального деления связано с различиями в акцентах указанных программ. Используемый алгоритм классификации максимизирует выявление постепенности изменений (трендов), в то время как линейная качественная аппроксимация, с помощью которой проведена оценка связи с факторами, положительно реагирует на увеличение среднего сходства внутри выделенных таксонов и градаций.

При индивидуальной оценке второе место приходится на влияние сезонной мерзлоты, хотя при нарастающем итоге приращения силы связи в этом случае нет из-за их взаимной корреляции. Разница в облесенности определяет приращение 6% учтенной дисперсии, а увлажнение, в основном заболоченность, еще один процент. Множественные коэффициенты корреляции составляют по всем факторам 0,78 и 0,75, а вместе с режимами – 0,81 и 0,83. Информативность классификации и графа по обилию несколько выше, чем по разнообразию, так же как объединённая оценка связи со всеми факторами и режимами. Иерархия факторов среды, выявленная по матрице сходства населения птиц по обилию, полностью совпадает с таковой по коэффициентам Шеннона, хотя все значения структурообразующих факторов по обилию несколько меньше.

**Оценка связи неоднородности населения птиц незастроенной
суши Западно-Сибирской равнины, % учтенной дисперсии
индивидуально / нарастающим итогом**

[Evaluation of the relationship of bird communities heterogeneity of undeveloped areas
of the West-Siberian Plain, % of the registered variance individually / cumulatively]

Фактор, режим [Factor, Mode]	Разнообразие [Diversity]	Обилие [Abundance]
Зональность, подзональность [Zoning, Subzoning]	54/54	50/50
Мерзлота [Permafrost]	29/54	27/50
Облесённость [Area under forest]	9/60	9/56
Увлажнение [Humidification]	2/61	1/57
Заливание в половодье [Flooding in high water]	0,6/61	0,5/57
Минеральное питание болот [Mineral nutrition of bogs]	0,2/61	0,2/57
Множественный коэффициент корреляции [Multiple correlation coefficient]	0,78	0,75
Режимы классификационные [Modes of classification]	41	48
Режимы структурные [Modes of structure]	51	56
Вместе [All modes together]	51	57
Факторы и режимы [Factors and Modes]	66	69
Общий множественный коэффициент корреляции [Total multiple correlation coefficient]	0,81	0,83

Итак, анализ пространственных изменений разнообразия населения птиц по доле видов в индексе Шеннона и по обилию дает сходный результат, иллюстрируя преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с большим числом факторов среды. Иерархия их при этом почти одинакова. Совокупность представлений о трендах, определяемых средой обитания животных, создаёт впечатление о доминировании дискретности в животном населении, в то время как различия в интенсивности влияния факторов порождают его континуальность.

Литература

1. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М. : МГУ, 1999. 95 с.
2. География и мониторинг биоразнообразия (Раздел I, Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А.). М., 2002. С. 9–75.
3. Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внутритропических частей нашего материка // Известия РГО. 1877. Т. 13, вып. 3. С. 125–155.
4. Семенов-Тянь-Шанский А. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.
5. Кузнецов Б.А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Изд-во Моск. об-ва испытателей природы, 1950. 176 с.
6. Мекаев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л. : Наука, 1987. 121 с.
7. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 1. С. 101–121.
8. Бобров В.В., Алещенко Г.М. Схема герпетологического районирования России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии. Пушино ; Москва, 2001. С. 31–34.

9. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука, 2005. 304 с.
10. Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Чеснокова С.В. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение IV. Наземные позвоночные // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18, № 4. С. 475–485.
11. Holt B.G., Lessard J.-Ph., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C.H., Graves G.R., Jansson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldså J., Rahbek C. An Update of Wallace's Zoogeographic Region of the World // Science, 2013. Vol. 339, № 4. PP. 74–79.
12. Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. 288 с.
13. Hayne Don W. An examination of the census method for estimating animal populations // J.Wildlife Manag. 1949. Vol. 13, № 2. PP. 145–147.
14. Равкин Ю.С. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
15. Челинцев Н.Г. Математические основы учёта животных. М. : Центрохотконтроль, 2000. 431 с.
16. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1 500 000. М. : ГУТК, 1976.
17. Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985, 251 с.
18. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
19. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука, 1976. 276 с.
20. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Миловидов С.П., Торопов К.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Адам А.М., Фомин Б.Н., Ананин А.А., Блинов В.Н., Блинова Т.К., Соловьёв С.А., Шор Е.Л., Вахрушев А.А., Ануфриев В.М., Козленко А.Б., Тертицкий Г.М., Равкин Е.С. Классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины (вторая половина лета) // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, № 6. С. 743–754.
21. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Блинов В.Н., Жуков В.С., Добротворский А.К., Блинова Т.К., Стариков В.П., Ануфриев В.М., Торопов К.В., Соловьёв С.А., Тертицкий Г.М., Шор Е.Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 5. С. 603–610.
22. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Куранова В.Н., Блинов В.Н., Покровская И.В., Жуков В.С., Богомолова И.Н., Блинова Т.К., Шор Е.Л., Соловьёв С.А., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Бахина Е.В., Борисович О.Б. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12, № 3. С. 427–433.
23. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Ердаков Л.Н., Вартапетов Л.Г., Богомолова И.Н., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Цыбулин С.М., Сорокина Н.В., Соловьёв С.А., Блинов В.Н., Жуков В.С., Покровская И.Н., Блинова Т.К., Торопов К.В., Сазонова И.А., Чернышова О.Н., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Москвитина Н.С., Бахина Е.В. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразие и динамика экосистем. Информационные технологии

и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2006. Вып. 7. С. 258–276.

24. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Патраков С.В., Шамгунова Р.Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14, № 4. С. 557–565.

Поступила в редакцию 19.10.2016 г.; повторно 12.11.2016 г.;
принята 18.11.2016 г.; опубликована 13.12.2016 г.

Авторский коллектив:

Равкин Юрий Соломонович – д-р биол. наук, зав. лабораторией зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11); профессор каф. зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: zm@eco.nsc.ru

Богомолова Ирина Николаевна – н.с. лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11).

E-mail: i3335907@mail.ru

Ravkin YuS, Bogomolova IN. Ecological organization of spatial-typological diversity of ornithocomplexes of the West-Siberian Plain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;4(36):147-163. doi: 10.17223/19988591/36/9. In Russian, English summary

Yuri S. Ravkin^{1,2}, Irina N. Bogomolova¹

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Russian Federation*

²*Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

**Ecological organization of spatial-typological diversity
of ornithocomplexes of the West-Siberian Plain**

The aim of the research was to identify the differences in assessing the relationship between environmental factors and bird community diversity of the West Siberian Plain.

To solve the problem, we used the results of animal registration in the second half of summer. Modern methods of rout count of birds are universal for all seasons of the year due to the conversion to the square by harmonic average detection range (Hayne Don W, 1948; Ravkin YuS, 1967; Chelintsev NG, 2000). Simple maps “Vegetation of the West Siberian Plain”, average for unit groups, are first calculated according to the abundance baseline (Il’ina IS et al, 1976; Il’ina IS et al, 1985). These values were used to calculate the quantity index of transformed energy for each animal species, separately and their contribution to the overall Shannon diversity index. After that, we calculated Jaccard-Naumov’s similarity coefficients for quantitative parameters according to the obtained indices. Cluster analysis was performed on these matrices. As a result, we identified the main environmental factors correlating with spatial-typological heterogeneity of animal community diversity. All procedures for data collection and analysis are detailed previously (Ravkin YuS and Livanov SG, 2008). Bird species names are given according to AI Ivanov (1976). To compare, we used materials on animal abundance accumulated in the data bank of the laboratory of Zoological Monitoring (Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk).

We showed that at different approaches the identified trends are unambiguous as well as the hierarchy of structure-forming factors and degree of their approximating the community similarity coefficient matrix. Differences are reduced to a greater generality (roughness) of ideas received in the contribution to the Shannon coefficient. A more detailed classification is possible according to abundance indices. A set of ideas about trends, defined by the habitat of animals, includes a statement of differences: zonal and subzonal (horizontal), provincial (vertical), diagonal as a result of their integration, as well as intrazonal and azonal. As a result, we witness the formation of parallel rows with zonal-subzonal differentiation, similar to that in zonal communities. The similarity of ornithocomplexes within these rows is higher than between them. All this indicates at the dominance of discreteness in it, while the differences in the intensity of factor influence and their percentage in the overall heterogeneity of communities generate their continuity.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-04-00301) and partially implemented in the framework of the “Program improving the competitiveness of TSU”.

The article contains 3 Figures, 1 Tables, 24 References.

Key words: Shannon coefficient; cluster analysis; classification; factor; relationship with factors; quality linear approximation.

References

1. Lebedeva NV, Drozdov NN, Krivolutskiy DA. Bioraznoobrazie i metody ego otsenki [Biodiversity and methods of its estimation]. Moscow: Moscow State University Publ.; 1999. 95 p. In Russian
2. Lebedeva NV, Krivolutskiy DA. Biologicheskoe raznoobrazie i metody ego otsenki [Biodiversity and methods of its estimation]. In: *Geografiya i monitoring bioraznoobraziya* [Geography and monitoring of biodiversity]. Kasimov NS, Romanova EP, Tishkov AA, editors. Moscow; 2002. pp. 9-75. In Russian
3. Severtsov NA. O zoologicheskikh (preimushchestvenno ornitologicheskikh) oblastyakh vnetropicheskikh chastey nashego materika [On zoological (mostly ornithological) areas of extratropical parts of our continent]. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva* [Proceedings of the Russian geographical society]. 1877;13(3):125-155. In Russian
4. Semenov-Tyan-Shanskiy A. Predely i zoogeograficheskie podrazdeleniya Palearkticheskoy oblasti dlya nazemnykh sekhopotnykh zhivotnykh na osnovanii geograficheskogo raspredeleniya zhestkokrylykh nasekomykh [Limits and zoogeographical subdivisions of the Palaearctic region for terricoles on the basis of geographical distribution of *Coleoptera*]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1936. 16 p. In Russian
5. Kuznetsov BA. Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR [Zoogeographical zoning studies in the USSR]. Moscow: Izd-vo Mosk. ob-va ispytateley prirody; 1950. 176 p. In Russian
6. Mekaev YuA. Zoogeograficheskie komplekсы Евразии [Zoogeographic Assemblages in Eurasia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. 121 p. In Russian
7. Blinova TK, Ravkin YuS. Ornithofaunistic zoning of Northern Eurasia. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2008;15(1):101-121. In Russian
8. Bobrov VV, Aleshchenko GM. Skhema gerpetogeograficheskogo rayonirovaniya Rossii i sopredel'nykh stran [Scheme of herpetogeographical zoning of Russia and adjacent countries]. In: *Voprosy gerpetologii*. Materialy Pervogo s"ezda Gerpetologicheskogo obshchestva imeni A.M. Nikol'skogo [Issues of Herpetology. Proc. of the First Meeting of AM Nikolsky Herpetological society (Pushchino, Russia, 4-7 December, 2000)]. Pushchino; Moscow, 2001. pp. 31-34. In Russian

9. Ravkin ES, Ravkin YuS. Ptitsy ravnin Severnoi Evrazii: chislennost', raspredelenie i prostranstvennaya organizatsiya soobshchestv [Birds of North Eurasian Plains: Population size, distribution, and spatial organization of communities]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 304 p. In Russian
10. Ravkin YuS, Bogomolova IN, Chesnokova SV. Spatial-typological differentiation of ecosystems of the West-Siberian Plain. Communication IV: Terrestrial vertebrates. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4(4):355-365. doi: [10.1134/S1995425511040023](https://doi.org/10.1134/S1995425511040023)
11. Holt B.G. Lessard J.-Ph, Borregaard MK, Fritz SA, Araújo MB, Dimitrov D, Fabre P-H, Graham CH, Graves GR, Jenssen KA, Nogués-Bravo D, Wang Z, Whittaker RJ, Fjeldsá J, Rahbek C. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*. 2013;339(4):74-79.
12. Ravkin YuS. Ptitsy lesnoy zony Priob'ya [Birds in the forest zone of the Ob region]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 288 p. In Russian
13. Hayne Don W. An examination of the census method for estimating animal populations. *J. Wildlife Manag.* 1949;13(2):145-147.
14. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [On methods of bird registration in forest landscapes]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [Nature of tick-borne encephalitis virus foci in the Altai mountains]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 66-75. In Russian
15. Chelintsev NG. Matematicheskie osnovy ucheta zivotnykh [Mathematical foundations of animal registration]. Moscow: Tsentrkhontrol' Publ.; 2000. 431 p. In Russian
16. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nost' Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation of the West-Siberian Plain]. Karta masshtaba 1:1500000. Moscow: GUGK Publ.; 1976. In Russian
17. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West-Siberian Plain]. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1985. 251 p. In Russian
18. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya [Factorial zoogeography]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
19. Ivanov AI. Katalog ptits SSSR [Catalogue of birds of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 276 p. In Russian
20. Ravkin YuS, Yudkin VA, Vartapetov LG, Milovidov SP, Toropov KV, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Tsybulin SM, Adam AM, Fomin BN, Ananin AA, Blinov VN, Blinova TK, Solov'ev SA, Shor EL, Vakhrushev AA, Anufriev VM, Kozlenko AB, Tertitskiy GM, Ravkin ES. Classification of bird community of the West-Siberian Plain (Late Summer). *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2000;7(6):743-754.
21. Ravkin YuS, Vartapetov LG, Yudkin VA, Pokrovskaya IV, Bogomolova IN, Tsybulin SM, Blinov VN, Zhukov VS, Dobrotvorskiy AK, Blinova TK, Starikov VP, Anufriev VM, Toropov KV, Solov'ev SA, Tertitskiy GM, Shor EL. Spatial-typological structure of Amphibia community of the West-Siberian Plain. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2003;10(5):603-610.
22. Ravkin YuS, Yudkin VA, Panov VV, Starikov VP, Vartapetov LG, Tsybulin SM, Toropov KV, Kuranova VN, Blinov VN, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Bogomolova IN, Blinova TK, Shor EL, Solov'ev SA, Anufriev VM, Tertitskiy GM, Bakhina EV, Borisovich OB. Mapping and identification of the spatial-typological structure of Amphibian communities (for West Siberia as an example). *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2005;12(3):427-433.
23. Ravkin YuS, Yudkin VA, Panov VV, Starikov VP, Erdakov LN, Vartapetov LG, Bogomolova IN, Il'yashenko VB, Onishchenko SS, Tsybulin SM, Sorokina NV, Solov'ev SA, Blinov VN, Zhukov VS, Pokrovskaya IV, Blinova TK, Toropov KV, Sazonova IA, Chernyshova ON, Anufriev VM, Tertitskiy GM, Moskvitina NS, Bakhina EV.

- Osobennosti kartografirovaniya i vyyavleniya prostranstvenno-tipologicheskoy struktury naseleniya melkikh mlekopitayushchikh (na primere Zapadnoy Sibiri) [Features of mapping and identifying the spatial-typological structure of small mammal population (the example of West Siberia)]. In: *Bioraznoobrazie i dinamika ekosistem. Informatsionnye tekhnologii i modelirovanie. Integratsionnye proekty* [Biodiversity and dynamics of ecosystems. Information technologies and modeling. Integration projects]. Shumnyy VK, Shokin YuI, Kolchanov NA, Fedotov AM, editors. Novosibirsk: SB RAS Publ.; 2006. Vol. 7. pp. 258-276.
24. Ravkin YuS, Yudkin VA, Tsybulin SM, Kuranova VN, Borisovich OB, Bulakhova NA, Patrakov SV, Shamgunova RR. Spatial-typological structure and mapping of the Reptile communities of West Siberia. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2007;14(4):557-565.

*Received 19 October 2016; Revised 12 November 2016;
Accepted 18 November 2016; Published 13 December 2016.*

Author info:

Ravkin Yuri S, Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation; Professor, Department of Plant Physiology and Biotechnology and Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Pr., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: zm@eco.nsc.ru

Bogomolova Irina N, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: i3335907@mail.ru