зоология

УДК 598.2/9+591.5 doi: 10.17223/19988591/40/7

Л.Г. Вартапетов¹, Т.К. Железнова²

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия ² Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

Пространственная организация населения птиц Притымья

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 17-04-00088-а и № 15-29-02479 ОФИ-М.

Изучено весенне-летнее население птиц Притымья – ранее мало исследованного в орнитологическом отношении района Западной Сибири. На основе полученных классификационных и структурных представлений о пространственном разнообразии орнитокомплексов установлены основные тендениии территориальных изменений. Плотность населения птиц возрастает при смене темнохвойных пород мелколиственными, воздействии пойменного режима, снижении облесенности, возрастании мозаичности и продуктивности биоиенозов. Уменьшение суммарного обилия птиц прослеживается при обеднении минерального питания и упрощении ярусной структуры фитоценозов, олиготрофном заболачивании, уменьшении облесенности и продуктивности биоценозов. Наибольшие показатели видового богатства отмечены в темнохвойных и смешанных лесах, на вырубках и верховых болотах. Средние значения характерны для сосняков, мелколиственных лесов и закустаренных лугов и минимальные для мезотрофных болот. Наличие поселков определяет уменьшение видового богатства и увеличение суммарного обилия за счет синантропных видов. При смене наземных местообитаний водными в сообществах птиц уменьшается число видов и особей.

Ключевые слова: факторы среды; Западная Сибирь; средняя тайга; плотность населения; видовое богатство.

Введение

В результате изучения пространственной организации населения птиц Западно-Сибирской равнины установлено, что среднетаежная подзона является северным пределом широкого распространения и преобладания бореальных сообществ птиц [1]. С позиций изучения пространственной организации населения птиц средняя тайга оказалась ключевой, но наименее изученной лесной подзоной Западной Сибири, в том числе на фоне лучшей

изученности населения птиц северной, южной тайги и подтаежных лесов, по которым опубликованы обобщающие монографии [2–4].

В последние 40 лет все компоненты ландшафтов средней тайги Западной Сибири, включая сообщества птиц, испытывают мощное воздействие нефтегазоносного комплекса. Значительная доля среднетаежных ландшафтов еще не нарушена, однако интенсивное освоение полезных ископаемых, лесопользование, очаги урбанизации и сельскохозяйственного освоения, линии транспортных и энергетических коммуникаций приводят к значительной трансформации и загрязнению всех компонентов природных комплексов, и состояние некоторых из них оценивается как катастрофическое. В связи с этим необходимо изучить современное экологическое состояние населения птиц средней тайги Западной Сибири, предсказать его предстоящие изменения, связанные с климатическими трендами и антропогенным воздействием, наметить основные направления сохранения видов и сообществ птиц и в ряде случаев - поддержания и восстановления их численности. Без решения этих неотложных и важных задач уникальная информация о биоразнообразии орнитокомплексов изучаемой территории будет безвозвратно утеряна.

Притымье включает в себя долину р. Тым от верхнего до нижнего течения и прилежащие участки междуречий. Эта территория имеет особое значение, поскольку она еще мало освоена (за исключением участков интенсивной лесоэксплуатации) и состояние большей части ландшафтов и орнитокомплексов близко к исходному. Поэтому оценка экологического состояния населения птиц Притымья, которое до недавнего времени оставалось почти не изученным, может рассматриваться как «точка отсчета» для выявления антропогенных нарушений на других территориях средней тайги Западной Сибири, в большей степени подверженных промышленно-хозяйственному освоению.

В связи с этим основная цель нашей работы по изучению экологического состояния населения птиц Притымья — определить основные тенденции территориальных изменений населения птиц на основе классификационных и структурных представлений о его пространственном разнообразии и оценить степень воздействия природных и антропогенных факторов среды на территориальную неоднородность орнитокомплексов.

Выполнение этого исследования представляется значимым не только с фундаментальных позиций орнитогеографии и синэкологии, но и для решения региональных эколого-географических проблем, в том числе связанных с сохранением биоразнообразия сообществ птиц. Проведенная нами и подобные ей количественные оценки населения птиц, в том числе выполненные на ландшафтной основе, служат для развития международных систем орнитологического мониторинга, в основном направленных на выявление популяционных трендов гнездящихся и мигрирующих птиц [5–8]. В России реализуемый нами и другими исследователями ландшафтно-типологический подход в орнитологическом мониторинге направлен на решение общих

задач экологического мониторинга, а также сохранения и восстановления биологических ресурсов и биоразнообразия [9, 10].

Материалы и методики исследования

Исследования проведены преимущественно в долине р. Тым, в северо-восточной части Томской области (Каргасокский район) с мая по август 1985 г. и с мая по июль 2006—2007 гг. Обследованы местообитания долины р. Тым и его притоков, а также ряд междуречных ландшафтов на 3 ключевых участках. В нижнем течении р. Тым ключевой участок располагался в 45 км от устья реки, на месте бывшей деревни Белый Яр (59°30' с. ш., 80°20' в. д.). В среднем течении р. Тым обследованы окрестности п. Напас и п. Молодежный (59°53' с. ш., 82°00' в. д.). В Верхнем Притымье исследования проведены в 1985 г. в окрестностях заброшенной д. Ванжиль-Кынак (60°23' с. ш., 84°14' в. д.).

В бассейне Тыма наибольшую площадь занимают лесные ландшафты. Смешанные леса с преобладанием березы доминируют, на втором месте — сосновые боры, далее следуют елово-пихтово-кедровые леса. В некоторых лесных массивах заметные площади составляют вырубки и гари. На надпойменных террасах и в древних ложбинах стока широко распространены верховые болота, преимущественно «рямы». Последние представляют собой сосново-сфагновые болота с низким уровнем стояния воды, присутствием сосны, развитием кустарничкового яруса. Пойменные луга развиты главным образом в низовьях Тыма и по его притоку р. Польто. Растительность в основном злаково-осоковая, развиты кочкарник, заросли ив. В поймах большое количество некрупных озер с закустаренными берегами.

Птиц учитывали на пеших и водных маршрутах. Норма учета составляла 5 км в каждом местообитании с повторностью в каждую половину месяца. Использованы результаты маршрутных учетов весенне-летнего населения птиц (с 16 мая по 15 июля). При обработке данных осуществлялся пересчет на площадь по средним дальностям обнаружения [10]. В общей сложности в долине Тыма обследовано 31 ландшафтное урочище. Общая протяженность маршрутов составила 500 км по суше и около 300 км по воде.

Видовые названия птиц приведены по Л.С. Степаняну [11], за исключением клеста-еловика, юрка и камышевой овсянки, за которыми сохранены более традиционные названия по Е.А. Коблику и др. [12]. За восточной клушей в связи с возможным перекрыванием ареалов, сложностью полевого определения и неясностью таксономического статуса по отношению к хохотунье сохранено прежнее название «серебристая чайка» в его расширительном смысле. В качестве меры общности населения птиц использован коэффициент сходства П. Жаккара, модифицированный для количественных признаков [13, 14]. Иерархическая классификация населения птиц и пространственнотипологическая структура орнитокомплексов выявлены одним из методов автоматической классификации — качественного аналога факторного анали-

за [15]. Пространственная организация (упорядоченность, структурированность) населения птиц оценивалась величиной дисперсии коэффициентов сходства между орнитокомплексами, учтенной факторами среды и их сочетаниями, выделенными при классификационных и структурных построениях [2]. Более детально методы учетов птиц, алгоритмы расчетов, принципы составления классификаций и построения графов описаны ранее [10, 16].

Результаты исследований и обсуждение

В приведенной ниже классификационной схеме населения птиц Притымья крупные группы орнитокомплексов иерархически подразделены на более мелкие, для каждой из них установлен природный режим, определяющий ее выделение. Пространственно-типологичесая структура сообществ птиц демонстрируется рядами изменений наиболее сходных из выделенных подтипов орнитокомплексов. Каждый из рядов связан с воздействием основного структурообразующего фактора среды, и полученная схема ориентирована в факторном пространстве. Пространственная организация орнитокомплексов рассматривается как мера связи факторов среды с территориальной неоднородностью населения птиц. Эта связь оценивается как величина дисперсии коэффициентов сходства, учтенная (объясненная) каждым из выделенных факторов, их суммой, а также неразложимыми сочетаниями факторов или антропогенно-природными режимами, выделенными при классификационных построениях

Результаты представлены в виде классификации населения птиц и структурно-типологического графа, признанного наиболее информативным на уровне подтипов классификации. В результате кластерного анализа составлена иерархическая трехуровневая классификация (тип-подтип-класс) населения птиц. Для каждого таксона классификации в скобках указаны 5 наиболее многочисленных видов и их доля (в %) в суммарном обилии птиц, плотность населения (особей/км²) / биомасса (кг/км²), число встреченных видов / из них фоновых; далее приводятся доли основных типов фауны в населении птиц (по числу особей в %). Полученная классификационная схема выглядит следующим образом.

Классификационная схема населения птиц Притымья

- 1. Лесной тип населения (лесных ландшафтов, включая вырубки и гари; преобладают, %: буроголовая гаичка 22, юрок 11, пеночка-теньковка 6, обыкновенный поползень и клест-еловик по 4; плотность населения, особей/км 2 302 / биомасса, кг/км 2 14; число встреченных видов 115 / из них фоновых 43; доля по числу особей, %: сибирский тип фауны 62, европейский тип 22, транспалеаркты 9, китайский тип 6).
- 1.1. Подтип населения темнохвойных лесов (буроголовая гаичка 30, юрок 13, обыкновенный поползень 9, пеночка-теньковка 8, славка-завирушка 5; 390/15; 65/36; сибирский тип 71, европейский 21, транспалеаркты 4, китайский тип 3).

Классы населения:

- 1.1.1 кедровых лесов (буроголовая гаичка 28, обыкновенный поползень и юрок по 13, пеночка-теньковка 11, клест-еловик 7; 397/14; 41/31; сибирский тип 73, европейский 21, транспалеаркты 4);
- 1.1.2 елово-пихтово-кедровых лесов (буроголовая гаичка 33, юрок 13, славка-завирушка 7, обыкновенный поползень 6, пеночка-теньковка 5; 382/17; 60/39; сибирский тип 69, европейский 21, транспалеаркты и китайский тип по 5);
- 1.2. Подтип населения хвойно-мелколиственных лесов (буроголовая гаич-ка 26, юрок 12, пятнистый конек 7, клест-еловик 6, пеночка-теньковка 5; 254/13; 63/36; сибирский тип 66, европейский 20, китайский 9, транспалеаркты 5).

Классы населения:

- 1.2.1 темнохвойно-мелколиственных лесов (буроголовая гаичка 26, юрок 10, пеночка-теньковка, пятнистый конек и обыкновенный поползень по 6; 262/15; 53/33; сибирский тип 64, европейский 22, китайский 9, транспалеаркты 5);
- 1.2.2 сосново-мелколиственных лесов (буроголовая гаичка 25, юрок 14, клест-еловик 9, пятнистый конек 8, пеночка-теньковка 4; 247/12; 49/33; сибирский тип 67, европейский 19, китайский 9, транспалеаркты 5).
- 1.3. Подтип населения сосновых лесов (буроголовая гаичка 22, юрок 11, пятнистый конек 9, клест-еловик 7, пеночка-теньковка 6; 210/15; 60/31; сибирский тип 62, европейский 25, китайский 10, транспалеаркты 3).

Классы населения:

- 1.3.1 кустарничково-беломошных сосняков (юрок 17, буроголовая гаичка 13, обыкновенная горихвостка и пятнистый конек по 9, клест-еловик 6; 169/10; 39/29; сибирский тип 59, европейский 28, китайский 10, транспалеаркты 3);
- 1.3.2 кустарничково-зеленомошных сосняков (буроголовая гаичка 28, пеночка-теньковка и пятнистый конек по 9, клест-еловик 8, юрок 7; 251/20; 52/32; сибирский тип 65, европейский 23, китайский 9, транспалеаркты 3).

Подтипы населения:

- 1.4 приречных ивово-осиново-березовых лесов (береговая ласточка 10, садовая славка, зяблик и юрок по 9; рябинник 7; 399/24; 51/41; европейский тип 33, сибирский 26, транспалеаркты 24, монгольский тип 4, китайский 3);
- 1.5 вырубок (свежих и средневозрастных вырубок по соснякам с сосновым, осиновым и березовым подростом; белая трясогузка 24, юрок 7, клест-еловик и кедровка по 6, обыкновенная горихвостка 5; 194/17; 72/34; сибирский тип 40, транспалеаркты 37, европейский тип 18, китайский 5);
- 1.6 гарей (средневозрастных гарей по приречной темнохвойной тайге, зарастающих березой и осиной; пеночка-зарничка 21, буроголовая гаичка 18, юрок 9, славка-завирушка и садовая камышовка по 8; 632/22; 57/40; сибирский тип 65, европейский 18, транспалеаркты 7).
- 2. Болотно-лугово-кустарниковый тип населения (закустаренных лугов и мезотрофных болот; певчий сверчок 22, юрок 15, камышовая овсянка

12, лесной конек 8, камышовка-барсучок 7; 201/13; 33/18; европейский тип 28, транспалеаркты и сибирский тип по 23, монгольский 21, голарктический 4).

Подтипы населения:

- 2.1 пойменных закустаренных лугов (певчий сверчок 46, сизая чайка 11, камышовка-барсучок и серая славка по 10, береговая ласточка 6; 119/14; 23/11; монгольский тип 46, европейский 23, транспалеаркты 13, голарктический тип 11, сибирский 7);
- 2.2 мезотрофных березово-кустарниковых болот (юрок 22, камышовая овсянка 18, лесной конек 12, певчий сверчок 11, полярная овсянка (на пролете) 8; 283/13; 16/14; европейский и сибирский типы по 30, транспалеаркты 27, монгольский тип 11).
- 3. Верхово-болотный тип населения (сосново-кустарничково-сфагновых верховых болот; лесной конек 32, желтая трясогузка 15, дубровник и сизая чайка по 6, белошапочная овсянка 5; 122/19; 75/19; европейский тип 36, транспалеаркты 26, сибирский тип 25, китайский и голарктический по 7).

Подтипы населения:

- 3.1 сосново-кустарничково-сфагновых верховых грядово-мочажинных болот и низкорослых рямов (лесной конек 32, желтая трясогузка 15, дубровник и сизая чайка по 6, белошапочная овсянка 5; 119/7; 65/18; европейский тип 44, транспалеаркты 29, сибирский тип 19, китайский 7);
- 3.2 сосново-кустарничково-сфагновых верховых грядово-мочажинно озерных болот (сизая чайка 23, белошапочная овсянка 18, серебристая чайка 7, серая ворона 6, свиязь 5; 135/65; 32/21; сибирский тип 45, голарктический 30, транспалеаркты 12, европейский тип 8, китайский 5).
- 4. Селитебный тип населения (поселков; садовая камышовка 20, береговая ласточка 17, сорока 10, серая славка 5, домовый воробей 4; 501/25; 61/40; транспалеаркты и европейский тип по 33, сибирский 9, китайский 3).

Подтипы населения:

- 4.1 жилых поселков (береговая ласточка 22, сорока 13, домовый воробей 9; деревенская ласточка и садовая камышовка по 8; 514/33; 45/28; транспалеаркты 49; европейский тип 38, китайский 3);
- 4.2 брошенных поселков (садовая камышовка 32, береговая ласточка 11, славка-завирушка 8, пеночка-теньковка 7, буроголовая гаичка 6; 488/18; 34/28; европейский тип 28, сибирский и транспалеаркты по 17, китайский тип 4, монгольский 3).
- 5. Водно-околоводный тип населения (озер, рек и их береговых полос; береговая ласточка 14, кряква 11, перевозчик 8, речная крачка и сизая чайка по 7; 129/59; 39/20; транспалеаркты 71, сибирский тип 17, голарктический 11).

Подтипы населения:

5.1 – старичных, аллювиальных и надпойменных озер (свиязь 26, гоголь 11, хохлатая чернеть 10, черныш 9, чирок-трескунок 7; 37/26; 25/11; транспалеаркты 47, сибирский тип 46, голарктический 4);

- 5.2 малых рек (береговая ласточка 15, кряква 14, речная крачка 9, чироктрескунок и большой веретенник по 7; 595/263; 25/23; транспалеаркты 75, сибирский и голарктический типы по 12);
- 5.3 средних рек (береговая ласточка 29, перевозчик 26, сизая чайка 12, чирок-свистунок 6, белая трясогузка 5; 32/7; 27/8; транспалеаркты 75, голарктический тип 13, сибирский 10).

На самом высоком уровне — типов населения птиц — представленная классификация отражает наибольшее значение облесенности и заболоченности, преимущественно олиготрофной, в формировании орнитокомплесов природных наземных местообитаний (типы 1–3). На этом уровне также прослеживается воздействие застроенности и обводненности (типы 4 и 5). На более низком уровне выделенные типы населения подразделяются на 15 подтипов. Формирование последних, кроме сочетаний перечисленных факторов, определяется влиянием состава лесообразующих пород, вырубок лесов и пожаров в них, развития кустарникового яруса, а также воздействием пойменного режима, размера и проточности водоемов и наличием поселков. На самом низком уровне — классов населения — в рассматриваемой схеме 3 из 15 выделенных подтипов населения подразделяются на 6 классов, формирование которых определяется составом растительности древесного и наземно-кустарничкового ярусов в лесных формациях.

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов выявлена на основе максимальных значений сходства между выделенными подтипами населения птиц и отражена на структурном графе (рис. 1). Вертикальный ряд рассматриваемой схемы начинается с подтипа 1.1 – орнитокомплексов темнохвойных лесов с преобладанием буроголовой гаички, юрка и обыкновенного поползня. Он сменяется подтипом 1.2 – сообществ хвойно-мелколиственных лесов. В составе преобладающих видов здесь обыкновенного поползня сменяет пятнистый конек. По сравнению с предыдущим подтипом плотность населения птиц уменьшается примерно в 1,5 раза, их видовое богатство не изменяется. Далее следует подтип 1.4 – населения приречных мелколиственных лесов, с преобладанием садовой славки и зяблика при увеличении плотности населения. Ряд замыкается подтипом 2.1 – сообществ птиц пойменных закустаренных лугов, с преобладанием по численности видов увлажненных высокотравно-кустарниковых местообитаний (певчий сверчок и камышевка-барсучок) и дальнейшим увеличением суммарного обилия птиц (в 1,6 раза) по сравнению с орнитокомплексами темнохвойных лесов. Отклонение от этого ряда определяется пирогенной сукцессией и, в ее результате, формированием подтипа населения 1.6 - средневозрастных гарей по приречной темнохвойной тайге, зарастающих березой и осиной. Суммарное обилие птиц здесь возрастает в 1,6 раза по сравнению с орнитокомплексами исходных темнохвойных растительных формаций, а преобладающим видом становится пеночка-зарничка.

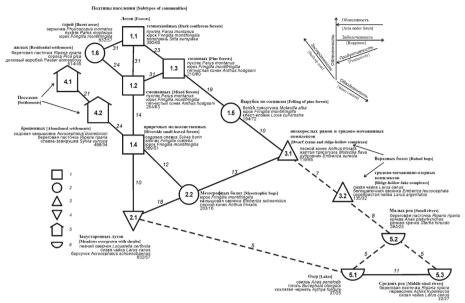


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Притымья. Подтипы населения: 1 – лесов, 2 – частично облесенных местообитаний, 3 – верховых болот, 4 – лугов, 5 – поселков, 6 – водно-околоводных местообитаний. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов населения представленной классификации, а между фигурами обозначают сходство этих подтипов. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости (10 единиц сходства), а при отсутствии такового прерывистой линией – максимальное сходство ниже порога. Граф построен в обратном масштабе: чем выше сходство – тем ближе подтипы. Рядом с названием подтипа приведено три преобладающих вида, плотность населения (особей/км²) / общее число встреченных видов. Стрелками указаны направления усиления воздействия основных структурообразующих факторов среды [Fig. 1. Space and typological structure of bird communities of Pritymye] Subtypes of communities: 1 - forests, 2 - partially forested habitats, 3 - upper swamps, 4 - meadows, 5 - settlements, 6 - aqueous and near-aqueous habitats. Numbers inside the figures correspond to the numbers of community subtypes of the represented classification, and between the figures they designate the similarity of these subtypes. The solid line marks the similarity higher than the significance threshold (10 similarity units), and in the absence of thereof, the broken line shows the maximum similarity lower than the threshold. The graph is built in the opposite scale: the higher the similarity, the closer the subtypes. Next to the subtype name, three predominating species, community density (individuals/km²) / the total number of encountered species are given. The arrows indicate the directions of strengthening the impact of the basic structure-forming environmental factors]

Второй ряд, наклонный по отношению к рассмотренному, начинается при переходе от сообществ темнохвойных и смешанных лесов (подтипы 1.1 и 1.2) к таковым сосняков. При этом состав преобладающих видов по сравнению со смешанными лесами сохраняется, но суммарное обилие птиц несколько уменьшается. Далее в этом ряду следует подтип 1.5 – вырубок по соснякам, с явным преобладанием белой трясогузки и значительно меньшим

участием наиболее многочисленных лесных видов (юрок, клест-еловик). Плотность населения птиц здесь вдвое меньше по сравнению с орнитокомплексами темнохвойной тайги, но видовое богатство наибольшее по отношению ко всем выделенным типам орнитосообществ (72 вида). Это определяется тем, что, наряду с некоторыми видами открытых пространств, здесь отмечены многие виды лесных местообитаний, хотя и с невысоким обилием. Следующий в рассматриваемом ряду подтип 3.1 сформирован населением низкорослых рямов и грядово-мочажинных комплексов верховых болот. Суммарное обилие птиц здесь и далее неуклонно снижается по сравнению с рассмотренными типами населения, но их видовое богатство по-прежнему остается высоким и сопоставимым с таковым в хвойных и смешанных лесах за счет совместного обитания здесь лугово-болотных, лесотундровых, опушечных, кустарниковых и некоторых лесных видов птиц. Преобладающими видами становятся лесной конек, желтая трясогузка и дубровник.

Нижний наклонный ряд определяется переходом от орнитокомплексов пойменных закустаренных лугов к сообществам мезотрофных березово-кустарниковых болот (подтип 2.2). Плотность населения птиц и их видовое богатство на этих болотах уменьшаются соответственно в 2,3 и 3,6 раза по сравнению с пойменными лугами, а в качестве преобладающих видов наиболее характерны юрок, камышовая овсянка, лесной конек и певчий сверчок. Рассматриваемый ряд заканчивается подтипом населения 3.1 — сфагновососновых олиготрофных болот, для орнитокомплексов которых характерно дальнейшее уменьшение суммарного обилия птиц (в 2,4 раза) по сравнению с мезотрофными болотами.

В результате три рассмотренных основных ряда изменений населения птиц формируют треугольную конфигурацию структурного графа в его части, представляющей территориальные изменения природных наземных орнито-комплексов. Вершины треугольника соответствуют орнитосообществам темнохвойных лесов, пойменных лугов и верховых болот.

Имеется 2 отклонения от этой основной части рассматриваемой схемы, которые ориентированы по диагонали рассматриваемого прямоугольного факторного пространства. Первое, наиболее значительное, отклонение определяется переходом от наземных к наземно-водным орнитокомплексам. Последние представлены подтипом 3.2 — населением грядово-мочажинно-озерных комплексов верховых болот, с преобладанием сизой и серебристой чаек и белошапочной овсянки. Далее следуют водно-околоводные орнитосообщества, представленные населением птиц озер (подтип 5.1), малых рек (подтип 5.2) и средних рек (подтип 5.3). На озерах в составе населения птиц преобладают утки: свиязь, гоголь и хохлатая чернеть. Самый многочисленный вид на реках — береговая ласточка, а также на малых реках — кряква и речная крачка, на средних реках — перевозчик и сизая чайка. Видовое богатство населения в водно-околоводных сообществах птиц примерно вдвое меньше, чем в наземных. Плотность населения птиц на наиболее крупных

водоемах – озерах и средних реках – тоже значительно уменьшается, однако на малых реках суммарное обилие птиц примерно такое же, что и в наземных сообществах.

Второе диагональное отклонение на рассматриваемой схеме связано с переходом от орнитокомплексов приречных мелколиственных лесов (подтип 1.4) к таковым жилых и брошенных поселков (подтипы 4.1 и 4.2). В них последовательно возрастает суммарное обилие птиц за счет увеличения численности синантропных видов, но уменьшается видовое богатство. Для поселков характерно преобладание береговой ласточки. Кроме того, в брошенных поселениях преобладают кустарниковые виды: садовая камышевка и славка-завирушка, а в жилых – синантропы: сорока и домовый воробей.

Таким образом, на рассматриваемой схеме в вертикальном направлении прослеживаются изменения населения птиц, связанные с уменьшением облесенности, в том числе «таежности» местообитаний, которые, в свою очередь, определяются постепенной сменой темнохвойных лесообразующих пород на мелколиственные и воздействием пойменного режима. При этом продуктивность биоценозов и суммарное обилие птиц возрастают.

В горизонтальном направлении слева направо на структурном графе прослеживается смена сообществ птиц, которая в целом тоже определяется снижением облесенности, в основном при возрастании олиготрофной заболоченности, уменьшении продуктивности биоценозов и обеднении минерального питания фитоценозов. Совокупное действие этих факторов и более локальное влияние вырубки сосняков приводят к значительному снижению плотности населения птиц. В диагональном направлении на той же схеме прослеживаются изменения орнитокомплексов, связанные с наличием селитебных ландшафтов (застроенностью) при возрастании суммарного обилия и снижении видового богатства населения птиц. В том же направлении отражена смена сообществ, связанная с увеличением обводненности при переходе от наземных к водным местообитаниям и увеличении размеров рек, что определяет уменьшение количества видов и особей.

Выполненная оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность летнего населения птиц Притымья показала иерархию влияния наиболее значимых из них (таблица). Факторы в таблице ранжированы по убыванию их воздействия на формирование орнитокомплексов. Наиболее значимы степень облесенности и отличия в составе лесообразующих пород. Менее значимы обводненность, продуктивность и (или) кормность, степень развития кустарникового яруса и богатство минерального питания фитоценозов. Еще менее значимы мезорельеф или геоморфологическое положение местообитаний и их заболоченность. Антропогенные факторы (застроенность и наличие гарей и вырубок) имеют весьма малое значение по сравнению с природными факторами. Более сложные сочетания природных и антропогенных факторов, использованные при классификации населения птиц и выявлении его пространственно-типологической структуры (клас-

сификационные и структурные режимы), примерно столь же значимы, что и «простые» факторы среды. Совокупность этих антропогенно-природных режимов и факторов учитывает высокую долю исходной дисперсии коэффициентов сходства всех обследованных вариантов населения (87%), что позволяет считать достаточно полными и исчерпывающими приведенные характеристики пространственной организации населения птиц на современном этапе наших исследований.

Оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность населения птиц Притымья [Assessment of the impact of environmental factors on spatial heterogeneity

of bird communities of Pritymye]

Факторы и режимы [Factors and regimes]	Доля учтенной дисперсии [Percentage of the accounted dispersion], %
1. Природные факторы [Natural factors]	80
1.1. Облесенность [Forestation]	62
1.2. Состав лесообразующих пород [Composition of forest species]	59
1.3. Обводненность [Water content]	32
1.4. Продуктивность и (или) кормность [Productivity and (or) food capacity]	31
1.5. Развитие кустарникового яруса [Development of the shrub layer]	29
1.6. Богатство минерального питания фитоценозов [Richness of the mineral nutrition of phytocoenoses]	28
1.7. Мезорельеф (геоморфологическое положение) [Mesorelief (geomorphologic location)]	14
1.8. Заболоченность [Swampiness]	10
2. Антропогенные факторы [Anthropogenic factors]	3
2.1. Застроенность [Overbuilding]	2
2.2. Наличие вырубок и гарей [Presence of felling and burned forest areas]	0,6
3. Все факторы [All factors]	81
4. Структурные режимы [Structural regimes]	74
5. Классификационные режимы [Classification regimes]	67
6. Структурные и классификационные режимы [Structural and classification regimes]	79
7. Все факторы и режимы [All factors and regimes]	87

В прилежащих к рассматриваемой территории долинах Кети и Васюгана и на Кеть-Тымском междуречье отмечены сходные пространственные тренды орнитосообществ и определяющие их факторы среды [17–19]. Имеются отличия лишь в некоторых показателях сообществ птиц. Так, в лесах с продвижением к югу в составе преобладающих видов обыкновенного поползня сменяют более теплолюбивые зяблик и обыкновенная горихвостка. Видовое богатство и суммарное обилие птиц почти не изменяются в южном направлении, но становятся больше на наиболее лесистых и менее нарушенных

территориях. В луговых орнитокомплексах эти показатели увеличиваются в южном направлении, а на верховых болотах – в северном. Ранее сходные тенденции отмечались для всей лесной зоны Западной Сибири [1], теперь они подтверждаются и для отдельно рассматриваемой среднетаежной подзоны.

Заключение

Смена темнохвойных пород мелколиственными и пойменный режим определяют снижение облесенности, возрастание мозаичности и продуктивности биоценозов, что, в свою очередь, приводит к увеличению плотности населения птиц. Противоположная тенденция – обеднение сообществ птиц по количеству особей – прослеживается при смене темнохвойных и смешанных лесов сосняками и далее - вырубками и верховыми болотами, а также при переходе от приречных мелколиственных лесов и закустаренных лугов к мезотрофным березово-кустарниковым болотам и далее - к верховым болотам. Эта тенденция определяется обеднением минерального питания и упрощением ярусной структуры фитоценозов, развитием олиготрофного заболачивания и, как следствие, уменьшением облесенности и продуктивности биоценозов. Видовое богатство населения птиц не имеет направленных тенденций изменений. Его наибольшие показатели отмечены в протяженных или мозаичных местообитаниях (темнохвойные и смешанные леса, вырубки и верховые болота), средние значения характерны для сосняков, мелколиственных лесов и закустаренных лугов, а минимальные – для мезотрофных болот. Более частная тенденция пространственных изменений орнитокомплексов связана с селитебной трансформацией ландшафтов и выражается в уменьшении видового разнообразия и увеличении суммарного обилия птиц за счет облигатных и факультативных синантропов. Значительное обеднение населения птиц по числу видов и количеству особей отмечено при переходе от наземных к водным местообитаниям.

Орнитокомплексы Притымья в наибольшей степени формируются под влиянием облесенности и состава лесообразующих пород, несколько меньше воздействие обводненности, а также продуктивности биоценозов, кормности антропогенных местообитаний, развития кустарникового яруса и минерального питания фитоценозов; значительно меньше влияют мезорельеф и заболоченность. Из антропогенных факторов наиболее значима застроенность и наименее — наличие вырубок и гарей, а их суммарное воздействие на формирование сообществ в 27 раз меньше, чем природных факторов.

При сравнении с аналогичными данными по прилежащим с юга бассейнам Кети и Васюгана отмечено, что в лесных ландшафтах видовое богатство и суммарное обилие птиц больше на наиболее лесистых и менее нарушенных территориях, в луговых орнитокомплексах эти показатели увеличиваются в южном направлении, а на верховых болотах — в северном.

Литература

- 1. Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Миловидов С.П. Сезонные особенности зональных изменений населения птиц Западно-Сибирской равнины // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, № 1. С. 52–61.
- 2. Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1998. 327 с.
- Юдкин В.А. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 488 с.
- 4. Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск: Наука, 2012. 636 с.
- 5. Gregory R.D. Development of breeding bird monitoring in the United Kingdom and adopting its principles elsewhere // The Ring. 2000. Vol. 22. PP. 35–44.
- Svensson S.E. European bird monitoring: geographical scales and sampling strategies // The Ring, 2000. Vol. 22. PP. 3–23.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Paln D.J., Burfield I.J., van Bommel F.P. Long term population declines in Afro-Palearctic migrant birds // Biological Conservation. 2006. Vol. 131. PP. 93–105.
- 8. Gregory R.D., Vorisek P., Van Strien A., Meyling W.G., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P., Burfield I.J. Population trends of widespread woodland birds in Europe // Biological Conservation, 2007. Vol. 149. PP. 78–97.
- 9. Гармаев Е.Ж., Намжилова Л.Г., Ананин А.А., Бешенцев А.Н. Разработка программы мониторинга биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях в бассейне озера Байкал // География и природные ресурсы. 2016. № 5. С. 247–254.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, 2008.
 204 с.
- 11. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Академкнига, 2003. 807 с.
- 12. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
- Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902.
 Vol. 38. PP. 69–130.
- 14. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т медицинской параразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского, 1964. 149 с.
- 15. Трофимов В.А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации / ред. Б.Г. Миркин. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1978. С. 91–106.
- Vartapetov L.G., Preobrazhenskaya E.S. The spatial organization of winter bird communities in the East European and West Siberian plains // Biology Bulletin. 2010. Vol. 37, is. 3. PP. 288–297.
- 17. Железнова Т.К., Леппа В.А. Птицы Томского Прикетья. М.: Проспект, 2016. 234 с.
- 18. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Кети (Томская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 14 (36). С. 110–126.
- 19. Железнова Т.К. Птицы в нефтегазгоносных районах Привасюганья. М.: У Никитских ворот, 2017. 120 с.

Авторский коллектив:

Вартапетов Лев Гургенович – д-р биол. наук, заместитель директора по научной работе Института систематики и экологии СО РАН (Россия, 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

E-mail: lev@eco.nsc.ru

Железнова Татьяна Константиновна – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии факультета зоотехнии и биологии Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева (Россия, 127422, Москва, Тимирязевская ул., 49).

E-mail: larus-minutus@yandex.ru

For citation: Vartapetov LG, Zheleznova TK. Spatial organization of bird communities of Prytymye. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2017;40:116-131. doi: 10.17223/19988591/40/7 In Russian, English Summary

Lev G. Vartapetov¹, Tatiana K. Zheleznova²

- ¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation
- ² Russian State Agrarian University Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

Spatial organization of bird communities of Prytymye

The aim of our research was to establish the main tendencies of territorial changes of bird communities of Pritymye and environmental factors determining these tendencies. Pritymye, until recently, has remained one of the least investigated areas of Western Siberia in ornithological respect. The ecological state of most landscapes and ornithocomplexes of this area is little disturbed. Therefore, the evaluation of spatial diversity of bird communities of Pritymye can be used to identify anthropogenic changes of bird communities in other areas in the middle taiga of Western Siberia, more susceptible to industrial and economic use.

We counted birds on constant routes with recalculation of the square according to average detection distances (Ravkin, Livanov, 2008) mainly in the valley of the Tym river in the North-Eastern part of Tomsk region from 16 may to 15 July 1985 and 2006-2007. We investigated 31 habitats (500 km of overland and 300 km of water routes) in the valley of the Tym river and the adjacent interfluve at 3 sites. The first of these was located in the lower flow of the Tym river (59°30'N, 80°20'E), the second - in the middle (59°53'N, 82°00'E) and the third - in the upper flow of this river (60°23'N, 84°14'E). We estimated spatial organization (regularity, structuring) of bird communities by dispersion of similarity coefficients between ornithocomplexes, accounted by environmental factors and their combinations selected in classification and structural constructions (Vartapetov, 1998). Methods for bird counting, calculation algorithms, and principles of classification and construction of graphs have been described in detail earlier (Ravkin, Livanov, 2008; Vartapetov, Preobrajenskaya, 2010).

We established total territorial changes of bird communities connected with a decrease in forestation, a change of dark-coniferous forest species to small-leaved ones and the impact of floodland regime. At the same time, the productivity of biocenoses and the total abundance of birds increased. The total density of bird communities decreases during reduction of the productivity of biocenoses, depletion of the mineral nutrition of phytocoenoses, and cutting down of pine forests. More specific trends in ornithocomplexes are associated with the presence of villages (total abundance of birds increases, and their species richness reduces); with water content increasing the number of species and individuals in bird communities reduces (See Fig. and Table). When comparing with bird communities in the Ket and Vasyugan river basins, adjacent to

the territory under consideration from the south, we noted, that in forest landscapes the species richness and the total abundance of birds is greater in the most wooded and less disrupted territories; in meadow ornithocomplexes these parameters increase southwards, whereas in raised swamps – northwards.

The article contains 1 Figure, 1 Table and 19 Referenses.

Key words: environmental factors; West Siberia; middle taiga; density of communities; species richness.

Funding: This work was supported by the Grants of the Russian Foundation for Basic Research (No 17-04-00088-a and 15-29-02479 OFI-M).

References

- Vartapetov LG, Tsybulin SM, Milovidov SP. Zonality and seasonal peculiarities of bird communities in the West-Siberian Plain. Zoologicheskiy zhurnal = Zoological Journal. 2003;82:52-61. In Russian
- Vartapetov LG. Ptitsy severnoy taygi Zapadno-Sibirskoy ravniny [Birds of the northern taiga of the West Siberian Plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1998. 327 p. In Russian
- 3. Yudkin VA. Ptitsy podtaezhnykh lesov Zapadnoy Sibiri [Birds of subtaiga forests of West Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2002. 488 p. In Russian
- Toropov KV, Shor EL. Ptitsy yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri: 25 let spustya [Birds of the southern taiga of West Siberia: 25 years later]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2012. 636 p. In Russian
- Gregory RD. Development of breeding bird monitoring in the United Kingdom and adopting its principles elsewhere. *The Ring*. 2000;22:35-44. Available at: http://www.wbwp-fund.eu/ ring/pdf/22-2/greg.pdf (accessed 21.07.2017).
- Svensson SE. European bird monitoring: geographical scales and sampling strategies. *The Ring*. 2000;22:3-23. Available at: http://lup.lub.lu.se/record/153158 (accessed 21.07.2017).
- Sanderson FJ, Donald PF, Paln DJ, Burfield IJ, van Bommel FP. Long term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation*. 2006;131:93-105. doi: 10.1016/j.biocon.2006.02.008
- Gregory RD, Vorisek P, Van Strien A, Meyling WG, Jiguet F, Fornasari L, Reif J, Chylarecki P, Burfield IJ. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Biological Conservation*. 2007;149:78-97. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00698.x
- 9. Garmaev EZh, Namzhilova LG, Ananin AA, Beshentsev AN. Development of the program of biodiversity monitoring on specially protected natural territories within the Lake Baikal drainage basin. *Geografiya i prirodnye resursy = Geography and natural resources*. 2016;5:247-254. doi: 10.21782/GiPR0206-1619-2016-5(247-254) In Russian
- Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
- 11. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Abstract of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historic region]. Moscow: Akadembook Publ.; 2003. 807 p. In Russian
- Koblik EA, Red'kin YaA, Arkhipov VYu. Spisok ptits Rossiyskoy Federatsii [Checklist of birds of the Russian Federation]. Moskow: KMK Scientific Press Ltd. Publ.; 2006. 256 p. In Russian
- 13. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.* 1902;38:69-130. In France

- 14. Naumov RL. *Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya* [Birds in the outbreaks of tick-borne encephalitis in Krasnoyarsk region. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: EI Marcinovskiy Institute of medical parasitology and tropical medicine; 1964. 149 p. In Russian
- 15. Trofimov VA. Kachestvennyy faktornyy analiz matrits svyazey v prostranstve razbieniy so strukturoy [Qualitative factor analysis of connection matrices in the space of partitions with the structure]. In: *Modeli agregirovaniya sotsial no-ekonomicheskoy informatsii* [Models for aggregating social and economic information]. Mirkin BG, editor. Novosibirsk: Novosibirsk State University Publ.; 1978. pp. 91-106. In Russian
- Vartapetov LG, Preobrazhenskaya ES. The spatial organization of winter bird communities in the East European and West Siberian plains. *Biology Bulletin*. 2010;37(3):288-297. doi: 10.1134/S1062359010030106
- 17. Zheleznova TK, Leppa VA. Ptitsy Tomskogo Priket'ya [Birds of Tomsk Priket'ye]. Moscow: Prospekt Publ.; 2016. 234 p. In Russian
- 18. Milovidov SP, Nekhoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of Ket' River tributaries (Tomsk oblast). *Tomsk State University Journal of Biology.* 2016;14(36):110-126. doi: 10.17233/19988591/36/7 In Russian, English Summary
- Zheleznova TK. Ptitsy v neftegazgonosnykh rayonakh Privasyugan'ya [Birds in oil and gas regions of Privasyugan'ye]. Moscow: IPO «U Nikitskikh vorot» Publ.; 2017. 120 p. In Russian

Received 04 August 2017; Revised 30 August 2017; Accepted 19 October 2017; Published 26 December 2017

Author info:

Vartapetov Lev G, Dr. Sci. (Biol.), Deputy Director for Science, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation

E-mail: lev@eco.nsc.ru

Zheleznova Tatiana K, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Zoology, Russian State Agrarian University - Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 49 Timiryazevskiy Str., Moscow 127422, Russian Federation.

E-mail: larus-minutus@yandex.ru