

Видовое разнообразие птиц Западно-Сибирской равнины и общие особенности их летнего распределения

Ю.С. РАВКИН, Л.Г. ВАРТАПЕТОВ, Е.Н. КОЛОСОВА, В.С. ЖУКОВ, С.П. МИЛОВИДОВ,
К.В. ТОРОПОВ, С.М. ЦЫБУЛИН, В.А. ЮДКИН, Б.Н. ФОМИН, А.М. АДАМ,
И.В. ПОКРОВСКАЯ, А.А. АНАНИН, П.А. ПАНТЕЛЕЕВ, В.Н. БЛИНОВ, А.С. СОЛОВЬЕВ,
А.А. ВАХРУШЕВ, Е.С. РАВКИН, Т.К. БЛИНОВА, Е.Л. ШОР, Д.М. ПОЛУШКИН,
А.Б. КОЗЛЕНКО, В.М. АНУФРИЕВ, Г.М. ТЕРТИЦКИЙ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Методологические основы исследований и характеристика использованных материалов в данном сообщении не приводятся, поскольку опубликованы ранее [1, 2].

МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ ПТИЦ ПО СХОДСТВУ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Для животных и растений свойственна уникальность пространственного размещения видов при четко выраженной трансгрессии их распределения. Вместе с относительно часто встречающейся плавностью градиентов среды это нередко порождает континуальность растительных сообществ и животного населения. Тем не менее для компактности описания, выявления доминирующих трендов в сообществах и факторов среды, которые их определяют, необходима классификация сообществ по их сходству, а также видов по характеру распределения.

Пространственной сопряженности видов растений посвящена обширная литература, кроме того, для оценки сходства в распределении имеется хорошо отработанный математический аппарат. В зоогеографии

и экологии животных такой анализ проводится, как правило, сугубо глазомерно. При достаточно большом материале у зоологов возникает ряд трудностей, связанных с постепенностью смены в распределении от одной хорошо различимой группы видов к другой. Разнообразие животного мира и необходимость классификации видов именно в тех случаях, когда охват территории относительно велик, затрудняют использование сравнительно простых способов "альтернативного" деления. Их применению, кроме того, препятствует значительное количество редких видов, встречаемость которых обычно незакономерна. Исключение их при расчетах вносит элемент субъективности, оставляет у специалистов чувство неудовлетворенности и вынуждает пользоваться грубыми, рабочими классификациями. При этом нередко в угоду иллюстративности и четкости классификации игнорируются переходные варианты; описание сложности распределения подменяется удобной, но слабо отражающей действительность схемой.

Привлечение к систематизации математических методов анализа, таких, как автоматическая (факторная) классификация, снимает некоторые из вышеописанных затрудне-

ний. Однако объединение видов по сходству распространения может на одном и том же уровне значимости приводить к выделению групп, общность которых определяется разными факторами среды. Это связано с тем, что среда обычно влияет на размещение животных нелинейно или влияние сильных факторов на части территории может нивелировать влияние слабых факторов. Поэтому классический принцип тезы—антитезы соблюдается по признаку деления (сходство—различие) и не выделяется внешне в маркере группы или объяснении. Поскольку мы используем классификацию как метод анализа или упорядочения собственных представлений, подобная внешняя нечеткость не уменьшает познавательной ценности схем. Они лучше отражают специфику конкретного материала, постепенность изменений и иерархию значимости факторов среды или внутренних отношений в распределении животных. Условия среды в данном случае являются не признаком выделения групп видов, а их корреляционным объяснением, хотя могут служить и для целей индикации. Это, скорее, маркеры групп, чем перечень причин данного характера распределения. Однако связь распределения животных с упоминаемыми природными режимами несомненна и в дальнейшем может быть оценена качественными методами многомерной статистики.

В нашей работе такие задачи решались с помощью факторной классификации [3, 4]. Суть алгоритма заключается в следующем. По исходной матрице коэффициентов связи виды объединяются так, чтобы доля дисперсии, учитываемой этой классификацией, была наибольшей. Для этого из коэффициентов сначала вычитается среднее по их матрице значение. В результате все коэффициенты меньше среднего становятся отрицательными. Затем находят пару видов, объединение которых в один класс уменьшает начальную диспер-

сию на максимальное возможное величину, т.е. пару с наибольшим сходством. После этого столбцы и строки коэффициентов, соответствующие найденной паре видов, поэлементно суммируются. На агрегированной так матрице процедура объединения повторяется. Такой поиск и агрегация продолжаются до тех пор, пока доля учитываемой дисперсии увеличивается, т.е. пока объединяются пробы с положительными коэффициентами. В результате получается некоторая классификация—объединение видов по их максимальному сходству в заданное число классов.

В качестве меры сходства распределения в одной из прежних работ [5] был взят коэффициент ранговой корреляции Кендэла [6]. В отличие от коэффициентов Жаккара—Наумова, линейной корреляции и обратной величины евклидова расстояния, широко применяемых в биологической практике и использованных нами при пробных расчетах, эта мера при данном алгоритме обеспечивала оптимально обобщенное разбиение, что позволило за счет последовательного деления крупных классов представить классификацию в иерархическом виде. Прочие упомянутые коэффициенты давали сразу на первом же шаге очень дробное разбиение, что усложняло описание. В общих чертах по смыслу деления оно совпадало с наиболее дробным разбиением по коэффициенту ранговой корреляции.

Использованный коэффициент Кендэла соответствует сходству по широте распределения, зонам преференции и в качественном виде учитывает степень совпадения изменений в численности птиц. В общем, это соответствует нашему представлению о сходстве их распределения. Однако организация расчетов этого коэффициента сравнительно сложна и они занимают много времени. Соображения экономичности побудили нас вернуться к коэффициенту линейной корреляции, убрав в нем про-

целуру центрирования. Это делает коэффициент более чувствительным к широте распространения, так как обычный коэффициент корреляции больше реагирует на максимальные значения, которые сплошь и рядом нетипичны и связаны с локальными скоплениями, агрегированностью в распределении или недостаточностью материала по плохо заметным или редким видам.

После такой систематизации для ее объяснения зоолог, зная условия среды в местах проведения учетов, анализирует состав классов, находит для каждого из них фактор среды или их сочетание (маркер группы), общий для всех вошедших в класс видов. Такой фактор с предметной точки зрения должен определять выявленное сходство в распределении.

Объединение в класс производится по перекрыванию зон наибольшей численности. С помощью специальной программы высчитывается вклад всех показателей обилия видов, вошедших в выделенную группу, в среднегрупповой коэффициент корреляции (отдельно для каждого местообитания). Вклад каждого вида в среднегрупповой (внутриклассовый) коэффициент рассчитывается как разница между средним коэффициентом корреляции по данному классу и таким же коэффициентом, рассчитанным после последовательной замены каждого из анализируемых видов на виды фиктивные и различные в каждом местообитании. Упорядочение урочищ по вкладу показателей обилия в коэффициент позволяет легко определить, в каких именно местообитаниях высокая численность обусловила объединение видов в класс. Обобщенное описание общего фактора среды или их сочетания, одинаково проявляющихся в этих урочищах, является объяснением и маркером выделенного класса.

Как уже говорилось, при использовании в качестве меры сходства коэффициента линейной корреляции при разделении выделяется сравнительно много мелких классов. Мы

объединяли их в группы более высокого ранга в соответствии с перекрыванием объяснений, т.е. списков урочищ, за счет распределения в которых выделяются классы, а также по перекрыванию их с понятием типа растительности, например лесной, луговой и т.п.

Кроме того, наиболее представительные из выделенных классов дополнительно разделялись на подклассы с помощью той же программы факторной классификации. Таким образом, первичная классификация на исходной матрице коэффициентов дополнялась объединением классов в группы и делением крупных классов на подклассы. Это позволило представить окончательный результат в виде иерархической схемы. Она не является точным изложением машинного разбиения. Последнее служит лишь основанием для предметной классификации. Невозможность полностью следовать за формализованным разделением связана со значительной разницей в достоверности используемых показателей обилия птиц. Для массовых и хорошо заметных видов она выше, чем для редких и плохо заметных. Кроме того, как уже указывалось, отдельные незакономерные "выплески" высоких значений могут существенно исказить представления о предпочтительности местообитаний птицами, даже при очень четком изменении в большей части анализируемого ряда показателей. Такие случаи встречаются в наших материалах чаще, поскольку расчеты основаны на динамической плотности, т.е. с учетом всех птиц, отмеченных в данном местообитании, а не только гнездящихся, как это обычно делается. Поэтому из выделенных классов принимались во внимание лишь те, составы которых хорошо объяснялись с предметной точки зрения. В противном случае виды включались в классы хорошо интерпретированные и близкие, исходя из общей, сформулированной на основе разбиения, концепции о распределении птиц на данной тер-

ритории. Правда, таких случаев было немного.

Как правило, имеется некоторое число видов с неясным распределением. Обычно это одиночные, случайные встречи. Такие виды отнесены к более представительным классам, в которые они должны были бы входить, судя по литературным сведениям или нашим более обширным материалам. Часть этих видов попадает в чуждые им классы, что, с нашей точки зрения, случайность. Подобные виды перенесены на схеме в наиболее экологически близкие им классы или выделены в качестве группы с неясным распределением.

Следует отметить, что классификационные схемы относятся только к данной территории и к указанному периоду. Поэтому на разных схемах одни и те же виды могут быть в разных группах (сообразно с отличиями их распределения на описываемой территории или в соответствии с изменениями в распространении во времени).

Предлагаемые схемы носят эколого-географический характер, т.е. должны быть соотнесены с масштабом и рангом сбора материала и его описанием. Так, в сложных комплексных местообитаниях, вроде полей в сочетании с перелесками, могут достигать высокой численности как лесные виды, так и птицы, свойственные открытым местообитаниям. При этом одни держатся в перелесках и колках, другие — на участках полей. И тем не менее они могут попасть в один класс, так как масштаб рассмотрения определяет встречаемость их в едином, далее неделимом комплексном выделе. Подобное объединение неизбежно при картографировании и далеко не всегда противоречит представлениям о предпочтительности птицами угодий, так как есть виды, обитающие преимущественно на опушках или в мозаичных местообитаниях. Поэтому при рассмотрении и использовании схем следует помнить, что учеты проведены в местообитаниях ранга

ландшафтного урочища и разрешающая способность данных не позволяет сделать очень дробную классификацию. Однако в отдельных случаях мы сочли необходимым внести в схемы соответствующие “внемасштабные” разъяснения.

Группы и классы могут иметь так называемую нулевую, далее неделимую подгруппу или подкласс. В них входят виды, о распределении которых по данной выборке нельзя или нецелесообразно что-либо добавить, кроме отнесения к данной группе или классу. Часть маркеров (природных режимов) может повторяться в разных сочетаниях, что отражает сходство в списках предпочитаемых местообитаний разных классов и трансгрессию в распределении видов.

Вообще, следует отметить, что составленные так классификационные схемы носят рабочий, познавательный характер. Они сильно зависят от использованных для оценки сходства коэффициентов и выбранных алгоритмов и справедливы только при этих, жестко зафиксированных границах. Служат они, с одной стороны, для выявления наиболее общих особенностей распределения птиц на данной территории, с другой — для формирования общих представлений о факторах среды и природных режимах, определяющих различия в их распределении.

Следует учитывать также, что употребляемый нами для краткости термин “предпочитающие” не совсем точен. Принцип объединения на самом деле соответствует понятию “имеющие максимальное перекрытие в зонах предпочтения”. При этом, как при всякой классификации, мы проигрываем за счет огрубления в описании уникальности распределения видов, но выигрываем, выявляя его наиболее общие черты и получая представления о факторах среды, в наибольшей степени определяющих распределение птиц на данной конкретной территории в описываемый сезон.

В больших объемах материала не-редки случаи, когда по однотипным местообитаниям накапливается сравнительно много данных, собранных в разные годы или в разных местах. Это вынуждает отслеживать не только варианты, определяющие сходство распределения птиц, но и все однотипные местообитания. Это осложняет анализ и интерпретацию разбиений, и для упрощения лучше усреднить данные по однотипным местообитаниям, но так, чтобы не было существенных потерь в информации. В расчетах к данному сообщению все материалы усреднены по выделам карты "Растительность Западно-Сибирской равнины" [7] дифференцированно по подзонам и трем равным провинциальным (долготным) полосам. Исключение сделано для низинных и переходных болот и пойменных местообитаний, где сохранено деление на открытые и обле-сенные варианты. В этом случае существенных потерь в информации об изменениях в численности птиц как с юга на север, так и с запада на восток быть не должно.

В приведенной ниже классификации типы преференции сформированы по пересечению набора предпочитаемых местообитаний с понятием зонального или интра- (экстра) зонального типа растительности; подтипы — по сходству распределения (перекрытия в зоне предпочтения), а остальные таксоны отражают дополнительную информацию о предпочтении, кроме того, каких-либо местообитаний. Таким образом, типы преференции формировались не только по сходству в распределении птиц, но и по предпочтению ими местообитаний в пределах тех или иных зональных типов растительности (тундрового, лесотундрового, лесного), а зонально-интразональных (лугово-болотного, селитебного) или водно-околоводных местообитаний. Поэтому виды, входящие в один тип, не обязательно похожи по распределению. Они могут предпочитать разные местообита-

ния, но в пределах одного и того же типа растительности.

Система преференции и надтиповые группировки выделены по аналогии с классификацией сообществ птиц [2], поскольку ранее на подвыборках отмечено, что неоднородность сообществ, как правило, определяется предпочтением видами тех или иных групп ландшафтов и местообитаний [1]. В схеме типы, подтипы, классы и подклассы пронумерованы соответственно увеличивающимся составным номером (1; 1.1; 1.1.1 и т.д.). Деление на подклассы проводилось доразбивкой групп, а в качестве маркеров их приводятся или наиболее предпочитаемая часть местообитаний из тех, что упомянуты при объяснении преференции класса в целом, или те местообитания, которые предпочитают кроме них.

КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ

Всего на Западно-Сибирской равнине отмечено 385 видов птиц [8; наши данные]. Классификация выполнена нами по материалам, собранным в первой половине лета 1936, 1938 и с 1959 по 1993 гг. За этот период при учетах птиц встречено 339 видов. Один из них, в связи с существенными различиями в распределении, приводится в классификации отдельно по подвидам (северная и белоухая желтые трясогузки). Названия видов птиц даны по А.И. Иванову [9], за исключением маскированной трясогузки, чернозобого и краснозобого дроздов, которых мы, вслед за Л.С. Степаняном [10], считаем самостоятельными видами. Больше всего видов предпочитают незастроенную сушу (74 %) и меньше — водно-околоводные местообитания и застроенные территории (16 и 5 %). Остальное приходится на виды с неопределенным характером распределения. Среди видов, предпочитающих незастроенную сушу, больше всего лесных и луговоболот-

ных птиц (26 и 21 % от общего числа видов) и меньше тундровых, степных (10 и 11 %) и, особенно, лесотундровых (8 %). Среди водно-околоводных птиц равная доля приходится на виды, предпочитающие северную и южную части равнины (по 8 % к северу и югу от границы между северной и средней тайгой).

Использование классификации осложнено тем, что авторы, желая уменьшить неизбежные повторы в факторных маркерах, сократили их описание. Поэтому при чтении следует помнить, что слова "Птицы, предпочитающие...", как правило, опущены, хотя относятся ко всем таксонам. Слова "а также", "кроме того" и "особенно" относятся к маркерам до конца предложения (до точки) или до точки с запятой, или, наконец, до появления других слов из этого набора. Перечисление, идущее за этими словами, следует рассматривать как дополнительную информацию к предыдущему описанию распределения. Поэтому в сложных случаях следует пользоваться цифровым кодом таксонов. Например, 3.2.6 "Птицы, предпочитающие надпойменные террасы и прилежащие к ним участки коренного берега и пойм крупных рек от южной тайги до лесостепи (черный аист)". Это означает, что этот вид относится к третьему (лесному) типу предпочтения, ко второму подтипу — птиц, предпочитающих внепойменные леса, к классу видов, распространенных преимущественно в местообитаниях, упомянутых под данным цифровым кодом. Кроме того, этот тип предпочтения относится к надтиповой группировке "Б" первой (I) системы (ряда) предпочтения. Также можно уточнить таксономическую соподчиненность любого подкласса предпочтения, например, 3.2.1.6, в который входит вальдшнеп. Этот вид относится к тем же типу и подтипу предпочтения, той же группировки и системы, но к первому классу видов, предпочитающих средне- и южнотазежные темнохвойные и темнохвой-

но-мелколиственные внепойменные леса и, кроме того, все северотазежные леса. В отличие от вальдшнепа для овсянки-ремеза (3.2.1.1.) помимо предпочтения тех же средне- и южнотазежных местообитаний особенно излюбленными биотопами являются влажные варианты указанных лесов. Таким образом, при затруднении в понимании соподчиненности тех или иных таксонов следует двигаться по указанному цифровому коду сверху вниз, читая только те характеристики, которые относятся к цифрам кода. Например, для клеста-еловика (3.2.1.2.): лесной тип предпочтения, птицы, предпочитающие внепойменные леса, средне- и южнотазежные темнохвойные и темнохвойно-мелколиственные, особенно при урожае семян хвойных.

Классификация птиц по сходству распределения в 1-й половине лета приводится ниже.

1. ПТИЦЫ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИЕ НЕЗАСТРОЕННУЮ СУШУ

А. СЕВЕРНАЯ НАДТИПОВАЯ ГРУППИРОВКА

1. Тундровый тип предпочтения

Птицы, предпочитающие

1.1. Арктические луга, травяные и мохово-травяные болота (камешарка, и особенно приморские озера среди них — гага-гребенушка; а также на предгнездовом пролете: открытые местообитания тазежной зоны — рогатый жаворонок, озера и поймы крупных тазежных рек — галстучник, берега лесостепных и степных озер — кулик-воробей),

кроме того:

1.1.1 — лишайниково-моховые, травяно-моховые и кустарничково-моховые арктические тундры (тулес, краснозобик и на предгнездовом пролете поймы тазежных рек — хрустан),

1.1.2 — мохово-лишайниковые тундры (черная казарка),

1.1.3 — арктические поселки (песчанка, пуночка).

1.2. Мохово-лишайниковые тундры — от арктических до низкоку-

старниковых субарктических (кулик-дутьш).

1.3. Тундровую зону (короткохвостый поморник).

1.4. Субарктические тундры (кроме того, на предгнездовом пролете: поймы крупных таежных рек — зимняк и берега соленых озер лесостепи и степи — чернозобик).

1.5. Тундровые ландшафты северной субарктической (моховой) тундры (тундряная куропатка, белая сова, бурокрылая ржанка, средний поморник, лапландский подорожник),

1.5.1 — преимущественно долинные лугово-ивняково-моховые сообщества (сибирский конек).

1.6. Субарктические, лесотундровые и северотаежные открытые болота и луга (турухтан, гаршнеп, краснозобый конек).

1.7. Северотаежные грядово-мочажинные аапа-болота (стерх, северная желтая трясогузка).

1.8. Южные субарктические ивняково-ерниковые, лугово-ерниковые и лугово-ивняковые низкокустарниковые тундры (белая куропатка, длиннохвостый поморник, луговой конек, полярная овсянка).

1.9. Северотаежные бугристые болота и заболоченные местообитания лесотундры (средний кроншнеп) или южные субарктические тундры (золотистая ржанка, щеголь, малый веретенник).

1.10. Субарктические поселки и припоселковые местообитания, на предгнездовом пролете пойменные поселки таежной зоны (белохвостый песочник).

2. Лесотундровый тип преференции

Птицы, предпочитающие

2.1. Восточные субарктические кустарниковые тундры и пойменные ивняки в лесотундре (сибирская завирушка).

2.2. Приречные южные субарктические местообитания (гуменник, сапсан).

2.3. Лесотундровые елово-лиственничные и лиственничные редколесья (кречет).

2.4. Лиственнично-елово-березовые редколесья и редкостойные леса лесотундры и северной тайги (белокрылый клест).

2.5. Лесотундровые и северотаежные лиственничные и елово-лиственничные редкостойные леса (свиристель, щур),

кроме того:

2.5.1 — ерnikово-ольховниковые тундры в пределах лесотундры (четка),

2.5.2 — северотаежные сосняки (сероголовая гаичка),

2.5.3 — пойменные леса северной тайги (белобровик, весничка, таловка, овсянка-крошка, юрок).

2.6. Северотаежные редколесья и редкостойные леса, пойменные леса средней тайги (ястребиная сова).

2.7. Восточные северотаежные редкостойные леса, сосняки, редколесья и кустарниковые тундры в пределах лесотундры (рыжий дрозд).

2.8. Северотаежные болотно-озерные комплексы (дербник, длиннопалый песочник).

2.9. Восточные лесотундровые и северотаежные ивняково-ольхово-березово-лиственничные леса долин притоков крупных рек (азиатский бекас, оливковый и чернозобый дрозды, зарничка, малая мухоловка).

2.10. Приенисейские леса, редколесья и пойменные луга-кустарники от лесотундры до южной тайги, преимущественно северотаежные (сибирский дрозд).

2.11. Северную и среднюю тайгу, особенно свалки (ворон).

2.12. Северную тайгу и лесостепь (беркут).

Б. СРЕДИННАЯ НАДТИПОВАЯ ГРУППИРОВКА

3. Лесной тип преференции

3.1. Птицы, предпочитающие внепойменные и пойменные леса

3.1.1 — от лесотундры до южной тайги (бородатая неясыть),

3.1.2 — от средней тайги до лесостепи (длиннохвостая неясыть, пестрый дрозд, сойка),
особенно:

3.1.2.1 — хвойно-лиственные (воробьиный сыч),

3.1.2.2 — разреженные хвойно-лиственные и лиственные леса и парки (седой дятел).

3.2. Птицы, предпочитающие внепойменные леса

3.2.1 — средне- и южнотаежные темнохвойные и темнохвойно-мелколиственные (зеленая пеночка, мошковка),

особенно:

3.2.1.1 — влажные (овсянка-ремеэ),

3.2.1.2 — при урожае семян хвойных (клест-еловик),

3.2.1.3 — среднетаежные (синехвостка, снегирь),

3.2.1.4 — западные южнотаежные (рябчик, лесная завирушка, зарянка, желтоголовый королек, чиж),
или кроме того:

3.2.1.5 — березово-осиновые и березово-сосновые среднетаежные (пищуха),

3.2.1.6 — северотаежные леса (вальдшнеп),

3.2.1.7 — мелколиственные таежные и темнохвойно-мелколиственные северотаежные леса (зеленый конек),

3.2.1.8 — прочие леса и облесенные низинные болота средней и южной тайги (черный дятел);

3.2.2 — внепойменные леса, особенно среднетаежные восточные темнохвойные (трехпалый дятел, кедровка) или исключительно последние (мухоловка мугимаки, желтобровая овсянка);

внепойменные леса и кроме того:

3.2.3 — южнотаежные облесенные низинные и переходные болота (глухарь, кукушка),

3.2.4 — восточные перелески среди полей от южной тайги до лесостепи (таежный сверчок),

3.2.5 — подтаежные и лесостепные облесенные сосново-кустарничково-сфагновые олиготроф-

ные болота — рьямы барабинского типа (белошапочная овсянка),

3.2.5.1 — а также подтаежные сосняки (козодой).

Птицы, предпочитающие

3.2.6 — надпойменные террасы и прилежащие к ним участки коренного берега и пойм крупных рек от южной тайги до лесостепи (черный аист),

3.2.7 — южно- и среднетаежные восточные темнохвойные леса (хохлатый осоед, соловьи — свистун и синий, корольковая пеночка, сибирская и ширококлювая мухоловки),

3.2.8 — южнотаежные и подтаежные мелколиственные леса, чередующиеся с полянами и рединами и, кроме того, низинные болота (тетерев и жулан),

3.2.9 — подтаежные и лесостепные березово-осиновые и сосново-березовые леса (пеночка-трещетка),

3.2.10 — восточные березово-осиновые леса лесостепи и, кроме того, зарастающие вырубки, гари, шелкопрядники от южной тайги до лесостепи (толстоклювая пеночка),

3.2.11 — сосняки (от южной тайги до лесостепи) и зарастающие гари, вырубки, шелкопрядники (деряба),

3.2.12 — восточные лесостепные леса (крапивник),

3.2.13 — сосняки степной зоны (вяхирь, черный стриж).

3.3. Птицы, предпочитающие пойменные леса

3.3.1 — восточные в сочетании с лугами от северной тайги до лесостепи (глухая кукушка),

3.3.2 — от средней тайги до лесостепи,

особенно:

3.3.2.1 — южной тайги, подтаежных лесов и лесостепи (садовая камышевка, садовая славка),

3.3.2.2 — лесостепи, подтаежных лесов и южной тайги (кукушка славка-завирушка, теньковка),

3.3.2.3 — лесостепные леса и, кроме того, парки, скверы, кладбища и города диффузного типа (горихвостка-лысушка, большая синица),

3.3.2.4 — мелколиственные леса, а также поселки (дубонос), пойменные леса от средней тайги до лесостепи и, кроме того:

3.3.2.5 — северотаежные леса (малый пестрый дятел),

3.3.2.6 — внепойменные темнохвойные и темнохвойно-мелколиственные леса южной тайги (большой пестрый дятел, певчий дрозд, ополовник, пухляк, поползень),

3.3.2.7 — западные подтаежные сосняки и темнохвойно-мелколиственные подтаежные и южнотаежные леса (лесной конек, мухоловка — серая и пеструшка, зяблик),

3.3.2.8 — парки, скверы, кладбища лесостепных городов (вертешейка),

3.3.2.9 — восточные мелколиственные и сосново-мелколиственные лесостепные леса (соловей-красношейка);

3.3.3 — южнотаежные пойменные леса (филин, ушастая сова, мохноногий сыч, белоспинный дятел),

3.3.3.1 — только восточные (сибирская чечевица);

3.3.4 — пойменные и внепойменные леса в сочетании с лугами и, кроме того, низинные болота от подтаежных лесов до лесостепи (большой подорлик).

Птицы, предпочитающие

3.4. Леса и мозаичные местообитания южной тайги, кроме верховых болот (осоед).

3.5. Восточные пойменные смешанные полузаболоченные южнотаежные и подтаежные леса (седоголовая овсянка).

3.6. Лесостепные пойменные ивняки, тополевики, кустарники в сочетании с лугами (канюк, балобан, соловей),

кроме того:

3.6.1 — южной тайги и подтаежных лесов (пересмешка),

3.6.2 — южной тайги и подтаежных лесов, а также низинные лесостепные болота (серая славка),

3.6.3 — подтаежных лесов (князек),

3.6.4 — леса лесной зоны и лесостепи (тетеревятник, перепелятник),

3.6.5 — березово-осиновые подтаежные леса (рябинник, обыкновенная овсянка, иволга),

3.6.6 — лесостепные березово-осиновые и березово-сосновые леса и поселки от южной тайги до лесостепи (щегол),

3.6.7 — лесостепные поля-перелески (сплюшка, плешанка) и болота (ремез).

4. Лугово-болотный тип преференции

Птицы, предпочитающие

4.1. Пойменные луга и болота от лесотундры до южной тайги (фифи).

4.2. Пойменные луга таежных рек (дупель).

4.3. Луга и открытые низинные болота в сочетании с кустарниками и ивняками от лесотундры до степи (полевой лунь),

4.3.1 — особенно от южной тайги до лесостепи (болотная сова),

4.3.2 — кроме того, пойменные леса в сочетании с лугами лесной зоны и лесостепи (большой сорокопут).

4.4. Птицы, предпочитающие пойменные луга и болота в сочетании с кустарниками от средней тайги до лесостепи (погоныш, бекас), особенно:

4.4.1 — от подтаежных лесов до степи (коростель),

4.4.2 — подтаежные восточные (певчий и пятнистый сверчки, бурая пеночка, дубровник),

4.4.3 — лесостепные восточные (лесной дупель, урагус).

Птицы, предпочитающие

4.5. Южнотаежные восточные пойменные луга, кустарники и облесенные низинные болота (сибирский журлан).

4.6. Южнотаежные и подтаежные открытые низинные болота и пойменные луга (луговой чекан).

4.7. Подтаежные и лесостепные луга (степной конек).

4.8. Пойменные подтаежные и лесостепные луга и поля в сочетании

с кустарниками и островными лесами (клинтух, большая горлица), преимущественно западные (горлица).

4.9. Пойменные лесостепные луга в сочетании с кустарниками, тополевыми и низинными болотами (чечевица).

4.10. Лесостепные открытые низинные болота и луга в сочетании с кустарниками (погоныш-крошка, камышница, азиатский бекасовидный веретенник, сверчок, бормотушка).

4.11. Лесостепные и степные займища, заросшую часть озер и рек (черношейная поганка, серая цапля, кряква, серая утка, чирок-трескун, широконоска, красноголовый нырок, хохлатая чернеть, савка, луговой и болотный луни, лысуха, черноголовый хохотун, черная крачка, чеграва, белоухая желтая и желтоголовая трясогузки, барсучок, индийская камышевка) и луга (чибис, травник, поручейник, большой веретенник),

кроме того, предпочитают:

4.11.1 — пойменные луга, болота, кустарники от северной тайги до лесостепи (варакушка, камышевая овсянка),

4.11.2 — северотаежные и среднетаежные озера (черношейная поганка),

4.11.3 — северотаежные озера и мелкие реки, лесостепные и степные озера (шилохвость),

4.11.4 — мозаичные местообитания от средней тайги до степи (чеглок),

4.11.5 — малые реки от южной тайги до степи (речная крачка),

4.11.6 — поселки южной тайги, подтаежных лесов (деревенская ласточка),

4.11.7 — подтаежные поселки, парки, скверы и кладбища лесостепных городов (серая ворона),

4.11.8 — озера и крупные реки лесостепи и степи (озерная и малая чайки) и свалки близ рек (серебристая чайка),

4.11.9 — подтаежные заросшие озера и займища (малый погоныш).

Птицы, предпочитающие

4.12. Западные болота и луга лесостепи и степи (выпь, водяной пастушок, ходулочник, степная тиркушка, усатая синица, соловьиный сверчок, болотная, тростниковая и дроздовидная камышевки).

4.13. Западные средне- и южнотаежные пойменные низинные болота (речной сверчок).

4.14. Пойменные подтаежные и южнотаежные болота (вертлявая камышевка).

5. Степной тип предпочтения

Птицы, предпочитающие

5.1. Галофитно-разнотравные луговые и типчаково-ковыльные степи и сельскохозяйственные земли на их месте (курганник, степной орел, степной лушь, степная пустельга, серая куропатка, красавка, стрепет, сизоворонка, угод, белокрылый, черный, малый, серый и полевой жаворонок, желтолобая трясогузка, полевой конек, каменка, желчная овсянка, розовый скворец),

кроме того:

5.1.1 — пойменные луга от южной тайги до лесостепи (перепел),

5.1.2 — низинные болота южной тайги (большой кроншнеп), лесостепи и степи (черноголовый чекан),

5.1.3 — лесостепные луга (чернолобый сорокопут, сальная овсянка, кречетка),

5.1.4 — лесостепные и степные займища (серый журавль),

5.1.5 — сосняки степной зоны (могильник, пустельга, кобчик),

5.1.6 — степные поселки (каменка-плясунья).

Птицы, предпочитающие

5.2. Лесостепные поля (степной жаворонок, просянка).

5.3. Степные поля (дрофа).

II. ПТИЦЫ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИЕ ЗАСТРОЕННУЮ СУШЬ

Б. СРЕДИННАЯ НАДТИПОВАЯ ГРУППИРОВКА

6. Синантропный тип предпочтения

Птицы, предпочитающие

6.1. Города и поселки восточной части равнины от лесотундры до степи и открытые местообитания степной зоны (городская ласточка).

6.2. Парки, скверы, кладбища, застроенные сады и города диффузного типа от южной тайги до лесостепи (белая трясогузка).

6.3. Парки, скверы, кладбища южнотаежных городов (маскированная трясогузка, зеленушка),
кроме того:

6.3.1 — районы многоэтажной застройки (белопоясный стриж).

Птицы, предпочитающие

6.4. Восточные южнотаежные поселки (черная ворона).

6.5. Селитебную территорию лесостепных и подтаежных городов и поселков (сизый голубь, домовый воробей, галка).

6.6. Подтаежные и лесостепные поселки (черноголовая славка).

6.7. Лесостепные поселки (седоголовый щегол).

6.8. Лесостепные свалки, парки, скверы, кладбища городов и поселки (коноплянка, полевой воробей, скворец, сорока, грач, близ рек — сизая чайка).

6.9. Парки, скверы, кладбища лесостепных городов (ястребиная славка).

III. ПТИЦЫ, ПРЕДПОЧИТАЮЩИЕ ВОДНО-ОКОЛОВОДНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ

A. СЕВЕРНАЯ НАДТИПОВАЯ ГРУППИРОВКА

7. Северный водно-околоводный тип преференции

Птицы, предпочитающие

7.1. Арктические озера и морские заливы (краснозобая и белоносая гагары, плосконосый плавунчик, бургомистр).

7.2. Озера от арктических до полюсы субарктических низкокустарниковых тундр (сибирская гага).

7.3. Тундровые озера (круглоносый плавунчик).

7.4. Крупные реки и заливы от тундры до средней тайги (белощекая казарка, морская чайка).

7.5. Озера и крупные реки от тундры до южной тайги (орлан-белохвост).

7.6. Тундровые озера и реки (тундряной лебедь, белолобая казарка, морская чернеть, морянка).

7.7. Средние реки северной и средней полосы субарктической тундры (пискулька, краснозобая казарка).

7.8. Средние и малые реки от лесотундры до степи (мородунка).

7.9. Малые и средние лесотундровые и северотаежные реки (синьга, гоголь, средний крохаль).

7.10. Лесотундровые озера, морские заливы и реки (полярная крачка).

7.11. Северотаежные озера и реки (чернозобая гагара, турпан, луток),
кроме того:

7.11.1 — среднетаежные озера (лебедь-кликун),

7.11.2 — заросшие озера лесостепи и степи (чирок-свистунок).

Птицы, предпочитающие

7.12. Озера и небольшие реки таежных подзон (большой крохаль).

Б. СРЕДИННАЯ НАДТИПОВАЯ ГРУППИРОВКА

8. Срединный водно-околоводный тип преференции

Птицы, предпочитающие

8.1. Озера и соры от северной тайги до степи (связь).

8.2. Крупные реки таежных подзон (кулик-сорока).

8.3. Малые и средние реки средней и южной тайги (горная трясогузка).

8.4. Южнотаежные и подтаежные средние и малые реки (скопа, черный коршун, черныш, большой улит, перевозчик).

8.5. Крупные реки от южной тайги до лесостепи (береговая ласточка), в восточной части (малая крачка).

8.6. Южнотаежные малые реки в поймах крупных рек (белоглазый нырок).

8.7. Лесостепные озера и небольшие реки (светлокрылая крачка).

8.8. Лесостепные малые и средние реки (малый зуек, зимородок).

8.9. Пойменные озера лесостепи (огарь).

8.10. Лесостепные и степные озера (пеганка, шилоклювка).

8.10.1 — преимущественно или исключительно западные (серощекая поганка, чомга, розовый и кудрявый пеликаны, большой баклан, большая белая цапля, колпица, лебедь-шипун, серый гусь, красноногий нырок).

Кроме того, имеется группа видов с неясным в большей или меньшей степени распределением. Это очень редкие, как правило, залетные виды. Так, за Енисеем, но в пределах равнины, на луговине на месте полузаброшенного среднетаежного поселка отмечен сибирский пепельный улит [11]. Р.Л. Наумов [12, 13] в равнинных мелколиственных и сосново-мелколиственных лесах на самой границе с Алтае-Саянской горной страной отмечал камышевок — толстоклювую и Тачановского. Малого перепелятника видели в мозаичных восточных местообитаниях, расположенных относительно близко к Алтае-Саянской горной стране. Гаичку — в таких же, но не мозаичных, а лесных местообитаниях. Колючехвост тяготеет к открытым приречным пространствам в восточной части Западно-Сибирской равнины от южной тайги до лесостепи. Горный конек, черногорлая завирушка и серый снегирь встречены в восточной части равнины в несвойственных им местообитаниях, а пегий лунь отмечен Н.А. Козловым [14] в г. Новосибирске. К западу (на севере Новосибирской области) в южнотаежных перелесках среди залежей и лугов наблюдали серую неясыть. Малая поганка встречена на соленом озере в лесостепи под Омском. На Конде в приуральской части равнины в березово-сосновом южнотаежном лесу видели хохлатую синицу. П.А. Пантелеев [15] встречал тонкоклювого

кроншнепа тоже на Конде, но в средней тайге на облесенном низинном болоте.

ОБСУЖДЕНИЕ

А.А. Кищинский [16] для северо-востока Азии по конфигурации ареалов и генезису фауны выделил четыре группы птиц — арктоальпийских видов, гемиарктов, эоарктов и гипоарктов. Первые занимают арктические и высокогорные тундры. Вторые — всю тундровую зону, третьи, в основном, — арктические и северные субарктические (типичные) тундры, четвертые — южные (кустарниковые) субарктические тундры, лесотундру и проникают в северную тайгу. Первые три группы по составу близки к тундровому типу предпочтения. Четвертая группа перекрывается с тундровым и лесотундровым типами. Межгрупповые различия проявляются в классификации по предпочтению местообитаний менее четко и на уровне подтипов.

Несоответствие состава групп типов предпочтения определяется, во-первых, отличиями в принципах классификации, во-вторых, спецификой северо-востока Азии, где А.А. Кищинский проводил свои исследования. Большая гористость этой территории и доминирование лиственных пород определяют меньшую продуктивность биоценозов и большую суровость условий обитания птиц. Возможно, поэтому на Западно-Сибирской равнине часть видов проникает далее к северу, чем в северо-востоке Азии. Из общих выводов, упомянутых А.А. Кищинским, в качестве гемиарктов лишь сапса отнесен нами к лесотундровому типу предпочтения. Следует отметить, что А.А. Кищинский, во-первых, отнес гемиарктам лишь один из подвидов сапсана (*Falco peregrinus leucogenus*), во-вторых, гемиарктическая область охватывает всю тундровую зону, в то время как лесотундровый тип преф

Информативность классификации населения птиц Западно-Сибирской равнины по сходству распределения, первая половина лета 1936, 1938 и 1959—1993 гг.

Таксон преференции	Угловая дисперсия, %	
	средняя ± ошибка по рандомизи- рованной шестикратной выборке	интервал при 95 % уровне доверия
Система	3±0,2	3—4
Надтип	7±0,4	6—8
Тип	17±1	14—20
Подтип	24±1	20—27
Класс	20±1	18—23
Подкласс	13±3	6—21
Всего...	35±3	27—43

ренции проникает в южные субарктические тундры. В итоге следует отметить значительное сходство понятий о тундровом типе преференции и гемиярктических видах вместе с зоарктическими.

Мы не имели возможности провести такие сравнения по водно-околоводным видам, так как по ним выделяем единый северный тундрово-лесотундровый тип преференции. Значительно меньше совпадение лесотундрового типа и представлений о гипоарктических видах. Так, стерх, средний кроншнеп, щеголь, сибирский конек, которых этот автор считает гипоарктами, по западно-сибирским данным отнесены нами к тундровому типу предпочтения (по аналогии с классификацией населения птиц). Возможно, это связано еще и с тем, что А.А. Кищинский относил виды к той или иной группе по максимальному предпочтению, а мы — по перекрытию в зоне предпочтения. Лишь дербник, овсянка-крошка и чечетка из гипоарктов отнесены нами к лесотундровому типу.

Заметное сходство прослеживается и с классификацией В.В. Брунова [17, 18] по оптимумам ареалов. Правда, его классификация более дробная, но с меньшей иерархией таксонов. Поэтому мы можем сравнивать состав типов преференции сначала сразу с несколькими группами видов, выделяемыми им. Так,

все группы видов с оптимумами ареалов, расположенными в арктических и типичных тундрах, включая морские побережья, в значительной степени совпадают с видами, относимыми нами к тундровому типу преференции (22 вида из числа общих и лишь 3 вида лесотундровых).

К лесотундровому типу преференции должны относиться виды, сведенные В.В. Бруновым в группы южно-тундрово-лесотундровых и, хотя бы частично, северо-среднетаежных. В первой из этих групп лишь 3 вида отнесены нами к лесотундровым, 5 — к тундровым и 4 — к лесоболотным, а во второй 10, 7 и 3 вида соответственно. Группа видов южнотаетежно-нетаежных лесов, включая виды, свойственные лесостепным лесам, долинам, болотам, и водно-околоводных сообществ ближе всего к лесному и лесоболотному типу преференции (66 и 23 общих видов) и меньше включает лесотундровых и степных видов, а также синантропов (5, 6 и 11). При этом степень совпадения деления на собственно лесные и лесоболотные виды еще четче.

Также близка группа степных и полупустынных видов к выделяемым нами степному и лугово-болотному типу преференции (степных — 18 видов, лесоболотных — 27, прочих — 4).

Таким образом, прослеживается некоторое совпадение типов преференции с рядом групп, выделяемых В.В. Бруновым по оптимумам ареалов. Отличия, в основном, сводятся к следующему. В.В. Брунов придает большее значение зонально-подзональному распределению птиц, а мы, в соответствии с расчетами, — группам ландшафтов: незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных сообществ. Синантропные виды он включает в зонально-подзональные группы, а долинно-водно-болотные перечисляет как вторую группу той или иной широтной полосы. Зонально-подзональное деление у нас стоит на втором месте и в ранге

подтиповых группировок граница их проходит между северной и средней тайгой. Отличия видов, предпочитающих местообитания незастроенной суши, и лугово-болотных форм прослеживаются на третьем шаге деления, на уровне типа предпочтения. Поэтому, кроме отличий в иерархии факторов, совпадающих с делением, можно считать существенным несовпадение представлений о лесотундровом типе предпочтения и двух групп, выделяемых В.В. Бруновым на сходной территории. Это южно-тундрово-лесотундровые и северо-среднетаежные виды. Первые, в основном, отнесены нами к тундровому типу, а в числе вторых значительно участие птиц лесных в нашем понимании. Это, видимо, связано с резкими отличиями населения птиц северной и средней тайги в Западной Сибири и меньшими отличиями распределения птиц этих подзон на Русской равнине. Причина этого, вероятно, в тепляющем влиянии течения Гольфстрим, что приводит, как известно, к смещению под углом к северу границ зон и подзон и к изменению в распределении птиц [19].

Итак, несмотря на различие принципов и методов классификаций и территорий, к которым они относятся, в целом прослеживается некоторое совпадение состава таксонов. Так, представление о гемиарктической и эоарктической группах видов близко к тундровому типу предпочтения, лесотундрового — к гипоарктическому, лесного — к южнотаежно-нетаежному. Группы птиц — южно-тундрово-лесотундровая и северо-таежно-среднетаежная, выделяемые В.В. Бруновым, близки к гипоарктическим видам (по А.А. Кишинскому) и лесотундровым в нашем понимании. Не менее четко совпадают степной тип предпочтения и полупустынно-степная группа видов В.В. Брунова, а также лугово-болотный тип предпочтения с группами долинно-болотно-околоводных птиц.

Средняя информативность классификации при шестикратной равномерно-случайной выборке в 100 видов, без их изъятия, сравнительно невелика. Классификация учитывает (35 ± 3) % дисперсии нецентрированных коэффициентов корреляции в распределении. По сравнению с такой же восьмикратной выборкой по сообществам птиц той же территории в тот же период средние значения ниже почти в 1,3 раза. Низкая информативность объясняется высокой степенью индивидуальности распределения видов и концептуальным характером классификации, а также тем, что составлена она при анализе усредненных по выделам карты растительности данным, в то время как аппроксимация относится к коэффициентам, рассчитанным по неусредненным материалам. Так, машинное разбиение на уровне примерно подтипа предпочтения учитывает по усредненным данным 57 % дисперсии распределения видов. Кроме того, низкая оценка полноты объяснения распределения птиц связана еще с тем, что в классификации (особенно при равномерно-случайной подборке в 100 видов) сравнительно много таксонов, представленных единичными видами. Такие различия не могут быть оценены имеющимся математическим аппаратом. Наиболее информативно деление видов на подтипы распределения, несколько менее — на типы и классы и минимально — на более и менее крупные таксоны (см. таблицу). Аппроксимация на полной выборке видов невозможна по программным ограничениям, но результаты расчетов по первым трем таксонам дали недостоверные различия по случайной и полной подборке.

Информативность классификации видов по оптимумам ареалов по территории СССР [18], рассчитанная нами также для Западно-Сибирской равнины, достоверно ниже $(8 \pm 0,5)$ %, доверительный интервал при 95 % уровне — 7—10 %. Иерархия в классификации В.В. Бру-

нова проработана значительно меньше, чем в нашей, и ее основное деление ближе всего к уровню типа преференции. Даже на этом уровне информативность ее по отношению к распределению птиц на Западно-Сибирской равнине достоверно вдвое ниже. Это никак не умаляет значимости классификации В.В. Брунова, поскольку она составлена по оптимальным ареалам и для всей территории СССР, а наша — по распределению и только для Западно-Сибирской равнины. Однако степень перекрытия классификации на уровне типа сравнительно велика и меньшая ин-

формативность классификации В.В. Брунова свидетельствует о высокой степени специфичности распределения птиц на Западно-Сибирской равнине и необходимости региональных классификаций их по его сходству. Совпадение состава таксонов подтверждает правомерность деления, а несовпадения связаны с различиями использованных материалов, принципов классификации, территорий, для которых они выполнены, и с разными представлениями об иерархии значимости для птиц различных факторов среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю.С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние, 1984.
2. Ю.С. Равкин, Л.Г. Вартапетов, В.А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1994, 4, 303—320.
3. В.А. Трофимов, Проблемы анализа дискретной информации, Новосибирск, 1976, II, 24—36.
4. В.А. Трофимов, Ю.С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113—115.
5. Ю.С. Равкин, В.И. Шадрин, *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*, 1980, 1: 5, 65—69.
6. М.Г. Кендэл, Ранговые корреляции, М., 1975.
7. Растительность Западно-Сибирской равнины, 1: 1 500 000, ГУГК, 1976.
8. А.М. Гынгазов, С.П. Миловидов, Орнитофауна Западно-Сибирской равнины, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1977.
9. А.И. Иванов, Каталог птиц СССР, Л., Наука, 1976.
10. Л.С. Степанян, Конспект орнитологической фауны СССР, М., Наука, 1990.
11. Э.В. Рогачева, Птицы Средней Сибири, М., Наука, 1988.
12. Р.Л. Наумов, *Орнитология*, 1960, 3, 200—201.
13. Р.Л. Наумов, Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге, М., 1968, 76—100.
14. Н.А. Козлов, Птицы Новосибирска, Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние, 1988.
15. П.А. Пантелеев, *Орнитология*, М., 1972, 10, 374—377.
16. А.А. Кишинский. Орнитофауна северо-востока Азии, М., Наука, 1988.
17. В.В. Брунов, Современные проблемы зоогеографии, М., Наука, 1980, 217—254.
18. В.В. Брунов, Экологическая классификация птиц территории бывшего СССР (для гнездового периода) / МГУ, редколлегия журн. "Вестник МГУ", Сер. 5, География, М., 1992. Депонировано ВИНТИ № 1635—В92.
19. В.М. Ануфриев, Антропогенная трансформация летнего населения птиц европейской северной тайги, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1989.