

Пространственно-типологическая структура и организация населения наземных позвоночных Западной Сибири (земноводные, птицы и мелкие млекопитающие)

Ю. С. РАВКИН, Л. Г. ВАРТАПЕТОВ, В. А. ЮДКИН, И. В. ПОКРОВСКАЯ, К. В. ТОРОПОВ,
В. С. ЖУКОВ, С. М. ЦЫБУЛИН, А. К. ДОБРОТВОРСКИЙ, Б. Н. ФОМИН, В. В. ПАНОВ,
В. Н. БЛИНОВ, Т. К. БЛИНОВА, А. М. АДАМ, И. Н. БОГОМОЛОВА, Е. Л. ШОР,
В. П. СТАРИКОВ, С. А. СОЛОВЬЕВ, В. М. АНУФРИЕВ, А. А. АНАНИН, Г. М. ТЕРТИЦКИЙ

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

АННОТАЦИЯ

Описаны пространственные изменения в населении наземных позвоночных Западной Сибири на примере земноводных, птиц и мелких млекопитающих в целом по численности и количеству трансформируемой энергии. Оценены сила и общность связи неоднородности сообществ и среды. Показано несовпадение геоботанических и ландшафтных границ и территориальной неоднородности различных таксоценов животных.

ВВЕДЕНИЕ

Пространственно-типологическая структура и организация населения земноводных, птиц и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины описаны сравнительно полно по каждой группе этих животных отдельно, и, кроме того, проведены соответствующие сопоставления [1–8]. В настоящем сообщении дается общий анализ неоднородности сообществ всех трех групп животных вместе. На их долю приходится большая часть населения наземных позвоночных, поэтому есть основание предполагать, что общий характер изменений основных показателей этих таксоценов и связи неоднородности их сообществ с факторами среды будут аналогичными с таковыми по всем наземным позвоночным исследуемой территории. Районы работ и годы проведения учетов описаны в упомянутых публикациях, так же как полный список лиц, собиравших материал, который послужил основой для данного сообщения. В нем приводится анализ результатов

учетов, проведенных только во второй половине лета (с 16.07 по 31.08).

Для сравнимости результаты относительных учетов земноводных и мелких млекопитающих приведены к абсолютным значениям ранее описанным способом [9]. Приблизительность подобного приведения оговорена там же. После этого все материалы раздельно по группам животных усреднены по выделам карты “Растительность Западно-Сибирской равнины” [10] с учетом подзональной принадлежности и дифференцированно по трем примерно равным долготным полосам. Последнее сделано для того, чтобы при анализе не потерять информацию о провинциальных отличиях населения, если таковые окажутся значимыми. После этого, опять же отдельно по долготным полосам и выделам указанной карты, объединены варианты населения всех трех групп животных. Кроме этих вариантов так же усреднены и объединены материалы по населению поселков и водно-околоводных сообществ. В последних условно принято, что земноводные, закончив-

шие метаморфоз, и мелкие млекопитающие не встречаются на акваториях и попадают в пространство, занимаемое этими комплексами лишь по спавинам и в узкой прибрежной полосе, временно освобождающейся от воды при обмелении и отступлении приливно-пагонных вод. Остальные допущения и методы исследования оговорены в указанных ранее публикациях [1–9].

В результате описанного усреднения и объединения исходных данных получено 363 средних варианта населения. По этим средним рассчитаны коэффициенты сходства Жаккара [11] для количественных признаков [12]. По ним проведена классификация населения с помощью одного из методов кластерного анализа [13]. Анализ выделившихся при этом классов, доразделенных на подклассы и более мелкие подгруппы, показал, что влияние провинциальности не значимо по сравнению с другими более сильными факторами среды. После этого данные вновь усреднены по выделам той же карты уже независимо от принадлежности к той или иной долготной полосе. В результате этого усреднения получен 271 вариант населения. На этих средних вновь выполнена классификация сообществ. Для типов и подтипов населения рассчитаны внутри- и межгрупповые связи и на их основе выявлены основные изменения населения (тренды) и построены структурные графы.

С помощью линейной качественной аппроксимации (подробнее смотри упомянутые публикации и ссылки в них) определены сила и общность связи неоднородности населения с факторами среды и рассчитана информативность структурных и классификационных представ-

лений. Эти расчеты выполнены на матрице коэффициентов сходства 363 усредненных вариантов населения, что позволило оценить силу и общность связи и с провинциальными отличиями. Все оценки связи выполнены на 100 вариантах, отобранных из 363 с помощью генератора случайных чисел с учетом соотношения площадей, занимаемых различными местообитаниями. Такие расчеты проведены 8 раз, что позволило оценить ошибку выборочности и доверительные интервалы.

Весь комплекс обработки выполнен по показателям обилия животных и по количеству трансформируемой ими энергии [9]. Последнее связано с тем, что учеты земноводных проводились вскоре или во время выхода молодых из водоемов выплода. Доля сеголеток в населении в это время очень велика, а распределение в значительной мере зависит не от общих ландшафтных условий местности, различиями в которых мы и объясняем неоднородность населения, а от близости ловчих капавок к мелким водоемам с успешным выплодом. Информацию о них нельзя считать с природно-географических карт и аэрокосмических снимков. Поэтому полнота объяснения причин неоднородности населения сравнительно невелика. Роль сеголеток в биоценозе значительно меньше, чем молодых и взрослых особей земноводных, не говоря уже о более крупных животных – млекопитающих и птицах, которые выполняют больший объем биоценотической работы еще и за счет более интенсивного обмена. Поэтому количество энергии, трансформируемой животными, ближе к биоценостическому значению и отражает территориальные отличия населения в более общем виде, чем по обилию [14].

КЛАССИФИКАЦИЯ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ЧИСЛЕННОСТИ

I. Система сообществ незастроенной суши

А. Северная надтиповая группировка

1. Арктический тундровый тип населения (подзоны арктических тундр; лидируют сибирский лемминг, кулик-воробей, чернозобик, круглоносый плавуничник, турухтан; плотность населения 906 особей/км²; общее число встречаемых видов 40/в том числе фоновых – 29;

доля представителей арктического типа фауны 98 %)¹.

Подтипы населения:

1.1 – тундр, пойменных ивняков, лугов (сибирский лемминг, кулик-воробей, рогатый жа-

¹ Далее эти показатели приводятся простым перечислением без их наименования.

воронок, лапландский подорожник, турухтан, 850; 29/19; арктического типа 99 %);

1.2 – болот (кулик-воробей, черпозобик, круглоносый плавунчик, белохвостый песочник, сибирский лемминг; 1439; 29/25; арктического типа 98 %);

1.3 – тампов (сибирский лемминг, турухтан, белохвостый песочник, кулик-воробей, круглоносый плавунчик; 538; 25/21; арктического типа 92 %).

2. Субарктический тундровый тип населения (подзоны субарктических тундр, тундр и бугристых болот в пределах лесотундры и северной тайги; сибирский лемминг, тундряная бурозубка, полевка-экономка, средняя бурозубка, остромордая лягушка; 3275; 119/44; арктического типа 42 %, тундро-лесостепных реликтов 32 %, транспалеарктов 14 %).

Подтипы населения:

2.1 – северных субарктических тундр, болот и лугов (сибирский лемминг, тундряная бурозубка, краснозобый конек, лапландский подорожник, копытный лемминг; 6485; 64/33; арктического типа 76 %, тундро-лесостепных реликтов 21 %);

2.2 – южных субарктических низкокустарниковых тундр (сибирский лемминг, тундряная бурозубка, полевка-экономка, лапландский подорожник, копытный лемминг; 887; 63/24; арктического типа 45 %, тундро-лесостепных реликтов 25 %, транспалеарктов 18 %);

2.3 – южных субарктических кустарниковых тундр (полевка-экономка, тундряная бурозубка, чечетка, сибирский лемминг, средняя бурозубка; 2317; 62/34; транспалеарктов 45 %, тундро-лесостепных реликтов 26 %, арктического типа 15 %);

2.4 – южных субарктических тундровых бугристых и полигональных болот (тундряная и средняя бурозубки, сибирский лемминг, краснозобый конек, лапландский подорожник; 1248; 55/30; тундро-лесостепных реликтов 58 %, транспалеарктов 18 %, арктического типа 16 %);

2.5 – лесотундровых и северотаежных тундр и бугристых болот (остромордая лягушка, тундряная бурозубка, средняя бурозубка, полевки – красная и экономка; 1181; 92/35; европейского типа 42 %, тундро-лесостепных реликтов 20 %, транспалеарктов 17 %, сибирского типа 11 %);

2.6 – субарктических пойм крупных рек (тундряная и средняя бурозубки, полевка-экономка, краснозобый конек, сибирский лемминг; 8159; 62/33; тундро-лесостепных реликтов 59 %, транспалеарктов 26 %).

Б. Срединная надтиповая группировка²

3. Лесотундровый тип населения (редколесий, редкостойных и сосновых лесов и верховых болот в пределах лесотундры и северной тайги; остромордая лягушка, красная полевка, средняя и тундряная бурозубки, темная полевка; 4507; 167/58; сибирского типа 34 %, транспалеарктов 28 %, европейского и арктического типов по 14 %).

3.1. Подтип населения редколесий и редкостойных лесов (остромордая лягушка, красная полевка, средняя и тундряная бурозубки, полевка-экономка; 4499; 126/46; европейского типа 32 %, сибирского 30 %, транспалеарктов 24 %; тундро-лесостепных реликтов 13 %).

Классы населения:

3.1.1 – лесотундры (тундряная бурозубка, красная полевка, средняя бурозубка, овсянка-крошка, чечетка; 2550; 95/37; сибирского типа 36 %, тундро-лесостепных реликтов 28 %, транспалеарктов 26 %);

3.1.2 – северной тайги (остромордая лягушка, красная полевка, средняя и тундряная бурозубки, полевка-экономка; 6015; 106/45; европейского типа 40 %, сибирского 27 %, транспалеарктов 24 %).

3.2. Подтип населения северотаежных сосновых лесов и верховых болот (остромордая лягушка, средняя бурозубка, красная полевка, тундряная бурозубка, темная полевка; 4522; 144/62; европейского типа 41 %, сибирского и транспалеарктов по 25 %).

4. Лесной тип населения (лесов, кроме редкостойных и сосновых в пределах лесотундры и северной тайги; пойм крупных рек от лесотундры до лесостепи; внепойменных низинных и верховых болот, полей, перелесков, лугов и степей от средней тайги до лесостепи; зай-

²Южная надтиповая группировка населения животных полупустынь и пустынь на Западно-Сибирской равнине не представлена [15].

мищ; лесостепных свалок; остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная бурозубка, сибирский углозуб, средняя бурозубка; 50 392; 334/128; европейского типа 88 %).

Подтипы населения:

4.1 – темныхвойных, смешанных и мелколиственных нередкостойных лесов лесотундры и северной тайги (остромордая лягушка, красная полевка, средняя, тундрная и обыкновенная бурозубки; 13 632; 141/66; европейского типа 56 %, сибирского 19 %, транспалеарктов 16 %);

4.2 – пойм крупных рек в пределах лесотундры и северной тайги (остромордая лягушка, обыкновенная бурозубка, полевка-экономка, сибирский углозуб, тундрная бурозубка; 22 165; 139/70; европейского типа 86 %);

4.3 – темныхвойных, темныхвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, гарей, вырубок, полей-перелесков средней и южной тайги (остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка; 32 145; 230/109; европейского типа 70 %, сибирского 15 %, транспалеарктов 15 %).

Классы населения:

4.3.1 – средней тайги (серая жаба, остромордая лягушка, средняя и обыкновенная бурозубки, красная полевка; 29 763; 155/73; европейского типа 67 %, сибирского 16 %, транспалеарктов 15 %);

4.3.2 – южной тайги (остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка; 33 244; 219/115; европейского типа 71 %, сибирского 15 %, транспалеарктов 11 %).

Подтипы населения:

4.4 – сосновых, темныхвойно-сосновых и березово-сосновых лесов и верховых болот от средней тайги до лесостепи включительно (остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка; 32 752; 237/102; европейского типа 88 %);

4.5 – березово-осиновых лесов, полей-перелесков, полей и займищ в пределах подтаежных лесов и лесостепи, остепненных лугов и степей в пределах лесостепи (остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, серая жаба, обыкновенная и малая бурозубки; 26 355; 241/103; европейского типа 90 %).

Классы населения:

4.5.1 – березово-осиновых лесов (остромордая лягушка, серая жаба, сибирская лягушка, обыкновенная и малая бурозубки; 19 507; 198/103; европейского типа 75 %, сибирского 16 %);

4.5.2 – полей-перелесков и полей (остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная чесночница, обыкновенная бурозубка, полевая мышь; 17 159; 112/80; европейского типа 85 %);

4.5.3 – остепненных лугов и степей (остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, узкочерепная полевка, обыкновенная бурозубка, полевая мышь; 19 028; 107/66; европейского типа 96 %);

4.5.4 – займищ (остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, малая бурозубка, полевка-экономка, мышь-малютка; 40 579; 177/76; европейского типа 86 %).

Подтипы населения:

4.6 – внепойменных осоково-вейниковых низинных болот, неостепненных лугов и пойм крупных рек от средней тайги до лесостепи включительно (остромордая лягушка, серая жаба, сибирский углозуб, обыкновенная бурозубка, сибирская лягушка; 103 829; 282/115; европейского типа 93 %);

4.7 – лесостепных свалок (остромордая лягушка, полевой воробей, узкочерепная полевка, грач, коноплянка; 13 480; 43/38; европейского типа 68 %, транспалеарктов 13 %);

4.8 – степных займищ (зеленая жаба, остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, малая и обыкновенная бурозубки; 82 260; 130/81; европейского типа 62 %, средиземноморского 31 %).

5. Степной тип населения (степной зоны, кроме займищ; остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, зеленая жаба, обыкновенная полевка, обыкновенный емуранчик; 30 762; 184/92; европейского типа 88 %).

Подтипы населения:

5.1 – степей и лугов (остромордая лягушка, обыкновенная чесночница, зеленая жаба, обыкновенная полевка, обыкновенный емуранчик; 41 031; 169/47; европейского типа 91 %);

5.2 – полей (полевой жаворонок, обыкновенная чесночница, серый хомячок, полевой воробей, грач; 5594; 64/57; транспалеарктов 48 %, европейского типа 27 %, средиземноморского 15 %);

5.3 – сосняков (зеленая жаба, остромордая лягушка, обыкновенная полевка, обыкновенная чес-

ночица, тундряная бурозубка; 4 597; 63/43; европейского типа 56 %, средиземноморского 30 %).

II. Система водно-околоводных сообществ

А. Северная надтиповая группировка

Типы населения:

6 – арктических озер и заливов (морянка, белохвостый песочник, белолобая казарка, кулик-воробей, круглоносый плавунчик; 250; 33/18; арктического типа 96%).

7 – арктических рек (черная казарка, турухтан, белохвостый песочник, кулик-воробей, серебристая чайка; 65; 16/10; арктического типа 91 %).

8 – морских заливов в пределах субарктических тундр и лесотундры (лапландский по дорожник, желтая трясогузка, чечетка, турухтан, кулик-воробей; 326; 68/33; арктического типа 60 %, транспалеарктов 15 %, сибирского типа 13 %).

9 – субарктических тундровых озер и рек (белая трясогузка, белохвостый песочник, морянка, желтая трясогузка, чернозобая гагара; 167; 53/24; арктического типа 45 %, транспалеарктов 29 %, сибирского типа 19 %).

10 – лесотундровых озер и рек (чирок-свиистунок, полярная крачка, морянка, чернозобая гагара, фифи; 201; 42/18; транспалеарктов 36 %, арктического типа 34 %, сибирского 25 %).

Б. Срединная надтиповая группировка

Типы населения:

11 – северотаежных озер и рек (шилохвость, чирок-свиистунок, турухтан, белая трясогузка, свиязь; 302; 67/29; транспалеарктов 42 %, сибирского типа 22 %, арктического 19 %).

12 – озер и рек средней и южной тайги (береговая ласточка, перевозчик, белая трясогузка, чирки – свиистунок и трескунок; 245; 117/27; транспалеарктов 82 %).

Подтипы:

12.1 – крупных и средних рек (береговая ласточка, сизая чайка, белая трясогузка, речная крачка, серая ворона; 208; 95/23; транспалеарктов 86 %);

12.2 – озер и малых рек (первозчик, чирок-свиистунок, береговая ласточка, чирок-трескунок, белая трясогузка; 282; 94/27; транспалеарктов 79 %).

13. Тип населения подтаежных и лесостепных озер и рек (на сплавиных – остромордая и сибирская лягушки, обыкновенная чесночница, малая бурозубка, мышшь-малютка; 16 322; 212/85; европейского типа 87 %).

Подтипы населения:

13.1 – рек, водохранилищ и пресных озер (остромордая и сибирская лягушки, чесночница, обыкновенная бурозубка, мышшь-малютка; 17 216; 202/79; европейского типа 87 %);

13.2 – соленых озер (малая бурозубка, мышшь-малютка, полевки – эконома и водяная, обыкновенная бурозубка; 2 005; 92/56; европейского типа 36 %, транспалеарктов 29 %, средиземноморско-китайского типа 14 % и тундро-лесостепных реликтов 13 %).

14. Тип населения степных озер и рек (остромордая лягушка, зеленая жаба, обыкновенная чесночница, желтая трясогузка, лысуха; 20 976; 122/76; европейского типа 55 %, средиземноморского 29 %, транспалеарктов 14 %).

Подтипы населения:

14.1 – пресных озер и рек (остромордая лягушка, зеленая жаба, обыкновенная чесночница, водяная полевка, обыкновенная бурозубка; 36 210; 106/65; европейского типа 62 %, средиземноморского 34 %);

14.2 – соленых озер (озерная чайка, круглоносый плавунчик, пеганка, шилоклювка, шилохвость; 497; 64/35; транспалеарктов 57 %, арктического типа 13 %).

**КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ
ПО ЭНЕРГЕТИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ
(КОЛИЧЕСТВУ ТРАНСФОРМИРУЕМОЙ ИМИ ЭНЕРГИИ)**

**I. Система населения незастроенной суши (с проникновением
на застроенную сушу от тундр до северной тайги включительно)**

***А. Северная надтиповая
группировка***

1. Арктический тундровый тип населения (подзоны арктических тундр; лидеры по энергетике: сибирский лемминг, турухтан, серебристая чайка, кулик-воробей, чернозобик; трансформируется – 31 тыс. ккал/(км² · сут).

Подтипы населения:

1.1 – тундр, поселков, пойменных лугов, ивняков (сибирский лемминг, серебристая чайка, турухтан, кулик-воробей, рогатый жаворонок; 26);

1.2 – болот (чернозобик, кулик-воробей, черная казарка, круглоносый плавунчик, гага-гребенушка; 54);

1.3 – тампов (турухтан, шилохвость, белолобая казарка, сибирский лемминг, гага-гребенушка; 26).

2. Субарктический тундровый тип населения (тундр и болот подзон субарктических тундр и лесотундры, поселков южной тундры и лесотундры, бугристых северотаежных болот; сибирский лемминг, тундряная бурозубка, полевка-экономка, белая куропатка, краснозобый конек; 37).

***Б. Срединная надтиповая
группировка***

3. Бореальный тип населения (редколесий, лесов, вырубок, гарей, полей-перелесков, болот, пойм крупных рек и свалок в пределах лесотундровых редколесий, лесной и лесостепной зон, лесов степной зоны и северотаежных поселков; полевки – экономка и красная, обыкновенная бурозубка, водяная полевка, средняя бурозубка; 63).

3.1. Подтип населения лесотундровых и северотаежных лесов, редколесий и поселков (полевки – красная и экономка, средняя бурозубка, темная полевка, тундряная бурозубка; 34).

Классы населения:

3.1.1 – лесотундровых редколесий и редкостойных лесов (красная полевка, тундряная бурозубка, овсянка-крошка, средняя бурозубка, полевка-экономка; 21);

3.1.2 – северотаежных редколесий и редкостойных лесов (полевки – красная, темная и экономка, бурозубки – средняя и обыкновенная; 32);

3.1.3 – прочих северотаежных лесов (полевки – красная и экономка, средняя бурозубка, темная полевка, тундряная бурозубка; 45);

3.1.4 – поселков (серая ворона, полевки – экономка и водяная, белая трясогузка и домовый воробей; 44).

Подтипы населения:

3.2 – северотаежных внепойменных болот, кроме бугристых (полевки – экономка, водяная и красная, чернозобый дрозд и овсянка-крошка; 20);

3.3 – темнохвойных и темнохвойно-мелколиственных лесов, облесенных низинных болот средней и южной тайги; южно-таежных мелколиственных лесов, полей-перелесков, зарастающих вырубок и гарей (обыкновенная бурозубка, полевки – экономка и красная, средняя бурозубка и темная полевка; 109).

Классы населения:

темнохвойных и темнохвойно-мелколиственных лесов и облесенных низинных болот

3.3.1 – средней тайги (обыкновенная бурозубка, красная полевка, средняя бурозубка, серая жаба, полевка-экономка; 83);

3.3.2 – южной тайги (полевки – экономка и красная, бурозубки – обыкновенная и средняя, темная полевка; 144);

3.3.3 – южно-таежных мелколиственных лесов, полей-перелесков, зарастающих гарей и вырубок (обыкновенная бурозубка, полевки – экономка, водяная, рыжая и красная; 79).

Подтипы населения:

3.4 – среднетаежных зарастающих выруб, гарей и полей-перелесков (полевки – экономка, красная и водяная, бурозубки – обыкновенная и средняя; 95);

3.5 – сосновых, темнохвойно-сосновых и березово-сосновых лесов и верховых болот от средней тайги до лесостепи и среднетаежных мелколиственных лесов (красная полевка, обыкновенная и средняя бурозубки, полевка-экономка и серая жаба; 42).

Классы населения:

3.5.1 – лесов и лесостепных рямов (красная полевка, обыкновенная бурозубка, полевка-экономка, средняя бурозубка, водяная полевка; 51);

верховых болот:

3.5.2 – средней тайги (средняя бурозубка, остромордая лягушка, серая жаба, обыкновенная бурозубка, полевка-экономка; 16);

3.5.3 – южной тайги и подтаежных лесов (средняя бурозубка, красная полевка, обыкновенная и малая бурозубки, полевка-экономка; 19).

Подтипы населения:

3.6 – степных сосняков (обыкновенная полевка, тетерев, сорока, большая синица, лесная мышь; 27);

3.7 – подтаежных облесенных низинных болот (рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, полевая мышь, красная и обыкновенная полевки; 87);

3.8 – внепойменных открытых низинных болот от средней тайги до подтаежных лесов (остромордая лягушка, темная полевка, бурозубки – обыкновенная и малая, полевка-экономка; 57);

3.9 – подтаежных займищ (полевки – водяная и экономка, обыкновенный хомяк, малая бурозубка и остромордая лягушка; 34);

3.10 – лесотундровых и северотаежных пойм крупных рек (полевка-экономка, обыкновенная бурозубка, остромордая лягушка, водяная и темная полевки; 51);

3.11 – пойм крупных рек от средней тайги до лесостепи, подтаежных и лесостепных мелколиственных лесов и полей-перелесков, лесостепных низинных болот (полевки – водяная и экономка, обыкновенная бурозубка, остромордая лягушка и красная полевка; 90).

Классы населения:

3.11.1 – подтаежных и лесостепных внепойменных мелколиственных лесов и полей-перелесков (водяная полевка, обыкновенная бурозубка, полевая мышь, полевки – красная и экономка; 73);

3.11.2 – пойменных лесов (полевки – водяная и экономка, обыкновенная бурозубка, остромордая лягушка и красная полевка; 112);

3.11.3 – пойменных лугов, кустарников (полевки – экономка и водяная, обыкновенная бурозубка, остромордая лягушка и темная полевка; 78);

3.11.4 – низинных болот, займищ и соров (полевки – водяная и экономка, остромордая лягушка, обыкновенная бурозубка и красная полевка; 92).

4. Степной тип населения (внепойменных лугов, полей и степей лесостепной и степной зон; грач, узкочерепная полевка, остромордая лягушка, водяная полевка, полевая мышь; 49).

5. Рудеральный лесостепной тип населения (свалок; грач, остромордая лягушка, обыкновенный хомяк, полевой воробей, сорока; 189).

6. Синантропный таежный тип населения (средне- и южно-таежных поселков; домовый воробей, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка, водяная и красная полевки; 69).

II. Система водно-околоводных сообществ

А. Северная надтиповая группировка

7. Тип населения морских заливов и озер от арктической тундры до лесотундры (морьянка, чернозобая гагара, серебристая чайка, чирок-свистунок, белолобая казарка; 28).

Подтипы населения:

7.1 – морских заливов (морьянка, серебристая чайка, турухтан, лапландский подорожник, малый веретенник; 18);

7.2 – озер (чернозобая гагара, морьянка, чирок-свистунок, белолобая казарка, шилохвость; 41).

8. Тип населения рек от арктической тундры до лесотундры (серебристая чайка, черная казарка, чернозобая гагара, средний крохаль, белолобая казарка; 6).

Подтипы населения:

крупных рек:

8.1 – субарктической тундры (серебристая и сизая чайки, свиязь, шилохвость, белая трясогузка; 2);

8.2 – лесотундры (сизая и серебристая чайки, полярная крачка, свиязь, малая чайка; 0,3);

8.3 – средних и малых рек (серебристая чайка, черная казарка, чернозобая гагара, средний крохаль, белолобая казарка; 8).

Б. Срединная надтиповая группировка

9. Тип населения озер и рек от северной тайги до подтаежных лесов, лесостепных и степных крупных и средних рек (шилохвость, чирок-свистунок, сизая чайка, хохлатая чернеть, кряква; 16).

Подтипы населения:

9.1 – крупных рек (сизая и озерная чайки, кряква, серая ворона, шилохвость; 8);

9.2 – средних и малых рек и озер (шилохвость, чирок-свистунок, хохлатая чернеть, лысуха и кряква; 20).

10. Тип населения озер и малых рек лесостепи, степи и степных займищ (лысуха, кряква, чирок-трескунок, красноголовый нырок, водяная полевка; 132).

III. Система населения застроенной суши

11. Синантропный подтаежно-степной тип населения (поселков от подтаежных лесов до степи; домовый воробей, сизый голубь, грач, полевой воробей, скворец; 112).

СОПОСТАВЛЕНИЕ КЛАССИФИКАЦИЙ

Классификации, составленные по показателям численности и количеству трансформируемой позвоночными энергии, в целом похожи, хотя первая из них состоит из двух зональных рядов (систем) населения суши и водно-околоводных сообществ, а вторая – из трех. В последней население суши делится на две системы незастроенной и застроенной части. При анализе по численности население поселков имеет весьма сходный облик с сообществами окружающих ландшафтов. В какой-то мере это связано с некоторым недостатком данных по мелким млекопитающим. Зверьки (из-за невозможности отлова сходным методом в строениях, где преимущественно обитают синантропные виды) представлены в основном видами-посетителями, живущими постоянно в окрестных местообитаниях. Птицы-синантропы держатся в основном вне строений и хорошо учитываются. В результате население всех поселков по численности входит в те же типы, что

и их окружение, и поэтому не отражено в классификации. При анализе по энергетическим показателям оценка значимости птиц резко возрастает, а мелких млекопитающих и особенно земноводных по сравнению с ними – уменьшается. В итоге представления о населении поселков приближаются к биоценотическим и специфика их сообществ отражается лучше, чем по численности.

Таким образом, население поселков от арктических тундр до лесотундры формируется только из видов-посетителей и почти не имеет синантропной специфики. От таежных подзон до степи население селитебных территорий отнесено к отдельным типам. При этом, начиная от подтаежных лесов, из этих типов формируется самостоятельная система сообществ незастроенной суши, представленная, правда, единственным типом.

В системе населения незастроенной суши по классификации, составленной по энергетическим показателям, лесотундровый и лесной типы, выделявшиеся по численности, объединяются в единый бореальный тип населения. В этот же тип теперь входят сообщества степных сосновых боров, по численности относившиеся к степному типу. Подтип населения сосновых, темнохвойно-сосновых, березово-сосновых лесов и верховых болот, неделимый ранее, делит

ся на сообщества лесов и лесостепных рямов, а также верховых болот (отдельно средней тайги и южных подзон лесной зоны). Сообщества степных займищ, ранее входившие в лесной тип, более сходны с населением озер и малых рек лесостепи и степи за счет сходства с сообществами озерных сплавин и устьевых займищ. Значительны различия в объеме степного типа. По энергетике в него входят сообщества внепойменных лугов, степей и полей не только степной зоны, как в классификации по численности, но и лесостепной, входившие в лесной тип населения. Все эти отличия связаны в основном с большей значимостью птиц в энергетическом балансе сообществ. Следует отметить также, что представление об объеме некоторых типов и подтипов населения по энергетике стало более общим, т. е. имело меньшее число отклонений от обобщенных представлений, чем по численности.

К сожалению, в литературе есть лишь одна классификация, выполненная по населению птиц и млекопитающих по территории, включающей Западную Сибирь [16]. Она составлена по лесотундре, лесной и лесостепной зонам Сибири и Дальнего Востока. По сравнению с нашей классификацией она не содержит данных по земноводным, но в ней учтены сведения по крупным зверям (от бурундука и крупнее). Поэтому мы сравниваем с ней нашу классификацию по энергетическим показателям, где значение земноводных при разделении на таксоны менее существенно, чем по численности.

Принципы этих классификаций существенно отличаются. Наша выполнена по сходству населения на основании расчетов. При этом типами населения считались группы вариантов первого разбиения. По смыслу и территориально они почти совпадают с понятием типа растительности (лесной, луговой, степной), хотя включают в себя и иные, но похожие варианты сообществ, например, лесной тип может включать население облесенных низинных болот, а степной – полей в том случае, если их сообщества сходны. Типы объединяются в системы, если по максимальному или значимому сходству они следуют друг за другом, образуя зональные ряды (например, на незастроенной суше тундровый тип может сменяться лесотундровым, затем лесным и степным). Системы, как правило, состоят из более похожих между со-

бой типов и менее похожих на типы других систем, например незастроенной суши и водно-околоводных сообществ. В рядах по Западной Сибири, как правило, прослеживается ослабление сходства между северными и более южными типами. Это позволяет выделить внутри рядов надтиповые группировки (группы типов).

Типы тем же способом, что и вся совокупность, дорабатываются на подтипы, затем на классы, а иногда и подклассы. При всех разделениях по сходству в объединившихся в группы вариантах ищется фактор среды (или их сочетание), одинаково проявляющийся на территории, где проведены учеты животных. Эти факторы, или режимы, не должны также проявляться на территории, занятой другой выделившейся группой. Например, совокупность по сходству сообществ разделилась на три группы. В первую вошло население лесов, в другую – открытых местообитаний, в третью – мозаичных, где лесные участки сочетаются с открытыми, т. е. разбиение совпадает с изменением облесенности. Это и является объяснением разбиения и основанием для названия таксонов.

Следует отметить, что сравнение нашей классификации и выполненной Н. Ф. Реймерсом [16] из-за различий в принципах их составления, в объеме проанализированных групп животных и площади территорий, к которым они относятся, некорректно. Оно правомерно лишь в контексте: в какой степени обе классификации учитывают дисперсию населения земноводных, птиц и мелких млекопитающих, оцененную по энергии существования видов на территории Западной Сибири в виде матрицы коэффициентов сходства. Поэтому суждения о том, какая из классификаций лучше или хуже, неуместны.

Н. Ф. Реймерс делил всю совокупность населения птиц и млекопитающих вместе с растительностью. Сначала он экспертно (умозрительно, не прибегая к расчетам) выделял элементарные фаунистические комплексы геоботанических таксонов по сходству фауны, степени доминирования и пребывания животных. Анализируя их сходство (тоже умозрительно), он пришел к выводу, что фаунистические комплексы, территориально относящиеся к одной геоботанической формации, более сходны между собой, чем с комплексами другой формации.

На этом основании автор выделяет зооформации (население геоботанических формаций). Далее, тоже экспертно, он убедился, что населения групп, классов и типов растительных формаций внутри себя тоже более похожи, чем на сообщества других формаций, и т. д. Таким образом, автор утверждает, что геоботаническое деление от растительной формации и выше совпадает с фаунистическим (типолого-зоогеографическим). Зооформации Н. Ф. Реймерс делит по сходству на территориальные варианты, а их, в свою очередь, на экологические варианты, например по возрасту насаждений, и различает образуемые вариантами природно- и антропогенно-сукцессионные ряды. Итак, автор убежден, что все границы таксонов геоботанической классификации совпадают с границами животного населения, рассматриваемого вместе с растительностью. Это фактически равнозначно навязыванию геоботанических границ животному населению, поскольку степень их совпадения не оценена количественно. На уровне формаций, как пишет Н. Ф. Реймерс, контуры геоботанической и зоогеографической карт максимально приближаются друг к другу, в то время как у нас это условно принято только на уровне наименьшей единицы рассмотрения (ландшафтного урочища выделяемого типологически по растительности). Таким образом, аксиоматически Н. Ф. Реймерс считает границы растительной формации и животного населения совпадающими, хотя и не везде, например в лесостепи и поймах рек.

Наши расчеты не подтверждают этого. Номинально тип зооформаций Н. Ф. Реймерса близок к типу населения нашей классификации, который, правда, нередко проникает на территорию, занимаемую иным типом растительности, т. е. границы их не совпадают. Группа зооформаций и зооформация в какой-то мере соответствуют иногда рангу подтипов и классов населения в нашем понимании, границы которых нередко совпадают с отличиями в составе лесобразующих пород. Границы класса формаций на наших данных не выявляются. Проявление территориальности вариантов формаций в нашей классификации прослеживается в ранге надтиповых группировок. Таким образом, при некотором сходстве в наборе факторов среды и их сочетаниях (природно-антропогенных режимах) в рассматриваемых классификациях существенно

различается иерархия их значимости. Кроме того, классификация Н. Ф. Реймерса внешне логически стройнее нашей, поскольку иерархия в ней больше соответствует общности признака, а не силе и общности одновременно, как у нас. Наше объяснение разделения на группы не совпадает с каким-то одним фактором или признаком, например типом растительности, а включает, как правило, сочетание факторов, иногда очень различных, но приводящих в итоге к формированию сходных сообществ.

При более подробном сравнении прежде всего обращает на себя внимание отсутствие в классификации Н. Ф. Реймерса понятия системы населения (незастроенной или застроенной суши и водно-околоводных сообществ) и надтиповых группировок, т. е. соответствующие типы населения (лесотундры, лесов, лесостепи, долин, водоемов, поселков и т. д.) равнозначны и не объединены им в зональные ряды, которые лишь на уровне территориального варианта делятся на северную и южную (срединную) части. Таким образом, зональности на незастроенной суши, в поселках и водно-околоводных сообществах придаётся разный и меньший ранг, чем прослеживается в нашей классификации.

В тексте и на карте отображена лишь часть Западной Сибири – от лесотундры до лесостепи включительно. Поэтому первым рассматривается лесотундровый тип населения, в который входят сообщества тундр и лесов этой подзоны. В нашей классификации имеется лишь лесотундровый подтип бореального типа, но в него входит население лесотундровых и северотасежных лесов, редколесий и поселков. Сообщества тундровых местообитаний относятся к субарктическому тундровому типу. Последнее расхождение связано с тем, что на карте Н. Ф. Реймерса тундры не отображены, хотя в тексте оговорены значительные отличия их населения от остальной части лесотундры. Таким образом, фактическое отличие сводится к рангу (тип-подтип) и объему (включены или не включены сообщества лесов и редколесий северной тайги и лесотундровых поселков).

Лесной тип населения по Н. Ф. Реймерсу ближе всего к бореальному в нашем понимании, хотя он меньше по объему (не включает лесотундровых, лесостепных и долинных вариантов). Автор выделяет класс населения хвой-

ных лесов, который не имеет аналогов в нашей классификации. Группы зооформаций темнохвойных лесов и их ближайших производных ближе всего к подтипу 3.3 нашего деления, хотя объем его иной. Так, в нашей разбивке в него не входят сообщества северотаежных лесов, но включено население облесенных низинных болот средней и южной тайги, южно-таежных мелколиственных лесов и полей-перелесков. Эти сообщества отнесены Н. Ф. Реймерсом соответственно к болотному и лесостепному типам населения и группе зооформаций мелколиственных лесов. Группа зооформаций лиственных лесов (вариант северотаежных редкостойных) в нашем случае не выделяется в самостоятельный таксон, а входит в подтип лесотундровых и северотаежных лесов, редколесий и поселков (в класс северотаежных). Группа зооформаций сосновых лесов делится на два варианта – северных и южных (в нашей интерпретации – северной и срединной надтиповой группировки). Первый из них в нашем случае относится к “лесотундровому” подтипу бореального типа, а второй образует самостоятельный подтип вместе с населением верховых болот, от средней тайги до лесостепи и среднетаежных мелколиственных лесов. Группа зооформаций мелколиственных лесов единого таксона в нашей классификации не образует. Более богатые южно-таежные сообщества ближе к населению темнохвойных лесов, а более бедные среднетаежные – к сообществам сосновых лесов. Население подтаежных и лесостепных мелколиственных лесов наиболее сходно с сообществами пойм крупных рек.

Лесостепной тип населения Н. Ф. Реймерса разделился по нашей классификации между рядом подтипов и классов, которые далеки по объему от деления на варианты зооформаций. То же следует сказать и про болотный тип населения. Н. Ф. Реймерс пишет о необходимости и одновременно невозможности деления сообществ болот по обводненности, закустаренности и трофности и делит их только по зональной принадлежности (лесотундровые и северотаежные, с одной стороны, и более южные – с другой). Наше деление более дробное и совпадает с различиями, связанными с трофностью, облесенностью и особенностями растительности. Меньшая дробность классификации Н. Ф. Реймерса оговорена им и

связана с привязкой к карте масштаба 1 : 10 000 000.

Следующий тип населения свойствен рекам и речным долинам (фактически рекам, мелким озерам, речным поймам и надпойменным лугам) и делится на северную и южную части (лесотундрово-северотаежную и более южную). По нашей классификации такие сообщества суши входят в подтипы бореального типа населения (3.10 и 3.11); объем второго подтипа больше, чем у Н. Ф. Реймерса. Он включает население подтаежных и лесостепных мелколиственных лесов и полей-перелесков, а также лесостепных низинных болот. Сообщества лесостепных внепойменных лугов входят в степной тип населения. Население рек и мелких водоемов по Н. Ф. Реймерсу тоже делится на северную и южную части, а в нашей классификации относится к системе (ряду) водно-околоводных сообществ и также делится на северную и более южную части, хотя граница между ними проходит южнее (северотаежные варианты входят в срединную подтиповую группировку, а лесотундровые вместе с тундровыми – в северную).

Население побережий крупных озер и морей Н. Ф. Реймерс выделяет в отдельный тип населения. В нашей классификации эти сообщества тоже выделяются в отдельный тип в пределах тундры и лесотундры, а более южные образуют единый тип с сообществами рек и мелких водоемов.

Отдельным типом населения Н. Ф. Реймерс считает сообщества поселков, деля их на северные (лесотундры и северной тайги) и более южные (лесной зоны и лесостепи). В нашей классификации прослеживается иное деление. Население поселков с севера до северной тайги включительно сходно с сообществами окружающих ландшафтов и образует с ними единые типы. Средне- и южно-таежные поселки образуют отдельный тип населения, входящий в систему сообществ незастроенной суши, и лишь от подтаежных лесов до степи включительно формируется специфическое население ранга типа.

Таким образом, рассмотренные классификации существенно отличаются, при этом умозрительная и в значительной степени гипотетическая классификация, составленная Н. Ф. Реймерсом, менее дробна, в ней не отражены взаимопроникновения разных типов и подтипов населения на нетипичную для них территорию, на-

пример бореального (лесного) на облесенные болота и в лесотундру или лесотундрового подтипа в пределы северной тайги. Однако в них много общего. Информативность обеих классификаций в расчете на варианты сообществ Западно-Сибирской равнины (без тундровой и степной зон) составляет 23 и 43 % учтенной дисперсии, т. е. соответствие имеющейся выборке классификации Н. Ф. Реймерса почти вдвое меньше, чем нашей. Следует отметить, что при расчетах использовано деление, не только отображенное Н. Ф. Реймерсом в легенде карты и тексте, но и, по возможности, дополнения, согласно приведенной автором «таксономической системе эколого-зоогеографической типологии» (с. 19).

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

На уровне типов населения по численности структура сравнительно проста и представлена двумя зональными системами сообществ суши и водно-околоводных сообществ (рис. 1). Первая состоит из одного ряда, вторая – из двух. Упорядоченность в обеих системах определяется зональностью, хотя и существенно не совпадает с ландшафтными и геоботаническими представлениями о ней. В системе водно-околоводных сообществ в северной части один из рядов определяется отличием населения морских заливов от речного, а в субарктической тундровой части и от озерного. Начиная от лесотундры, «двухрядность» графа, так же как и вертикальные изменения, определяется зональностью. Обращает на себя внимание то, что последний тип населения степных озер и рек, из-за значительного зарастания их, ближе к сообществам суши, чем к своим более северным аналогам. Таким образом, структура населения по численности определяется на уровне типов в основном зональностью, обводненностью и отличием водоемов (морские или континентальные) и водотоков.

По энергетике структура населения наземных позвоночных носит еще более общий характер (рис. 2). Граф состоит из двух параллельных зональных рядов, в первый из которых входит население суши, во второй – водно-околоводные сообщества. Первый ряд внизу графа имеет отклонение, связанное с большей застро-

енностью южной части равнины. По сути, это еще один ряд, усеченный до одного типа. Севернее эти ряды сообществ суши смыкаются в один. Водно-околоводные сообщества образуют один ряд вместо двух, как по численности, что связано с более общим характером классификации из-за увеличения энергетической роли птиц. Отличия северной и срединной группировок в обеих системах по энергетике больше, чем по численности – значимые связи между ними отсутствуют. На уровне подтипа отличия северной и срединной группировок и по численности прослеживаются достаточно четко.

В водно-околоводных сообществах от арктических тундр до южной тайги включительно, в связи с отсутствием сплавин, встречаются только птицы. Начиная от подтаежных лесов, за счет высокой численности на сплавах, лидируют земноводные. На суше в арктическом типе на первые места выходят мелкие млекопитающие и птицы, в субарктическом тундровом типе – только первые, в лесном – земноводные и мелкие зверьки, а в степном, как ни странно, – только земноводные. Последнее связано с их высокой численностью на степных болотах и поливных лугах и полях. По энергетике в арктическом типе населения лидируют мелкие млекопитающие и птицы, в субарктическом тундровом и бореальном – только первые, а в степном – представители всех исследованных групп позвоночных. В синантропном типе населения и водно-околоводных сообществах лидируют исключительно птицы. На уровне подтипов по населению суши как по численности, так и по энергетике прослеживается в общем тот же характер изменений: зональные (подзональные) отличия отображаются вертикальной сменой, а внутризональные (внутриподзональные), как правило – горизонтальной. На этих графах (рис. 3–4) отражено подтиповое деление сообществ только по ландшафтам незастроенной суши.

Структура населения птиц по сравнению с таковой по всем позвоночным более дробна [1]. По незастроенной суше кроме тех же арктического и субарктического тундровых и степного типов населения выделяются еще типы: лесотундровый, лесной, верхово-болотный, болотно-соровый и лесостепных паров. По населению в целом все они, кроме паров, по энергетике входят в бореальный тип, а сообщества лесостепных паров – в степной. По численности лесотундровый тип

Типы населения
незастроенной суши водно-околоводные

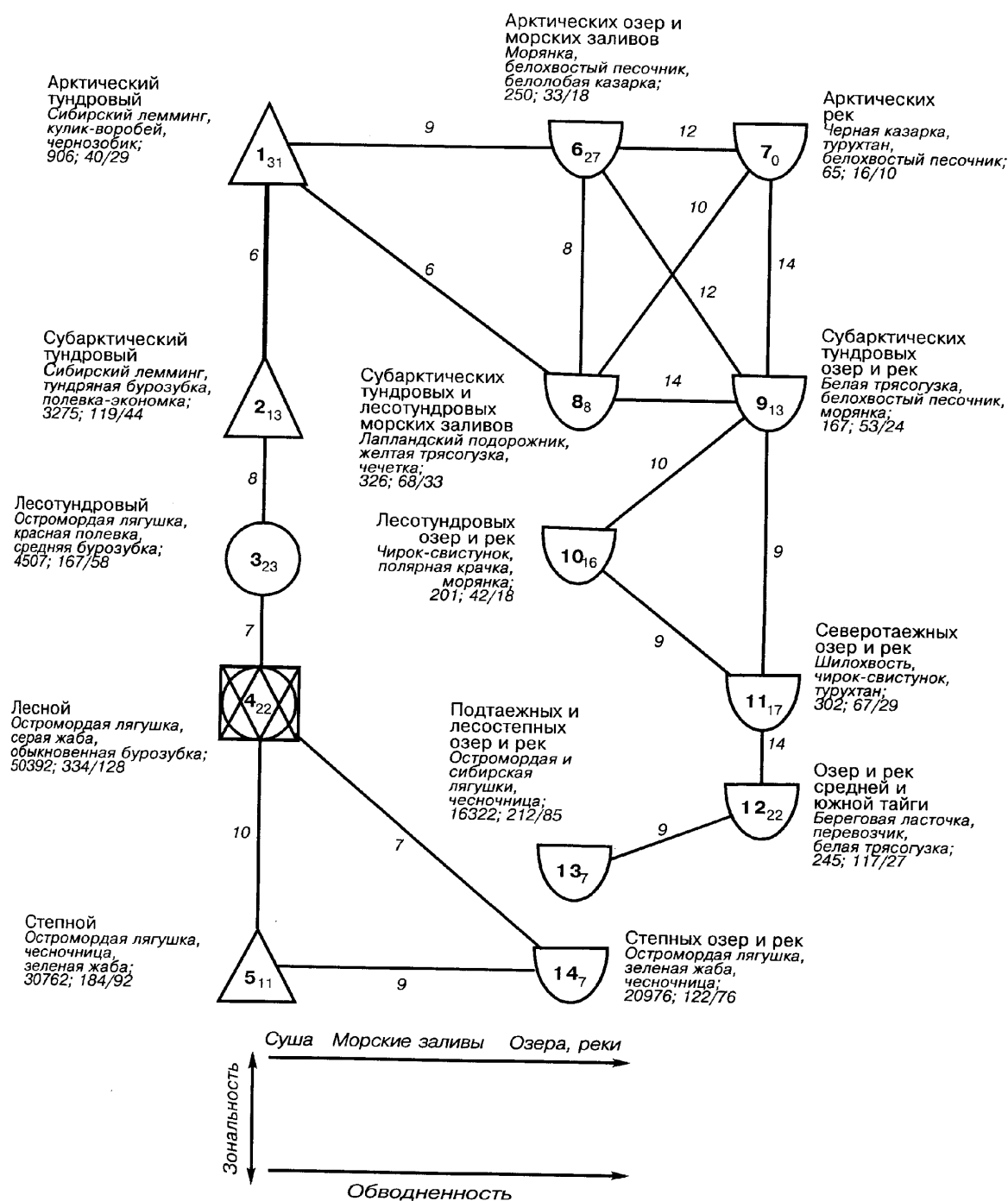


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины, 16 июля – 31 августа 1959–1997 гг. (по численности).

Индексами у номеров таксонов обозначено сходство внутри таксонов, у связей между значениями – между ними. Запороговые связи даны прерывистой линией. Рядом со значком таксона приведены три первых по численности вида, плотность населения, число всех встреченных и фоновых видов.

На схемах 1 и 2 квадратами обозначены таксоны с преобладанием сообществ лесов, кружками – тех местообитаний, где облесенные участки чередуются с открытыми, треугольниками – открытых местообитаний (основанием вниз – обедненных по продуктивности, а вверх – богатых), а полукольцом – водных местообитаний.

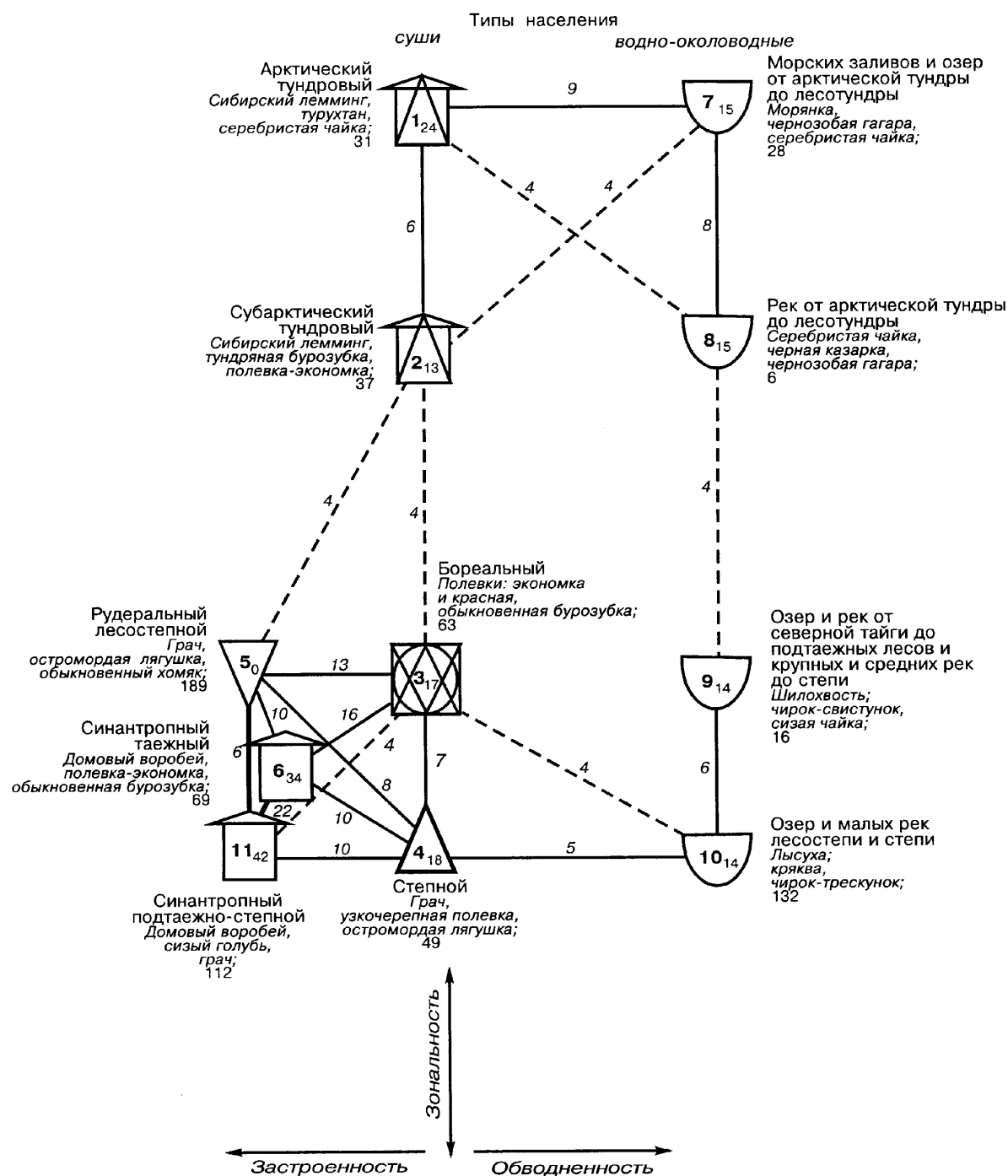


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины, 16 июля – 31 августа 1959–1997 гг. (по количеству трансформированной энергии).
Условные обозначения те же, что на рис. 1.

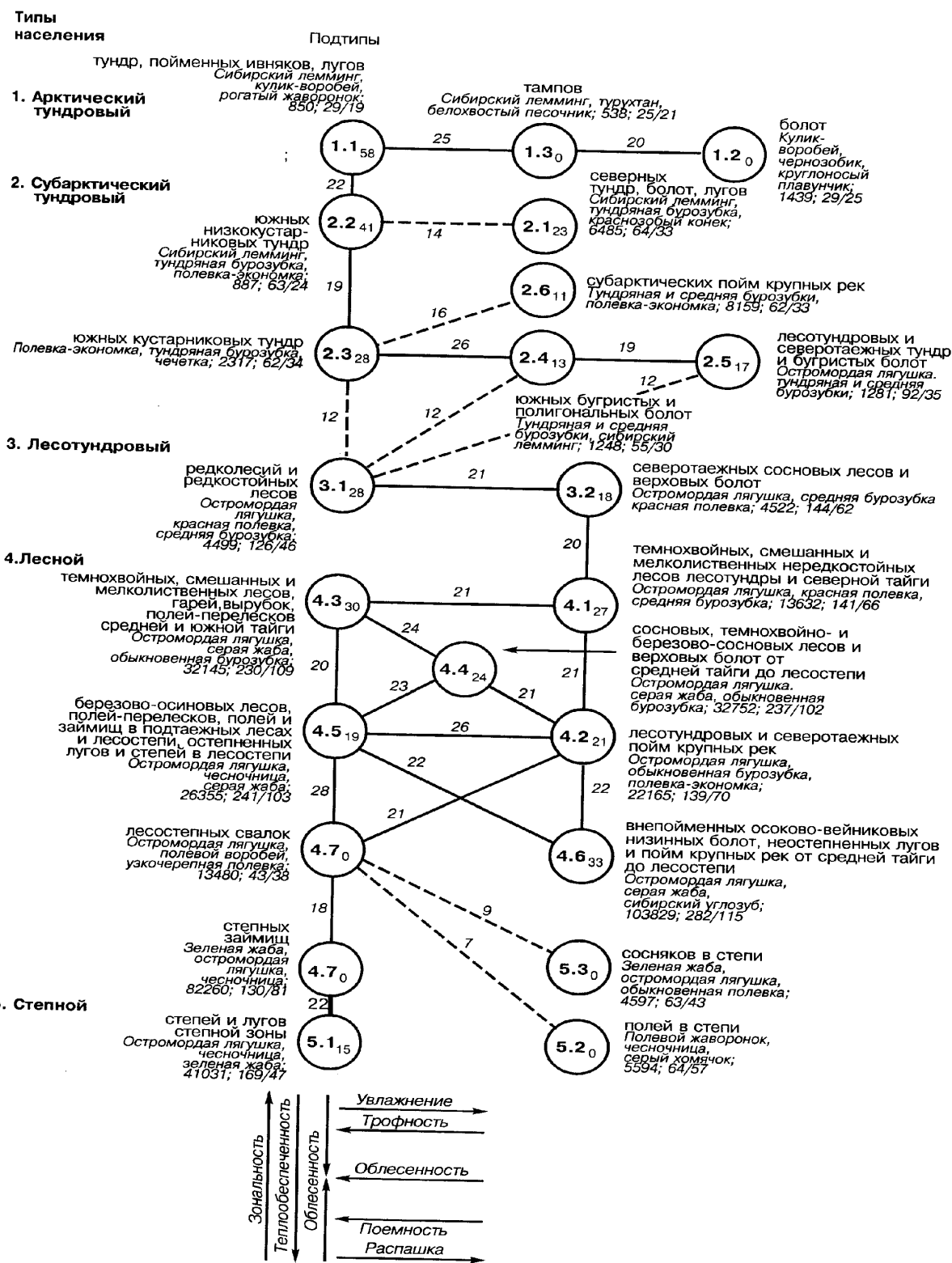


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных ландшафтов незастроенной суши Западно-Сибирской равнины, 16 июля – 31 августа 1959–1997 гг. (на уровне подтипа населения по численности).

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Типы
населения

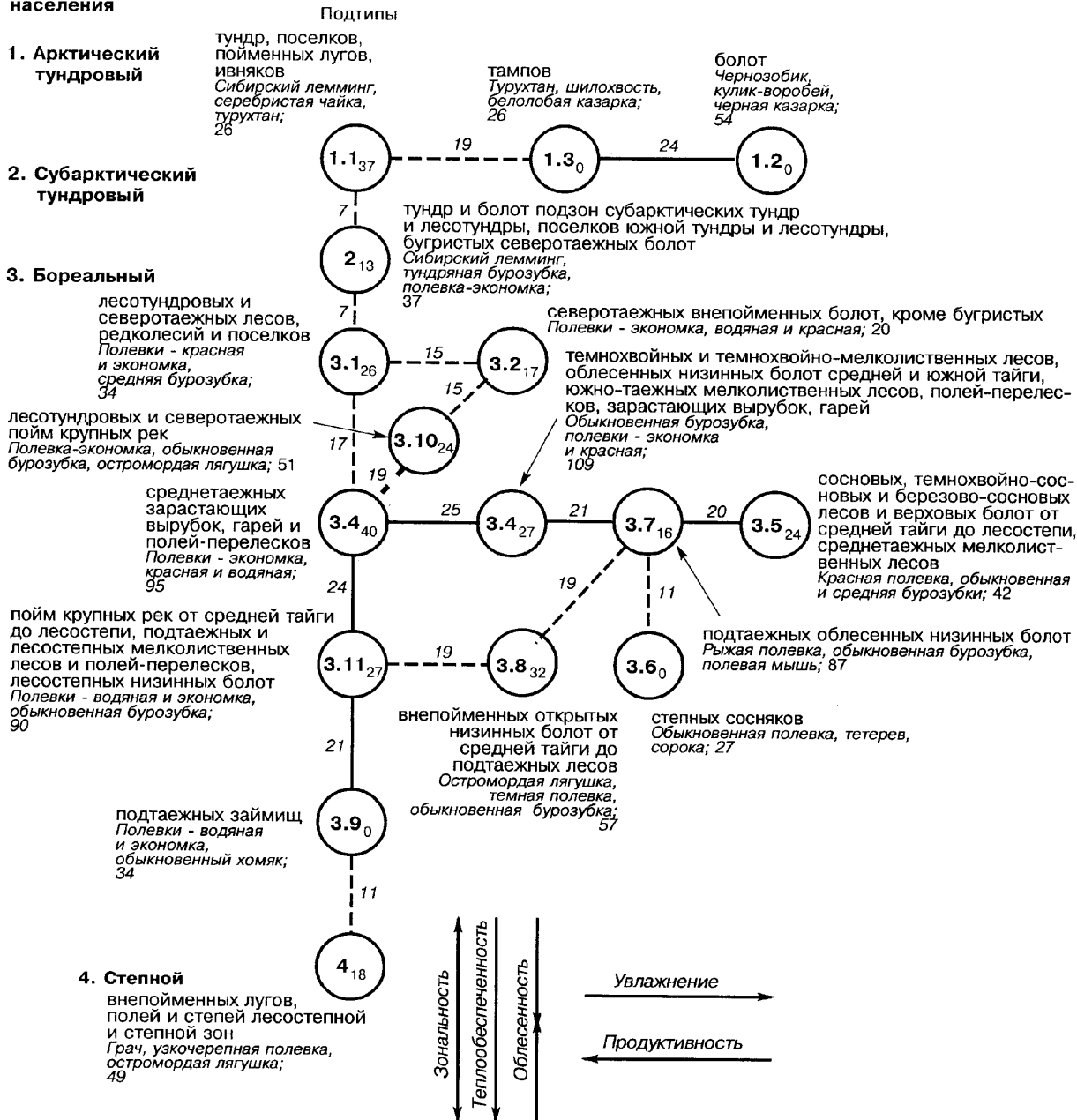


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных ландшафтов незастроенной суши Западно-Сибирской равнины, 16 июля – 31 августа 1959–1997 гг. (на уровне подтипа населения по количеству трансформируемой энергии).

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

еще сохраняет свою самостоятельность. По застроенной суши в населении птиц прослеживаются три типа населения, а по энергетике – всего один. По численности синантропное население позвоночных не образует типов. Количество типов водно-околоводных сообществ по птицам меньше, чем для всех позвоночных как по численности, так и энергетике.

По мелким млекопитающим число типов в структуре населения³ равно таковому по численности всех позвоночных, а по энергетике превышает его на один тип за счет объединения

³Следует отметить, что расчеты отдельно по мелким млекопитающим [4] выполнены по относительным данным, но это не может привести к существенным различиям.

лесотундрового и лесного типов населения. Правда, по мелким млекопитающим имеются лесостепной тип и единый тундровый тип сообществ. По всем позвоночным последний делится на два самостоятельных типа (арктический и субарктический), а лесостепной отсутствует вообще. По численности всех позвоночных эти варианты населения входят в лесной тип, а по энергетике сообщества облесенных пойменных и болотных ландшафтов этого типа отходят к бореальному типу, а внепойменных лугов, степей и полей – к степному. По мелким млекопитающим по структурному графу прослеживается влияние не только зональности, но и облесенности, состава лесобразующих пород, увлажнения, заливания в половодье и провинциальности. По всем группам позвоночных в сообществах суши по численности проявляется влияние только зональности, а по энергетике – еще и застроенности.

Структура земноводных по сравнению со всеми позвоночными не только более дробна, но и сформирована совершенно иначе. Во-первых, в ней четче прослеживаются провинциальность и особенности распределения доминирующих видов – остромордой лягушки и серой жабы [5]. При этом лимитирование по весьма различным факторам среды может приводить к высокому сходству сообществ в совершенно различных условиях по увлажнению, теплообеспеченности и кормности. Это приводит к влиянию зональности лишь в макроплане – сходное население может сформироваться в одинаково

влажных местообитаниях, но отличающихся по кормности или теплообеспеченности, и наоборот, различное в близких по кормности, по различающихся по другим факторам. Это связано в основном с бедностью видового состава земноводных, их высоким экологическим сходством и абсолютным доминированием в населении 1–2 видов, в то время как другие группы позвоночных в видовом и экологическом отношении более разнородны, четче и постепеннее реагируют на весь комплекс ландшафтных условий, а не на отдельные факторы среды.

СОПОСТАВЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ГРАНИЦ НАСЕЛЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ С ЛАНДШАФТНЫМИ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИМИ

Ландшафты обычно подразделяют на три группы: незастроенной суши, селитебные и промышленные, а также водные (табл. 1). Растительность можно делить на водную, рудеральную, агроценозы и естественную растительность суши, которая обычно делится на плакорно-зональную, болотную и пойменную. Население позвоночных делится на три классификационные зональные системы (в структуре – ряда): незастроенной суши, селитебных и промышленных ландшафтов и водно-околоводных сообществ. Каждая из этих систем делится на три надтиповые группировки: северную, срединную и не представленную на Западно-Сибирской равнине – южную [15]. Границы этих группировок не совпадают не только с геобота-

Т а б л и ц а 1
Системы ландшафтов, растительности и животного населения равнин в пределах арктических и умеренных широт

Таксоны	Объект систематизации			
	Ландшафты	Растительность	Животное население и его надтиповые группировки	
Системы	Незастроенной суши	Плакорно-зональная Болотная Пойменная Агроценозов	Незастроенной суши	Северная Срединная Южная
	Селитебные и промышленные	Декоративная и рудеральная	Селитебных и промышленных ландшафтов	Северная Срединная Южная
	Рудеральные	Рудеральная	Рудеральных ландшафтов	Северная Срединная Южная
	Водные	Водная	Водно-околоводное	Северная Срединная Южная

ническими и ландшафтными, но и по разным группам животных (табл. 2). Так, геоботаники по растительности делят территорию Западно-Сибирской равнины на три зоны: степную, бореальную и тундровую [10], а ландшафтоведы – на пять: степную, лесостепную, лесную, лесотундровую и тундровую [17]. Деление на зональные типы населения позвоночных в целом по незастроенной суше по численности номинально ближе к ландшафтному делению, а по энергетике – к геоботаническому. Правда, границы зон и зональных типов населения не совпадают. В частности, по численности отсутствует лесостепной тип, но зато тундровых – два, при одной единой тундровой ландшафтной и геоботанической зоне. По энергетике бореальный тип населения проникает в степную зону, а тундровых типов два, как и по численности. Следует отметить, что границы населения птиц не совпадают и по I, и по II половинам лета.

В животном населении ближе всего к понятию зон представления о надтиповых группировках. Более или менее четкая граница северной и срединной из них проходит по позвоночным в целом и мелким млекопитающим в пределах лесотундры и северной тайги, при этом по численности и по энергетике прослеживается взаимопроникновение субарктического тундрового типа населения в лесотундру по тундровым участкам и даже в северную тайгу в пределы полосы редкостойных лесов по бугристым болотам. По птицам эта граница однозначно проходит между северной и средней тайгой. По земноводным ее целесообразнее проводить еще севернее – между южными подзонами кустарниковой и кустарничковой тундр.

Таким образом, как ни парадоксально, граница северной и срединной надтиповых группировок севернее всего проходит по земноводным, несколько южнее – по мелким млекопитающим и значительно южнее – по птицам. А, казалось бы, в связи с подвижностью и степенью пойкилотермности, севернее всего должны проникать птицы, а южнее всего – земноводные. Обратная в этом плане картина связана не с проникновением птиц и мелких млекопитающих к северу, а, наоборот, с проникновением северных видов к югу. Так, тундровые и лесотундровые (гиноарктические) виды птиц по обилием северотаежным болотам, физиономически похожим на тундры, и разреженным

лесам проникают далеко к югу вплоть до южной границы северной тайги. Тундровыми видами мелких млекопитающих можно считать только леммингов – сибирского и копытного. Они предпочитают суходолы и не проникают к югу так далеко, как птицы, ни по болотам, ни по облесенным участкам. С этим и связан лесной характер населения мелких млекопитающих в северной тайге и лесотундре. С. С. Шварц [18] считает, что южная граница распространения субарктических видов млекопитающих определяется конкурентным давлением лесных видов. Последние, с его точки зрения, проникают к северу примерно до той же широты до тех пор, пока фенологически успевают не только завершить размножение в течение короткого северного лета, но и так, чтобы сеголетки успели принять участие в размножении в тот же год. Субаркты же, способные к размножению под снегом, не испытывая давления “южан”, могут освоить тундровые ландшафты, используя зеленые корма – вегетативные части растений в замороженном состоянии, ушедшие под снег. Что касается земноводных, то они еще встречаются в южных кустарниковых тундрах, хотя почти столь же резкий перепад в населении прослеживается между средней и северной тайгой, а также лесотундрой и тундрой.

На уровне типов наиболее дробное деление свойственно населению птиц и меньшее – мелких млекопитающих и земноводных, при этом в срединной группировке их разнообразие выше, чем в северной.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

При оценке силы и общности связи неоднородности населения всех трех групп позвоночных Западно-Сибирской равнины и структурообразующих факторов среды по энергетике наиболее значимым оказалось влияние зональности (табл. 3). Несколько меньше связь с такими тесно скоррелированными факторами, как облесенность и состав лесообразующих пород, а также с увлажнением и обводненностью. Остальные факторы менее значимы. Множественная оценка связи за счет корреляции факторов составляет 57 % дисперсии. Информативность режимных (структурных и классификационных) представлений равна 39 и 48 %, а

Таблица 2
Границы районов и типов наземных позвоночных, ландшафтных и геоботанических зон Западно-Сибирской равнины

Зоны геоботанические	Степная				Бореальная				Тундровая									
Зоны ландшафтные	Степная		Лесостепная		Лесная				Лесотундровая		Тундровая							
Подзоны	Южная	Северная	Южная	Северная	Подтаежные леса	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга	Редколесья	Кустарниковые тундры	Субарктическая Южная	Северная	Арктическая					
Типы населения (для земноводных-районы)	Степной		Л е с н о й										Субарктический тундровый		Арктический тундровый			
Наземных позвоночных: по численности																		
по энергетике	Степной		Б о р е а л ь н ы й										Субарктический тундровый		Арктический тундровый			
мелких млекопитающих	Степной		Лесостепной		Л е с н о й								Лесотундровый		Т у н д р о в ы й			
земноводных	Степной западный	Западный лесостепной	Северо-восточный южно-таежно-лесостепной										Средне-таежный		Лесотундровый		Т у н д р о в ы й	
	Степной восточный												Северо-таежный					
птиц во 2-й половине лета	Степной		Озерно-займищный		Л е с н о й								Субарктический тундровый		Арктический тундровый			
птиц в 1-ой половине лета	Степной		Л е с н о й		Л е с н о й								Лесотундровый		Т у н д р о в ы й			
			Л у г о в о й															
	Лесостепной		Черных паров		Верхово-болотный пойменный болотно-соровый													

граница северной и срединной надтиповых группировок (зон) животного населения

Таблица 3

Оценка силы и общности связи факторов среды с изменчивостью населения наземных позвоночных Западной Сибири, вторая половина лета 1959–1993 гг.

Фактор, режим	Учетная дисперсия, %				
	Наземные позвоночные		птицы	По численности	
	по энергетике	по численности		мелкие млекопитающие	земноводные
Зональность, подзональность	26	20	41	31	15
Облесенность	25	14	27	22	4
Состав лесообразующих пород	22	15	16	19	5
Увлажнение, обводненность	16	13	7	3	0,9
Продуктивность, кормность	7	5	4	4	2
Антропогенное влияние, в том числе:	6	1	2	2	2
застроенность	5	0,6	1	0,4	1
распашка	2	0,7	0,5	1	1
Мезорельеф	3	3	3	1	2
Провинциальность	3	0,7	3	1	1
Все факторы	57	41	62	45	23
Все режимы по классификации	48	39	61	27	13
Все режимы по структуре	39	37	61	37	13
Все факторы и режимы, в целом	59	50	69	47	24
и пределы	57–61	46–53	67–70	43–52	23–26

всеми факторами и режимами можно объяснить 59 % дисперсии коэффициентов сходства. По численности сохраняется та же иерархия факторов, хотя информативность связи почти везде существенно ниже. В целом по всем факторам при переходе от энергетических показателей информативность уменьшилась почти в полтора раза, а по факторам и режимам вместе – на 9 %.

Таким образом, информативность представлений о связи изменений населения позвоночных и неоднородности среды по энергетике выше, чем по численности, т. е. первые из оценки больше совпадают с ландшафтно-пейзажной неоднородностью территории.

Сравнения по отдельным группам и всем рассмотренным животным вместе показало, что общие оценки информативности ниже, чем по птицам, но выше, чем по мелким млекопитающим и земноводным. По мелким млекопитающим это связано со значительными годовыми колебаниями их численности, а по земноводным – с зависимостью попадания сеголеток от близости канавок к водоемам выплода. Последнее не может быть объяснено ландшафтно-пейзажными характеристиками среды. Кроме того, математическая неопределенность оценки сходства нулевых вариантов населения, часто встречающихся у земноводных, приводит к занижению оценки силы связи неоднородности

их сообществ и среды [5]. Оценки связи неоднородности сообществ с отдельными факторами по энергетическим показателям выше, чем по численности, как в целом по населению, так и, как правило, по сравнению с отдельными группами животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, можно констатировать, что пространственно-типологические классификации населения позвоночных по численности и количеству трансформируемой ими энергии сходны, хотя в последнем случае упорядочение имеет более общий и закономерный характер. Оценки силы и общности связи неоднородности населения и факторов среды по энергетическим показателям выше, чем по численности, как в целом, так и, как правило, по отдельным группам животных. Однако множественная оценка по всем факторам среды, а также в целом по природно-антропогенным режимам по орнито-комплексам наиболее высока. Несмотря на сходство наборов структурообразующих факторов среды, границы классификационных таксонов не совпадают по разным группам животных, а также с ландшафтным и геоботаническим делением. При этом ландшафтных и геоботанических зон на Западно-Сибирской равнине больше, чем число надтиповых группиро-

вок (ранга зон) у наземных позвоночных. Границы между надтиповыми группировками сообществ земноводных проходят значительно севернее, чем мелких млекопитающих и особенно птиц, что связано с проникновением тундровых и лесотундровых птиц к югу, по сравнению с аналогичными видами мелких млекопитающих. Среди земноводных таких видов вообще нет.

Исследования, послужившие основой для данной публикации, поддержаны РФФИ и Итерационным проектом СО РАН № 10.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1994, 1: 4, 303–320.
2. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., Там же, 1995, 2: 2, 110–121.
3. Ю. С. Равкин, В. А. Юдкин, Л. Г. Вартапетов и др., *Вопросы орнитологии*, Барнаул, 1995, 165–172.
4. Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, Л. Н. Ермаков и др., *Успехи совр. биологии*, 1997, 117: 6, 738–755.
5. Ю. С. Равкин, В. В. Панов, Л. Г. Вартапетов и др., *Вопросы экологии и охраны позвоночных животных*, Киев–Львов, 1998, 2, 49–77.
6. Yu. S. Ravkin, L. G. Vartapetov, V. A. Yudkin et al., *Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines*, M., Pensoft, 1995, 74–87.
7. Yu. S. Ravkin, V. V. Panov, L. G. Vartapetov et al., *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*, vol. 1, Sofia–Moscow, Pensoft Publishers, 1996, 67–90.
8. Ю. С. Равкин, *Зоол. журн.*, 2002, 81, 1166–1184.
9. Ю. С. Равкин, И. В. Лукьянова, *География позвоночных южной тайги Западной Сибири*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
10. Карта "Растительность Западно-Сибирской равнины". Главное управление по геодезии и картографии при СМ СССР, 1976.
11. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69–130.
12. Р. Л. Наумов, *Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края*, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
13. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, *Количественные методы в экологии животных*, Л., 1980, 113–115.
14. Ю. С. Равкин, В. И. Шадрин, *Фауна, экология и зоогеография позвоночных и членистоногих*, Новосибирск, 1989, 3–9.
15. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, С. П. Миловидов и др., *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.*, Минск, 1991, 133–134.
16. Н. Ф. Реймерс, *Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири*, М.–Л., Наука, 1966.
17. В. М. Чупахин, *Основы ландшафтоведения*, М., Агропромиздат, 1987.
18. С. С. Шварц, *Тр. Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР*, Свердловск, 1963, 1: 33.

Spatial-Typological Structure and Organization of Populations of Terrestrial Vertebrates of West Siberia (Amphibians, Birds and Small Mammals)

Yu. S. RAVKIN, L. G. VARTAPETOV, V. A. YUDKIN, I. V. POKROVSKAYA, K. V. TOROPOV, V. S. ZHUKOV, S. M. TSYBULIN, A. K. DOBROTVORSKY, B. N. FOMIN, V. V. PANOV, V. N. BLINOV, T. K. BLINOVA, A. M. ADAM, I. N. BOGOMOLOVA, E. L. SHOR, V. P. STARIKOV, S. A. SOLOVYEV, V. M. ANUFRIEV, A. A. ANANIN, G. M. TERTITSKY

Spatial variations in the population of terrestrial vertebrates of West Siberia are described on the example on amphibians, birds and small mammals on the whole with respect to numbers and the amount of transformed energy. The force and commonness of constraint between the non-uniformity of communities and the environment are estimated. Non-coincidence of geobotanic landscape borders and territorial non-uniformity of various animal taxocenes is demonstrated.