

Пространственная организация населения птиц Среднего Урала

С.Г. ЛИВАНОВ

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

АННОТАЦИЯ

Проведен многомерный факторный анализ материалов учетов птиц в 31 местообитании Среднего Урала (от коренных пихтово-еловых лесов до многоэтажной застройки крупных городов). По результатам построены графы пространственно-типологических структур населения птиц по I, II половинам лета и зиме и проведена множественная оценка силы связи орнитокомплексов и факторов среды. Сопоставление графов показало, что во все сезоны пространственная неоднородность населения птиц связана с изменениями среды по облесенности, застроенности, нарастанию влияния окружающего ландшафта по мере упрощения архитектоники и снижения кормности местообитаний и усилению антропогенного воздействия в целом. Летом значима еще обводненность, увеличение температуры воды в водоеме, а в первой его половине и усиление промышленного воздействия. Пространственная организация орнитокомплексов I половины лета на 90% объясняется 27 природно-антропогенными режимами; во II половину – 31 (информативность - 89%); в зимнее время – 26 (87%). Сравнение пространственной организации населения птиц Среднеуральского низкогорья с опубликованными сведениями по сопредельным провинциям показало, что выявленные региональные отличия обусловлены, преимущественно, геоморфологической спецификой и особенностями хозяйственного освоения.

ВВЕДЕНИЕ

Среднеуральская физико-географическая провинция расположена преимущественно в пределах запада и юго-запада Свердловской области. Собственно ее горная часть характеризуется низкогорным увалистым и депрессионно-равнинным рельефом с высотами, не превышающими 800 м над уровнем моря. Современная пространственная неоднородность территории этой, исходно преимущественно лесной, провинции обусловлена результатами разных форм антропогенного воздействия. Фаунистически регион исследован достаточно полно, однако комплексной оценки пространственного разнообразия населения птиц и определяющих его природных и антропогенных факторов для провинции в целом до сих пор не проведено.

Таким образом, цель работы сводится к выявлению особенностей пространственно-типологической организации населения птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Маршрутные учеты птиц проведены в 1983-88 гг., с 16.05 по 31.08 и с 16.01 по 28.02. Норма учета летом составляла 5 км в каждом выделе за каждые полмесяца, зимой – 10 км по совокупности. Всего в весенне-летний период обследовано 31 местообитание, в зимний – 26 (не проводились учеты на водотоках и водоемах). Перечень местообитаний приведен в подрисуночных подписях к рисунку 1. За годы проведения полевых работ зарегистрировано 173 вида птиц и пройдено 1539 км маршрутного учета. Анализ проведен по усредненным для каждого местообитания летним материалам (до и после 15 июля) и исходным – зимним.

С помощью методов факторного анализа по матрицам сходства построены типологические схемы пространственных структур [1-5]. Мерой сходства облика орнитокомплексов служил коэффициент Жаккара для количественных признаков [6]. Структуры изображены на плоскости в виде графов, ориентированных по определяющим неоднородность население птиц градиентам среды. Для выяснения порядка убывания значимости каждого вида во внутриклассовом сходстве орнитокомплексов использована программа, разработанная В.Л.Куперштохом [5]. Множественная оценка силы связи изменчивости населения птиц и факторов среды проведена с помощью факторной классификации [7,8]. При выявлении иерархии сочетаний факторов по значимости для птиц применена предусмотренная программой процедура снятия влияния более сильных факторов. Значимость разбиений и совокупности сочетаний оценена в учтенной дисперсии, выраженной в процентах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Принятый вариант графа для I половины лета иллюстрирует преимущественную зависимость пространственной неоднородности орнитокомплексов от семи градиентов среды (рис. 1).

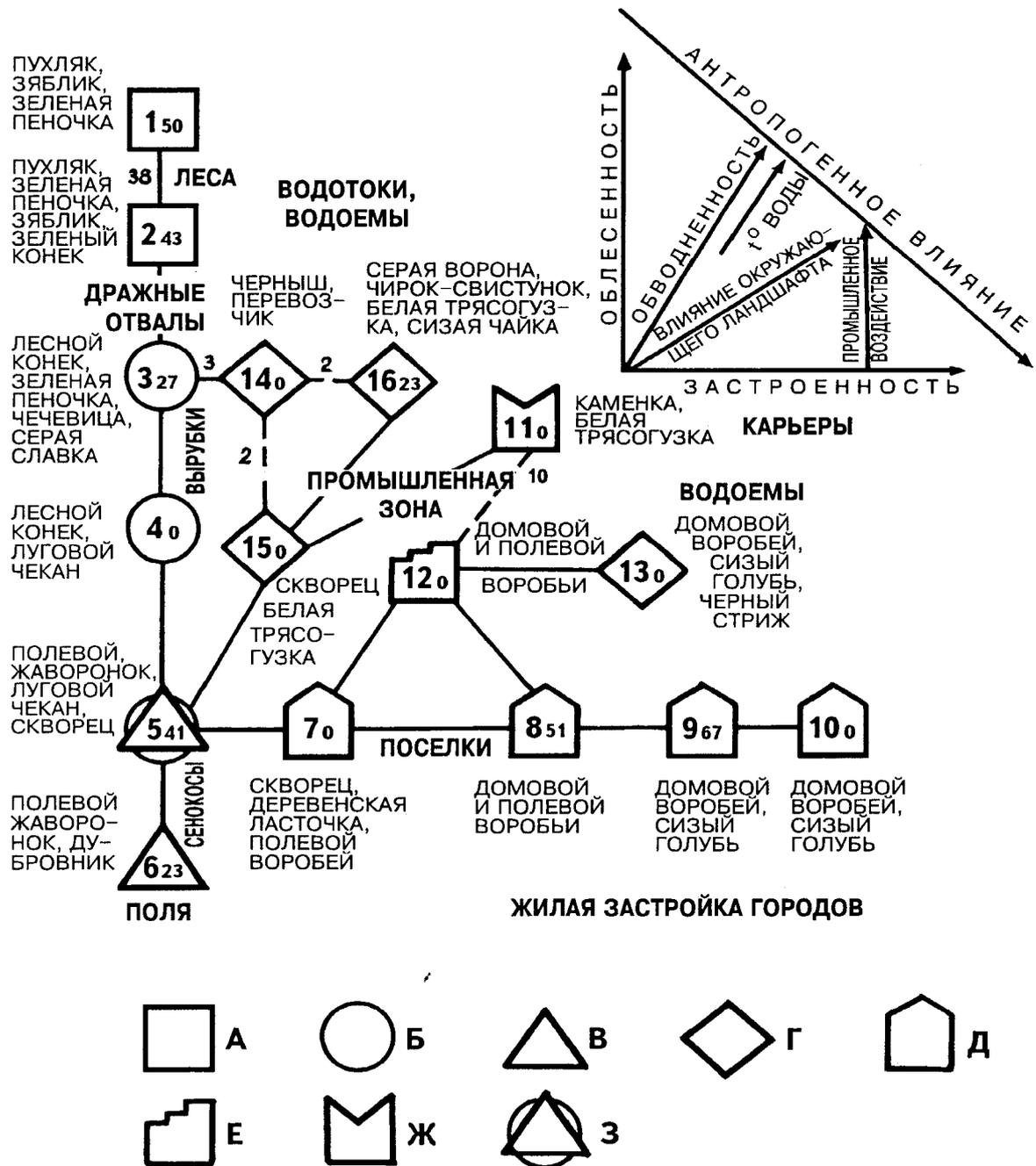


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц южной тайги Среднего Урала в первой половине лета.

Примечание к рис. 1.

Классы орнитокомплексов: А - лесов; Б - местообитаний, где открытые пространства чередуются с участками лесов; В - полей и сенокосов; Г - водных местообитаний; Д - селитебной застройки; Е - промышленной зоны; Ж - карьеров; З - наложение или вписывание фигур означает, что сходные варианты населения птиц формируются в разных местообитаниях (сочетание демонстрирует, по каким). Наложение означает равную долю орнитокомплексов этих местообитаний в классе; вписывание соответствует 1/3-1/4 части орнитокомплексов местообитаний вписанной фигуры. Если доля их ниже, то сохранено обозначение преобладающих местообитаний.

Здесь и далее на рисунках индексом у номера класса показано среднее сходство вошедших в него проб (у одноэлементных классов - 0). Рядом приведены виды-эдификаторы сходства вариантов населения птиц данного класса. Направления изменений классов орнитокомплексов и их обусловивших градиентов среды показаны дополнительными координатами. Собственно направление вектора указывает увеличение силы появления фактора среды. Схемы составлены в обратном масштабе: чем больше межклассовое сходство, тем меньше расстояние между ними. Прерывистой чертой обозначены немасштабные связи. При этом, как и между 1 и 2 классами, указана оценка межклассового сходства.

Обследованные местообитания и их ландшафтная принадлежность.

Ландшафты: темнохвойно-таежный (1 - коренные пихтово-еловые леса, 2 - субкоренные пихтово-еловые леса с примесью березы; производные леса: 3 - мозаичные пихтово-елово-березовые с включением сосняков, осинников и еланей, 4 - сомкнутые пихтово-елово-березовые, 5 - осиново-березовые; вырубки: 6 - зарастающие, чередующиеся с недорубами, 7 - свежие по темнохвойно-мелколиственным лесам; 8 - сенокосы, чередующиеся с перелесками близ малых полузаброшенных поселков); лесополевой (9 - производные мозаичные пихтово-елово-березовые леса, 10 - дражные отвалы вдоль малых рек, поросшие сосновым, березовым молодняком и ольхой, в

сочетании с сырыми луговинами, 11 - сенокосы, чередующиеся с кустарниками, и 12 - поля близ крупных поселков); сосново-боровой (13 - производные молодые и средневозрастные сосново-березовые леса, 14 - сенокосы близ малых городов, 15 - условно-коренные и производные мозаично-разновозрастные, местами редкостойные сосновые леса, 16 - поля близ крупных городов); промышленный (17 - промышленная зона и 18 разрабатываемые карьеры в черте крупных городов); селитебный (поселки: 19 - малые полузаброшенные, 20 - крупные; районы городской застройки: 21 - одноэтажной и 22 - двух-пятиэтажной малых городов, 23 - коллективных садов в черте крупных городов, 24 - одноэтажной, 25 - новой многоэтажной и 26 - старой многоэтажной крупных городов); водный (27 - малые таежные реки, 28 - холодноводные пруды в черте крупных поселков; термальные водоемы ГРЭС близ малых городов: 29 - пруды охлаждения, 30 - водоемы гидрозолоудаления; 31 - пруды в центре крупных городов).

В 1-ый класс входят варианты населения птиц 1-5,9; во 2-ой - 13,15; в 3-ий - 6,10; в 4-ый - 7; в 5-ый - 8,11; в 6-ой - 12,14,16; в 7-ой - 19; в 8-ой - 20,21,23,24; в 9-ый - 22,25; в 10-ый - 26; в 11-ый - 17; в 12-ый - 18; в 13-ый - 31; в 14-ый - 27; в 15-ый - 28; в 16-ый - 29,30.

При заданном уровне элиминации связей, изменения облика населения птиц в различных природных ландшафтах суши представимы в виде цепочки последовательно сходных классов, совпадающей с направленными изменениями среды по градиенту облесенности. Последовательное сходство классов (от 1-ого к 6-ому) обеспечивают изменения участия, преимущественно, 10 видов: полевого жаворонка, дубровника, лугового чекана, белой трясогузки, лесного конька, теньковки, московки, зеленой пеночки, зяблика и пухляка. Нарастание отличий орнитокомплексов в группе антропогенных ландшафтов совпадает с отличиями местообитаний по градиенту застроенности (5, 7-10-й классы). Сходство вариантов населения птиц этого ряда определяется, в первую очередь, представленностью в орнитокомплексах 9 видов: по-

левого жаворонка, лугового чекана, скворца, белой трясогузки, деревенской и городской ласточек, полевого и домового воробьев и сизого голубя. Тренд по усилению промышленного воздействия и обводненности более условен (11-16-й). Бедность сообществ приводит к явному несовпадению типологического сходства местообитаний и общности их вариантов населения птиц. Влияние окружающего ландшафта на формирование облика населения птиц обедненных местообитаний иногда может быть сильнее морфологических особенностей самих урочищ. Однако в I половине лета влияние отличий в окружающем ландшафте проявляется локально и только в группе вариантов населения наиболее нарушенных бедных сообществ (7, 12 и 13-й классы). Изменения в населении птиц промышленных местообитаний больше демонстрируют нарастающие отличия от орнитокомплексов селитебной застройки, нежели сходство между собой (7, 8, 12, 11-й классы). Явно выделяющейся группы видов, характеризующей последние два тренда населения птиц, нет.

Ориентация классов населения птиц по градиенту обводненности больше отражает качественный переход в населении птиц от суши к воде, чем направленные изменения внутри всей водной группы (например, от 3-его к 14-ому и от 12-ого к 13-ому классам). Нарастание влияния обводненности демонстрируют лишь 5-й, 15-й и 16-й классы. Основная роль в нарастании отличий орнитокомплексов по этому градиенту принадлежит изменениям доли в них скворца, деревенской ласточки, белой и горной трясогузок, серой вороны, черныша, перевозчика, хохлатой чернети, озерной чайки и чирка-свистунка. Нарастание отличий орнитокомплексов в целом совпадает с усилением антропогенного пресса на среду обитания птиц. При этом большую значимость в это время имеют не формы хозяйственной деятельности, а степень трансформации местообитаний.

Пространственные изменения облика населения птиц в I и II половинах лета близки (рис. 2). Особенности заключаются в следующем. Усиливается влияние окружающего ландшафта. Не проявляется тренд промышленного воздействия, что обусловлено усилением толерантности у многих птиц в

периоды кочевок и пролета к физиономическому облику ландшафтов. Влияние антропогенного воздействия в это время обусловлено в значительной мере не только степенью, но и формами хозяйственной деятельности. Несколько меняется состав видов эдификаторов сходства. По градиенту облесенности их число возросло до 18. Как эдификатор сходства, стал незначим дубровник, но добавились деревенская ласточка, полевой воробей, чечевица, обыкновенная овсянка, серая ворона, коноплянка, серая славка, садовая камышевка и овсянка-ремез. По градиенту застроенности их число снижается с 9 до 6. Наиболее значима здесь в это время динамика обилия полевого воробья, обыкновенной овсянки, белой трясогузки, чечевицы, домового воробья и сизого голубя, а при переходе от местообитаний суши к вводно-околоводным и по градиенту обводненности - 8 видов: коноплянки, серой вороны, белой трясогузки, городской ласточки, озерной чайки, кряквы, черныша и горной трясогузки. Нарастание влияния окружающего ландшафта определяет изменение участия 14 видов, наиболее значимы среди которых белая трясогузка, полевой воробей и серая ворона.



Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения птиц южной тайги Среднего Урала во второй половине лета.

Примечание к рис. 2.

В 1-ый класс входят варианты населения птиц 1,2,5; во 2-й - 3,4,9,13,15; в 3-й - 6,10; в 4-й - 7; в 5-й - 8; в 6-й - 11; в 7-й - 12,16,19; в 8-й - 14; в 9-й - 18; в 10-й - 17,31; в 11-й - 20,21,23; в 12-й - 22,24,25; в 13-й - 26; в 14-й - 27; в 15-й - 28; в 16-й - 29,30. Условные обозначения и номера местобитаний как на рис. 1.

Структурообразующие факторы среды, определяющие пространственную неоднородность населения птиц в зимний период, идентичны II половине лета, но характер смены облика орнитокомплексов во многом иной (рис. 3).

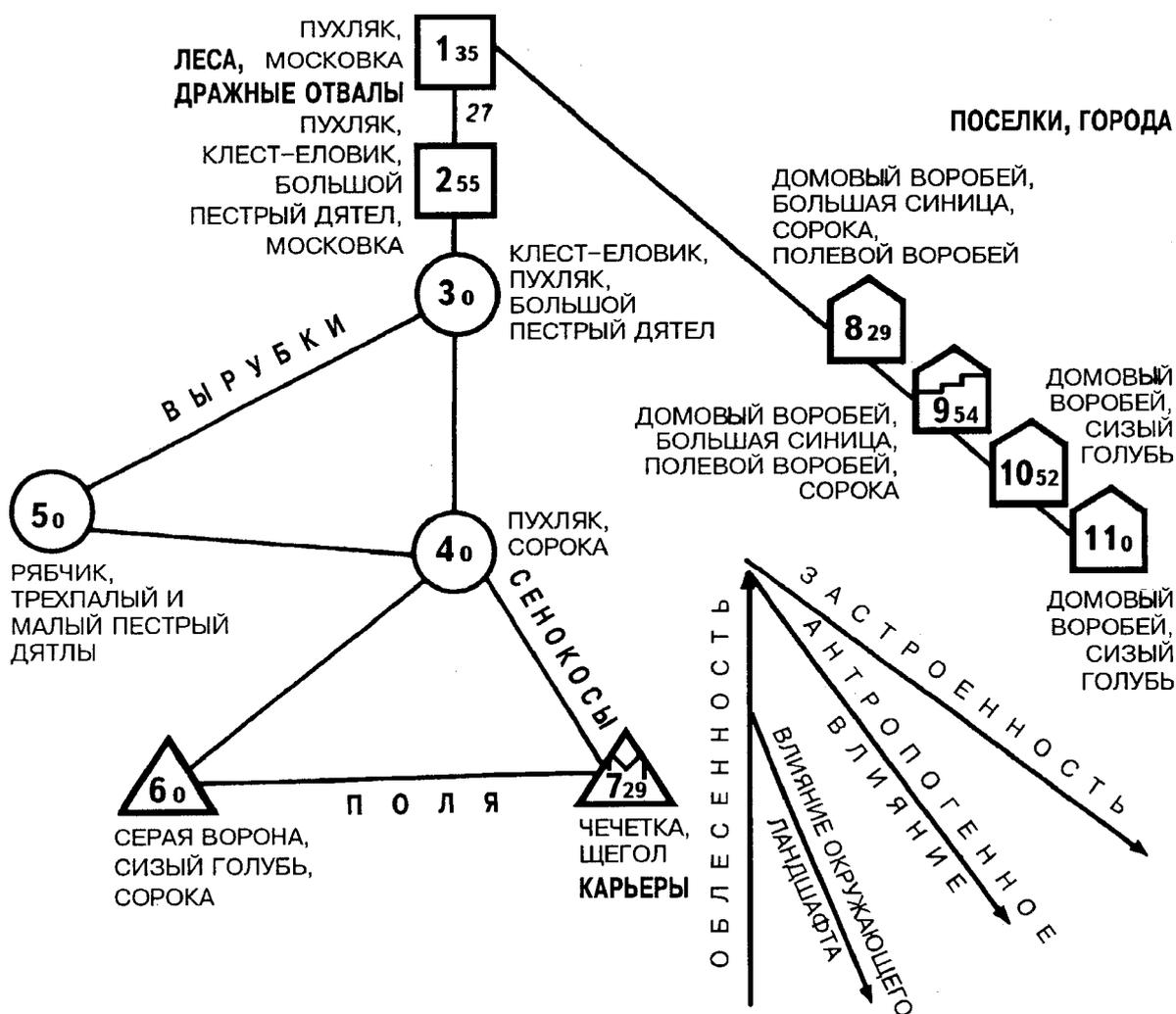


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения птиц южной тайги Среднего Урала зимой.

Примечание к рис. 3.

В 1-ый класс входят варианты населения птиц 1,2,4,9,10, 13,15; во 2-й - 3,4; в 3-й - 6; в 4-й - 8; в 5-й - 7; в 6-й 16; в 7-й - 11,12,14,18; в 8-й - 19,20,23; в 9-й - 17,21,24; в 10-й - 22,25; в 11-й - 26. Условные обозначения и номера местообитаний как на рис. 1.

В зимний период по градиенту облесенности резко усиливается дискретность отличий вариантов населения птиц свежих вырубок, полей, сенокосов и разрабатываемых карьеров от орнитокомплексов облесенных местообитаний. По градиенту застроенности - всех вышеперечисленных вариантов от населения птиц поселков и городов. В формировании населения птиц открытых местообитаний преобладает влияние окружающего ландшафта. В целом схема, по-прежнему, ориентирована по нарастанию антропогенного влияния. В отличие от лета, этот тренд равнонаправлен от лесов как к открытым, так и к застроенным территориям, что говорит о том, что летом изменения облика населения птиц больше совпадают со степенью антропогенной нагрузки, а зимой - с ее формами.

Территориальная неоднородность населения птиц в I половину лета на 90% объясняется тремя наборами из 27 природно-антропогенных режимов (табл. 1). Наибольшее сходство имеют орнитокомплексы облесенных местообитаний: их изменчивость в первую очередь обусловлена тремя режимами. Близость вариантов, преимущественно, определяется долей лесопокрытой площади. Лишь после снятия влияния наиболее сильных факторов проявляется значимость состава лесообразующих пород и мозаичности. Специфика ландшафтной принадлежности облесенных местообитаний и возраста лесов проявляются только после повторного снятия. Почти

Таблица 1.

Природно-антропогенные режимы, определяющие территориальную неоднородность населения птиц Среднего Урала.

№ группы	Природно-антропогенные режимы	Учтенная дисперсия, %
1	2	3
Первая половина лета		
I	1.Лесов	54

2. Вырубок
3. Зарастающих дражных отвалов
4. Полей среди городских ландшафтов
5. Всех остальных полей и сенокосов
6. Разрабатываемых карьеров
7. Малых полузаброшенных поселков
8. Территорий промышленной застройки
9. Территорий одноэтажной селитебной застройки
10. Территорий многоэтажной селитебной застройки
11. Малых рек
12. Прудов с естественной температурой воды
13. Прудов с местами повышенной температурой воды за счет промышленного водосброса
14. Термальных прудов (прудов охлаждения ГРЭС)
15. Термальных водоемов гидрозолоудаления ГРЭС

II	<ol style="list-style-type: none"> 1. Темнохвойных и темнохвойно-мелколиственных лесов 2. Осиново-березовых лесов 3. Мозаичных облесенных местообитаний со значительным участием сосны 	25
----	---	----

1	2	3
	4.Мозаичных травянисто-кустарниковых местообитаний 5.Территорий старой многоэтажной застройки в центре крупных городов 6.Всех остальных застроенных местообитаний 7.Водоемов с искусственно повышенной температурой воды	
III	1.Молодых лесов и садов 2.Мозаично облесенных местообитаний 3.Всех остальных лесных и нелесных местообитаний темнохвойно-таежных ландшафтов 4.Открытых местообитаний повышенной каменистости 5.Обедненных антропогенных местообитаний	11
	Всего	90
I	Вторая половина лета 1.Облесенных и полуоткрытых местообитаний 2.Свежих вырубок 3.Полей 4.Сенокосов обычной для региона кормности 5.Сенокосов повышенной кормности за счет искусственно теплого мезоклимата 6.Разрабатываемых карьеров 7.Обедненных урбанизированных местообитаний 8.Селитебных местообитаний 9.Малых рек 10.Прудов с естественной температурой воды	59

1	2	3
	11.Водоёмов с искусственно повышенной температурой воды	
II	1.Лесов 2.Лесопарков 3.Полуоткрытых местообитаний 4.Открытых местообитаний и территорий одноэтажной застройки 5.Территорий 2-5 этажной застройки малых городов 6.Территорий старой многоэтажной застройки в центре крупных городов 7.Всех остальных селитебных местообитаний крупных городов 8.Прудов 9.Водоёмов гидрозолоудалений ГРЭС	18
III	1.Спелых и перестойных хвойных и темнохвойно-мелколиственных лесов 2.Спелых и перестойных осиново-березовых лесов 3.Молодых и средневозрастных сосново-березовых лесов 4.Низкотравно-кустарниковых местообитаний, чередующихся с перелесками и строениями 5.Высокотравных местообитаний, чередующихся с кустарниковыми зарослями и перелесками 6.Обедненных открытых пространств 7.Огородов среди застроенных территорий 8.Озелененных застроенных территорий	12

Продолжение таблицы 1.

1	2	3
	9.Участков мелководий на водоемах 10.Прудов с промышленным водосбросом среди городских ландшафтов 11.Прудов охлаждения ГРЭС	
	Всего	89
I	Зима	51
	1.Облесенных и полуоткрытых местообитаний 2.Свежих вырубок 3.Открытых пространств, чередующихся с перелесками близ малых поселков 4.Открытых пространств среди городских ландшафтов 5.Всех остальных открытых пространств 6.Поселков 7.Городов	
II		21
	1.Спелых и перестойных пихтово-еловых лесов 2.Припоселковых спелых и перестойных пихтово-березовых лесов 3.Всех остальных спелых и перестойных пихтово-елово-березовых лесов 4.Спелых и перестойных осиново-березовых лесов 5.Молодых и средневозрастных лесов 6.Пригородных лесопарков 7.Зрастающих вырубок 8.Открытых пространств, чередующихся с кустарниками 9.Открытых пространств, с отдельно стоящими деревьями и кустами	

1	2	3
	10. Территорий одноэтажной застройки 11. Территорий старой многоэтажной застройки в центре крупных городов 12. Всех остальных территорий многоэтажной застройки	
III	1. Хвойных и хвойно-мелколиственных лесов 2. Малых полузаброшенных поселков 3. Крупных поселков 4. Городской промышленной зоны 5. Территорий одноэтажной городской застройки 6. Территорий новой многоэтажной застройки на окраине крупных городов 7. Территорий многоэтажной центральной застройки малых и крупных городов	16
	Всего.....	87

столь же высока общность населения птиц различных полей и сенокосов, определяемая в основном одним режимом. Резко отличаются от остальной совокупности варианты населения карьеров. Наличие застройки определяет индивидуальные отличия орнитокомплексов этих территорий от других вариантов, но сходство и различие внутри этой группы обусловлено типом застройки. Обводненность территории также определяет лишь отличие каждого из вариантов водно-околоводного населения птиц от орнитокомплексов суши.

Изменчивость населения птиц во II половине лета объяснена тремя наборами из 31 природно-антропогенного режима (информативность - 89%). Особенности формирования облика населения птиц в этот период заключаются в усилении значимости облесенности и застроенности. При этом стано-

вятся малозначимыми состав лесообразующих пород и тип застройки. Влияние доли лесопокрытой площади также слабеет. В это время года снижается сходство населения птиц нелесной и незастроенной суши, и становятся наиболее выраженными отличия режимов, связанные с характером эксплуатации таких территорий человеком. За счет вылета молодых, кочевок и пролета, несколько повышается общность вариантов населения обводненных местообитаний.

Дифференциация облика вариантов населения в зимнее время обусловлена, преимущественно, тремя наборами из 26 режимов (информативность - 87%). В целом, наборы режимов близки к таковым для II половины лета, хотя общность зимних орнитокомплексов застроенных местообитаний несколько выше, чем летом, а их изменчивость определяют преимущественно не типы и характер использования, а размеры населенных пунктов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Факторный анализ показал принципиальную общность пространственно-типологической структуры летнего населения птиц в северной половине Палеарктики. При всех различиях в значимости на любом уровне рассмотрения (от природных провинций до стран), в горах и на равнинах проявляются три тренда населения птиц [5,9-11]. Первый тренд определяется типологическими изменениями состава и характера растительности (как правило, по градиентам облесенности или закустаренности). Второй усиливающейся трансформацией орнитокомплексов по градиенту застроенности. Третий демонстрирует отличия вариантов населения птиц в связи с влиянием обводненности.

На Русской и Западно-Сибирской равнинах, помимо вышеуказанных градиентов среды, внутри провинций и подзон лесной зоны хорошо заметна реакция птиц на изменение увлажненности (заболоченности), минерального питания фитоценозов и сочетания этих параметров, преимущественно опре-

деляющих биологическую продуктивность экосистем [5,9,12-15]. В равнинной лесостепи, включая предгорья, характер внутривидовой пространственной неоднородности населения птиц в основном сохраняется. Однако, в связи со значительно большими разнообразием форм и интенсивностью сельскохозяйственного воздействия на лесостепь, здесь проявляется еще один связанный с продуктивностью тренд, маркируемый обычно нарастанием влияния распашки [16]. Анализ пространственно-типологических изменений орнитокомплексов в пределах более крупных природно-географических таксонов равнин (одной или нескольких зон и страны) выявляет направленные изменения состава и соотношения видов птиц, обусловленные широтной сменой ландшафтов. При этом, ряды изменений орнитокомплексов по градиентам облесенности, застроенности и обводненности сохраняются. Вместе с тем, тренды, обусловленные различиями увлажненности, минерального питания, распашки или продуктивности на графиках могут быть выражены слабее по сравнению с более значимыми [5,9-11,17,18].

Преобладающие тренды внутри провинций гор Южной Сибири и Средней Азии обусловлены вертикальной или вертикально-экспозиционной сменой ландшафтов [9,19-25]. Данные изменения облика орнитокомплексов обычно маркируются двумя разнонаправленными градиентами среды: возрастанием абсолютных высот и облесенности (закустаренности). Остальные тренды населения в горах, как правило, короче, чем на равнинах, что связано в основном с особенностями рельефа. Горный рельеф ограничивает возможности строительства и земледелия, подчас исключает процессы заболачивания и определяет общую бедность орнитокомплексов водно-околоводных сообществ. Поэтому тренды населения птиц по обводненности и застроенности в горах больше демонстрируют отличия орнитокомплексов населенных пунктов и водно-околоводных сообществ от основного ряда вариантов незастроенной суши, нежели ряды постепенных изменений. За счет слабой представленности вариантов, тренды населения птиц под влиянием распашки, обеднения минерального питания, увеличения увлажненности или продук-

тивности в целом могут вообще не давать значимых отклонений, совпадая по направлению с основным рядом изменений. Между тем, при выявлении общих градиентов среды, определяющих неоднородность орнитокомплексов сразу в нескольких провинциях Алтая и Саян, за счет увеличения типологического разнообразия местообитаний, может быть хорошо заметен, к примеру, тренд по увлажненности [9].

Итак, горную внутривинциальную пространственно-типологическую структуру населения птиц от равнинной в первую очередь отличает значимость трендов, связанных с возрастанием абсолютных высот, а в некоторых регионах, и с экспозицией склонов.

В пониженной средней части Уральской гряды реакция древесной растительности на перепады высот (250-300 м) почти не выражена. Влияние экспозиции на формирование орнитокомплексов в регионе заметно только в I половине лета для лесных местообитаний. Оно определяется различиями в составе лесобразующих пород деревьев на западном (темнохвойно-таежном) и восточном (сосново-боровом) макросклонах. Эти особенности региона приводят к тому, что факторная ориентация структурного графа населения птиц в южной тайге Среднего Урала ближе к таковым не горных, а равнинных природных провинций лесной зоны Европы и Сибири. Тем не менее внутривинциальную пространственно-типологическую структуру населения птиц гор юга Сибири и Среднего Урала объединяет невыраженность трендов по увлажненности местообитаний. Интересно, что количество выпадающих осадков на Среднем Урале в целом высоко и, кроме того, сильно варьирует внутри провинции, но рельеф и хорошая дренированность реками препятствуют заболачиванию больших площадей [26]. Заболоченные участки в обследованном регионе естественно имеются, но в виде очень мелких вкраплений среди незаболоченных территорий. На таких малых участках и, соответственно, в регионе собственно пойменно-болотные виды птиц почти не представлены. Реакция на изменения увлажненности иных экологических групп птиц при данном масштабе рассмотрения не проявляется.

Общие тенденции меридиональной изменчивости летнего населения птиц в пределах южной тайги уже анализировались [27,28]. Это дает возможность сразу перейти к отличиям среднеуральской южной тайги от европейской и сибирской, и соотнесению полученных результатов исследования с общей схемой представлений. К сожалению, в опубликованных работах по южной тайге Европы (Волжско-Ветлужское Полесье) и Западной Сибири (Прииртышье и Приобье) приведены структурно-типологические графы территориальных изменений орнитокомплексов только для местообитаний незастроенной суши [9,5]. Отсюда, все сопоставления внутрирегиональной пространственной неоднородности населения птиц на структурном уровне будут касаться лишь влияния изменений состава и характера растительности. Последовательные изменения орнитокомплексов незастроенной суши на Среднем Урале (как и в южной тайге Западной Сибири) идут от открытых местообитаний к темнохвойным лесам. Наиболее четко это прослеживается в обоих регионах в I половине лета. Это отличает сопоставляемые южнотаежные провинции Урала и Сибири от Волжско-Ветлужского Полесья, где конечным вариантом в цепи подобных изменений является в I половине лета население птиц сосняков. Явное и исторически длительное преобладание в Европе производных лесов (ельники сохранились в виде небольших "пятачков"), более сложная, чем на Урале и в Сибири, их ярусная структура приводит, по видимому, к меньшей проявленности влияния состава древесных пород и усилению роли продуктивности (хотя в общем виде реакция на облесенность сохраняется). В целом, влияние состава лесообразующих пород заметнее в Западной Сибири и максимально проявляется на Урале. Следующая особенность южнотаежной подзоны Среднего Урала связана собственно с лесохозяйственной деятельностью. Значительную часть региона сейчас занимают сплошные и в сочетании с недорубами вырубki разных лет, сопоставимые по площади с ландшафтными группировками. Представленность на обследованной территории всех основных сукцессионных стадий и, при этом, значительные массивы свежих вырубok (или в начале зарастания) как бы "встраи-

вает" население птиц вырубок в ряд изменений по облесенности. При этом, сходство населения птиц свежих вырубок с орнитокомплексами зарастающих вырубок и лесов невысоко.

В сравниваемых провинциях Русской и Западно-Сибирской равнин не представлен ряд промежуточных (особенно начальных) сукцессионных стадий сообществ и характерны иные масштабы лесопользования. Это приводит к эффекту "уникальности" орнитокомплексов гарей и вырубок, которые "выбиваются" из основного ряда типологических изменений в виде боковых отклонений. Однако промежуточный облик населения птиц свежих вырубок, конечно, не может являться спецификой Среднего Урала как природной провинции. В принципе это характерно для всех регионов со сходной интенсивностью лесозаготовки. Так, известно, что для юга лесной зоны Европы в целом, в ряду типологических изменений орнитокомплексов от необлесенных местообитаний к облесенным, связующим звеном тоже является население птиц свежих вырубок [29,30].

Фаунистический состав обследованного региона хорошо вписывается в общую схему тенденций, отмеченных Е.С.Преображенской [28]. По соотношению видов и особей, относимых к разным типам, авифауна южной тайги Урала занимает промежуточное положение между европейской и западно-сибирской. К такому же результату приводит и сравнение состава доминирующих видов. Долготные изменения других основных показателей орнитокомплексов в местообитаниях-аналогах в целом почти не выражены вплоть до Средней Сибири, где снижение суммарного обилия, биомассы и трансформируемой птицами энергии уже достаточно заметно. Слабо выраженная изменчивость суммарных показателей (или отсутствие таковой) говорит о том, что высокое разнообразие жизненных форм, их пластичность и рекомбинации позволяют птицам, как таксону в целом, сохранять толерантность к такой амплитуде условий среды.

Итак, реакция птиц на усиление континентальности преимущественно выражается в меридиональной смене облика населения (частичной смене со-

става и, особенно, в изменении соотношения видов).

Надо сказать, что различия в продолжительности, формах и степени антропогенного воздействия в Европе, на Урале и в Сибири весьма усложняют выявление меридиональных изменений облика населения птиц. При этом не исключено, что современные отличия в населении птиц в основном и обусловлены особенностями освоения этих регионов человеком.

Широтные изменения летнего населения птиц на Западно-Сибирской равнине уже неоднократно обсуждались и выражены более явно, чем долготные [5,17,18]. Неоднородность населения птиц в пределах Уральской горной страны, где зональность сочетается с высотной поясностью, скорее всего носит более сложный характер, чем в Западной Сибири. Даже экспертные сопоставления данных Н.Н.Данилова [31], В.А.Коровина [32], В.Д.Ильичева, В.Е.Фомина [33] и наших результатов подтверждают высотно-зональную усложненность широтных изменений облика орнитокомплексов на Урале.

Отличия зимней пространственной неоднородности населения птиц южной тайги Среднего Урала от обследованных подзон и провинций Русской и Западно-Сибирской равнин, гор Южной Сибири и Средней Азии [21,22,34-39] невелики и заключаются в следующем. На Урале значительно, чем в вышеуказанных регионах, снижается сходство между группами орнитокомплексов облесенных, открытых и застроенных местообитаний. Видов, постоянно населяющих, а тем более предпочитающих, открытые местообитания в регионе почти нет. Крайне бедные и неустойчивые варианты населения на них формируются за счет нерегулярных видов-посетителей из окружающих лесных или селитебных местообитаний. Это обуславливает очень низкое внутригрупповое сходство орнитокомплексов открытых местообитаний и почти полную зависимость их состава от окружающего ландшафта. Различия в суммарных показателях населения птиц облесенных и застроенных местообитаний южной тайги Среднего Урала и примыкающих равнин скорее всего обусловлены особенностями обследованных местообитаний или года проведения работ, а не региональной спецификой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставления пространственной неоднородности орнитокомплексов южной тайги Среднего Урала, Русской и Западно-Сибирской равнин, гор юга Сибири и Средней Азии показали, что факторная ориентация графов, иллюстрирующих структуры населения птиц Среднего Урала, ближе не горным, а равнинным природным провинциям. Реакция птиц на усиление континентальности (в ряду Европа – Урал – Сибирь) выражается в частичной смене состава видов и, особенно, в изменении их соотношения. Надо отметить, что различия в продолжительности, формах и степени антропогенного воздействия в Европе, на Урале и в Сибири весьма усложняют выявление меридиональных изменений облика орнитокомплексов, а, возможно, и определяют современные отличия в населении птиц этих регионов.

Выявленные провинциальные особенности обусловлены, преимущественно, спецификой геоморфологии (отсутствием крупных рек и болот, невыраженностью речных долин и т.п.) и хозяйственного освоения (например: активной добычей полезных ископаемых). Впрочем, говорить о природном своеобразии достаточно сложно, т.к. на Среднем Урале, как и на Южном [33], современная пространственная неоднородность населения птиц во многом определяется антропогенной трансформацией среды. Специфичность роли хозяйственного освоения Среднего Урала в том, что антропогенные преобразования изначально в значительной мере повысили типологическое разнообразие ландшафтов этой исходно сравнительно однородной географической провинции. Соответственно повысилось разнообразие орнитокомплексов и весьма вероятно (по крайней мере на первых этапах освоения) видовое богатство. В отличие от Среднего природное ландшафтное разнообразие того же Южного Урала, за счет хорошо выраженной поясности, высоко. Поэтому

антропогенные преобразования там с самого начала скорее не повышали, а снижали ландшафтную неоднородность и с самого начала могли вызывать обеднение среды и, вслед за тем, орнитофауны. К настоящему времени сходная история освоения, формы антропогенного воздействия и, особенно, явная переэксплуатация природных ресурсов сблизили эти уральские провинции по тенденциям пространственно-временных изменений населения птиц. Отмеченная В.Д.Ильичевым и В.Е.Фоминим [33] для Южного Урала тривиализация фауны равным образом характерна для Среднего Урала. Она выражается в возрастании численности широкораспространенных массовых и в выпадении из орнитокомплексов редких видов. Так же, как и на Южном, на Среднем Урале велики фаунистические контрасты между природными и антропогенными ландшафтами и увеличивается число видов, вовлекаемых в сферу контактов с человеком.

Исследования выполнены по комплексному интеграционному проекту СО РАН № 56.

ЛИТЕРАТУРА

1. Куперштох В.Л., Трофимов В.А., Проблемы анализа дискретной информации, Ч. 1, Новосибирск, 1975, 67-83.
2. Куперштох В.Л., Трофимов В.А., Роль животных в функционировании экосистем, М., 1975, 162-165.
3. Трофимов В.А., Модели агрегирования социально-экономической информации, Новосибирск, 1978, 91-106.
4. Трофимов В.А., Куперштох В.Л., Равкин Ю.С., Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 41-58.
5. Равкин Ю.С., Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибири), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
6. Наумов Р.Л., Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
7. Трофимов В.А., Проблемы анализа дискретной информации, Ч. 2, Новоси-

- бирск, 1976, 24-36.
8. Трофимов В.А., Равкин Ю.С., Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113-115.
 9. Равкин Ю.С., Гуреев С.П., Покровская И.В. и др. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
 10. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А. и др., Сиб. экол. журн., 1994, **1**: 4, 303-320.
 11. Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г. и др., Там же, 2000, **7**: 6, 743-754.
 12. Равкин Ю.С., Лукьянова И.В., География позвоночных южной тайги Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
 13. Ануфриев В.М., Пространственная структура населения птиц средней тайги европейского северо-востока СССР. Серия препринтов "Научные доклады", Коми филиал АН СССР, 1987, Вып. 165.
 14. Вартапетов Л.Г., Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины, Новосибирск, Наука, Сиб. предприятие РАН, 1998.
 15. Юдкин В.А., Птицы подтаежных лесов Западной Сибири, Новосибирск, Наука, 2002.
 16. Жуков В.С., Сиб. экол. журн., 1997, **4**: 6, 645-654.
 17. Равкин Ю.С., Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.
 18. Вартапетов Л.Г., Птицы таежных междуречий Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
 19. Равкин Ю.С., Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
 20. Ефимов В.М., Равкин Ю.С., Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 59-63.
 21. Сметанин В.Н., Птицы Южного Забайкалья (пути формирования фауны и пространственная структура населения), Автореф. дис. ... канд.биол.наук,

- Новосибирск, 1989.
22. Касыбеков Э.Ш., Птицы восточной части Иссыккульской котловины (численность, распределение и пространственная организация населения), Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1990.
 23. Малков В.Н., Малков Н.П., М.А. Грабовский, Сиб. экол. журн., 1994, **3**: 2, 121-129.
 24. Цыбулин С.М., Птицы Северного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. предприятие РАН, 1999.
 25. Цыбулин С.М., Торопов К.В., Равкин Ю.С. и др., Сиб. экол. журн., 2003, **10**: 3, 327-347.
 26. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Урал и Приуралье, М., Наука, 1968.
 27. Преображенская Е.С., Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 135-138.
 28. Преображенская Е.С., Размещение и численность позвоночных Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1982, 48-69.
 29. Равкин Е.С., Экологические проблемы охраны живой природы, Тез. Всесоюз. конф., Ч.1, М., 1990, 113-114.
 30. Равкин Е.С., Научные основы оценки состояния животного мира, М., 1990, 73-84.
 31. Данилов Н.Н., Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши, М., 1967, 48-50.
 32. Коровин В.А., Фауна Урала и европейского Севера, Свердловск, 1979, 93-101.
 33. Ильичев В.Д., Фомин В.Е., Орнитофауна и изменение среды (на примере Южно-Уральского региона), М., Наука, 1988.
 34. Буйволов Ю.А., Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование, Тез.докл. I Съезда Всесоюз.орнитол.общ-ва и IX Всесоюз.орнитол.конф., Ч. 1., Л., 1986, 102-103.
 35. Равкин Е.С., Тертицкий Г.М., Вопросы охраны и рационального использо-

- вания растительного мира, М., 1988, 90-96.
36. Боголюбов А.С., Преображенская Е.С., Губенко И.Ю., Структура динамика экосистем южнотаежного Заволжья, М., 1989, 140-159.
37. Равкин Е.С., Экологическая ординация и сообщества, М., Наука, 1990, 131-143.
38. Буйволов Ю.А., Преображенская Е.С., Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография, М., Наука, 1991, 108-121.
39. Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Ливанов С.Г. и др., Успехи совр. биологии, 2001, **121**: 6, 615-625.
40. Jarvinen O., Acta 20 Cong. Int. Ornithol., Christchurch, 2-9 Dec. 1990, Vol. 3, Wellington, 1991, 1479.

SUMMARY

We carried out multidimensional factor analysis of bird numbers data in 31 habitats of Middle Urals (from primary fir-spruce forests to urban residential areas). Basing on the results we constructed the graphs of spatial-typological bird community structures for first and second halves of summer, and winter, then we performed the multiple estimation of the linkage closeness between variants and environmental factors. The comparison of the graphs has shown, that in all above seasons the spatial heterogeneity of the bird communities is generally determined by the following environmental gradients: percentage of forest cover, built-on area, influence of surrounding landscapes, and influence of anthropogenous pressure in general. Additionally, in summer there were significant influence of water area percentage, temperature of water in water basins, and, particularly, industrial influence in its first half. In the first half of the summer the combination of 27 environmental regimes approximated 90 % of variance of bird community spatial heterogeneity; in the second half of summer 31 regimes approximated 89 % of variance; in winter 26 regimes accounted for 87 % of variance. The comparison of bird community spatial organization of Middle Urals and neighboring geographic provinces has shown, that the differences between them are conditioned, mainly, by geomorphological features and state of economic development.