

## Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья

Л. Г. ВАРТАПЕТОВ<sup>1</sup>, А. Г. ЛАРИОНОВ<sup>2</sup>, Н. Н. ЕГОРОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: lev@eco.nsc.ru*

<sup>2</sup> *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН  
678890, Якутск, просп. Ленина, 41  
E-mail: sterkh-yrscu@mail.ru*

Статья поступила 21.05.2015

Принята к печати 21.08.2015

### АННОТАЦИЯ

Основные тенденции территориальных изменений сообществ птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья связаны с различиями в облесенности, продуктивности, заболоченности, закустаренности, обводненности и застроенности их местообитаний и в целом сходны с таковыми на Западно-Сибирской и Центрально-Якутской равнинах, хотя имеются и некоторые различия. Так, только для Западной Сибири характерны типы населения верховых болот и низкопоемных лугов в сочетании с низинными болотами. В Средней Сибири наиболее разнообразны лесные орнитокомплексы, в значительной степени за счет орнитосообществ редколесий и гарей разных стадий зарастания. Только для Центральной Якутии выделен экотонный тип орнитокомплексов. В формировании орнитокомплексов Северного Урала сохраняют значимость облесенность и состав лесобразующих пород, но становится заметным воздействие высотной поясности и связанных с ней продуктивности биоценозов и закустаренности местообитаний.

**Ключевые слова:** классификация и пространственно-типологическая структура населения птиц, средняя тайга, Среднесибирское плоскогорье.

Пространственное разнообразие фауны и населения птиц сибирской тайги и факторы, его определяющие, остаются недостаточно изученными. В частности, статус и внутренняя дифференциация Европейско-Сибирской или Северной фаунистической подобласти – одна из наиболее трудных проблем зоо- и орнитогеографии Палеарктики [Чернов, 2008]. В этой подобласти существует долготный Енисейский фаунистический рубеж, который

определяется сменой западных видов и подвидов восточными [Рогачева, 1988; и др.]. Вместе с тем признается наличие широтной границы, переходной полосы, на 60–62° с. ш., которая является пределом распространения некоторых гипоарктических видов к югу, а ряда бореальных – к северу [Вартапетов, 1998]. Эта полоса находится в пределах средней тайги и является не только фауногенетической, но и ценотической, связанной с

современными ландшафтно-экологическими и климатическими условиями. Вместе с тем существует гипотеза о двух независимых путях формирования фауны и населения птиц в тайге Палеарктики: южном горном и северном равнинном [Сазонов, 2004]. Согласно этой относительно новой гипотезе, темнохвойные формации (и их орнитокомплексы), более древние, в основном сформировались в низко- и среднегорьях южной Палеарктики в контакте с хвойно-широколиственными лесами. Светлохвойные формации (лиственничные и сосновые), включая редколесья (и их орнитокомплексы), прошли преимущественно равнинный, более поздний путь формирования в северной Палеарктике – на не подвергавшихся оледенениям территориях Северо-Восточной Сибири и Берингии. Ранее, основываясь на сведениях об оптимумах ареалов, выделены соответствующие группы южнотаежно-нетаежных и северо-среднетаежных видов птиц, ареалы которых перекрываются в средней тайге [Брунов, 1978]. Впоследствии нами показано, что смена бореальных видов гипоарктическими в сообществах птиц достаточно четко прослеживается в Западной Сибири при переходе от средней тайги к северной, а в Средней Сибири эта граница смещается к югу и близка к рубежу южной и средней тайги [Вартапетов и др., 2003, 2006]. Сплошное распространение вечной мерзлоты в среднесибирской средней тайге приводит к преобладанию лиственничных лесов, редколесий и ерников, в отличие от зональной темнохвойной западносибирской средней тайги. Поэтому хуже адаптированные к таким условиям бореальные виды птиц в Средней Сибири при переходе от южной тайги к средней теряют свое лидирующее положение по численности в орнитокомплексах и уступают его бореально-гипоарктическим и гипоарктическим видам.

Таким образом, средняя тайга Северной Азии оказалась ключевой, но наименее изученной таежной подзоной в орнитогеографическом отношении, особенно в пределах Средней Сибири. Только для отдельных ключевых орнитологических территорий в долинах Средней Лены, Среднего Алдана и на Лено-Амгинском междуречье охарактеризованы сообщества птиц и некоторые форми-

рующие их факторы среды [Борисов, 1987; Ларионов и др., 1991; Брунов, 2001; Вартапетов и др., 2009; Вартапетов, Гермогенов, 2013]. В результате установлено, что локальная изменчивость популяций и сообществ птиц в Центральной Якутии [Вартапетов и др., 2009], как и в долине среднетаежного Енисея [Бурский, 2007], в значительной степени определяется пирогенными и аллювиально-пойменными сукцессиями, включая режимы половодий. Первые результаты более широких обобщений, например, по долине Средней Лены, показали высокую интенсивность расширения ареалов птиц (преимущественно к северу и востоку) и антропогенной трансформации их сообществ [Вартапетов, Гермогенов, 2013]. Поэтому стала особенно необходимой сравнительная оценка пространственного разнообразия орнитокомплексов Средней Сибири в ранге природно-географических провинций. При этом население птиц лучше освоенной Центрально-Якутской равнины оказалось более изученным [Вартапетов, Ларионов, 2014] по сравнению с относительно труднодоступным Среднесибирским плоскогорьем. Опубликованы только сведения о населении птиц периферийных участков этого плоскогорья, расположенных в долинах рек: Среднего Енисея, Нижней Тунгуски, Подкаменной Тунгуски и Средней Лены, а также на Приленском плато [Бурский, 1987; Вахрушев, Вахрушева, 1987; Кузнецов и др., 2007; Рогачева и др., 2008; Егоров и др., 2009]. Таким образом, основная цель данной работы – обобщение всех имеющихся сведений, как упомянутых опубликованных данных, так и неопубликованных материалов авторов этой статьи для получения представлений о пространственном разнообразии населения птиц обширной и ранее почти не исследованной территории средней тайги Среднесибирского плоскогорья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования населения птиц в глубинных районах наименее изученной, восточной части плоскогорья (Западная Якутия) авторы предприняли специальную экспедицию. В ее результате на меридиональном разрезе, с юга на север, вдоль автомобиль-

ной трассы Ленск – Удачный с 10 до 28 июня 2012 г. на семи ключевых участках с учетами птиц с общей протяженностью 165 км обследовано 21 местообитание (ландшафтное урочище). Большая часть этого разреза приходится на среднюю тайгу, от южной до северной ее границы. В сочетании с ранее имеющимися неопубликованными данными авторов и выше упомянутыми опубликованными сведениями для средней тайги Среднесибирского плоскогорья получены весьма представительные по ландшафтно-географическому разнообразию характеристики населения птиц. Всего за 40-летний период, с 1972 по 2012 г. в первой половине лета (с 16 мая по 15 июля) с учетами птиц общей протяженностью около 1500 км обследовано 107 местообитаний. Учеты проводились на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения, с интервальным пересчетом на площадь по группам заметности [Равкин, Ливанов, 2008].

Для классификации населения птиц использовался метод кластерного анализа, который подразделяет множество рассматриваемых объектов (вариантов орнитокомплексов) по их максимальному сходству друг с другом на незаданное число групп [Трофимов, 1978]. В качестве меры сходства использован коэффициент общности Жаккара, модифицированный для количественных признаков [Наумов, 1964]. Крупные группы орнитокомплексов иерархически подразделялись на более мелкие, пока для каждой из них не удавалось установить природный или антропогенный фактор или их сочетание, которые определяют выделение той или иной группы [Вартапетов, 1998]. Основное назначение таких классификаций – установить факторы окружающей среды, связанные с признаками животного населения [Hengeveld, 1990]. Пространственно-типологическая структура установлена на основе максимального сходства между подтипами классификации и отражена на схеме (см. рисунок) в виде взаимосвязанных рядов изменений орнитосообществ. Основные выявленные тенденции (ряды) изменений сообществ птиц сопоставлены с проявлением факторов среды, выбраны самые значимые из них, наиболее полно совпадающие с территориальными изменениями орнитокомплексов. Эти факторы образуют ти-

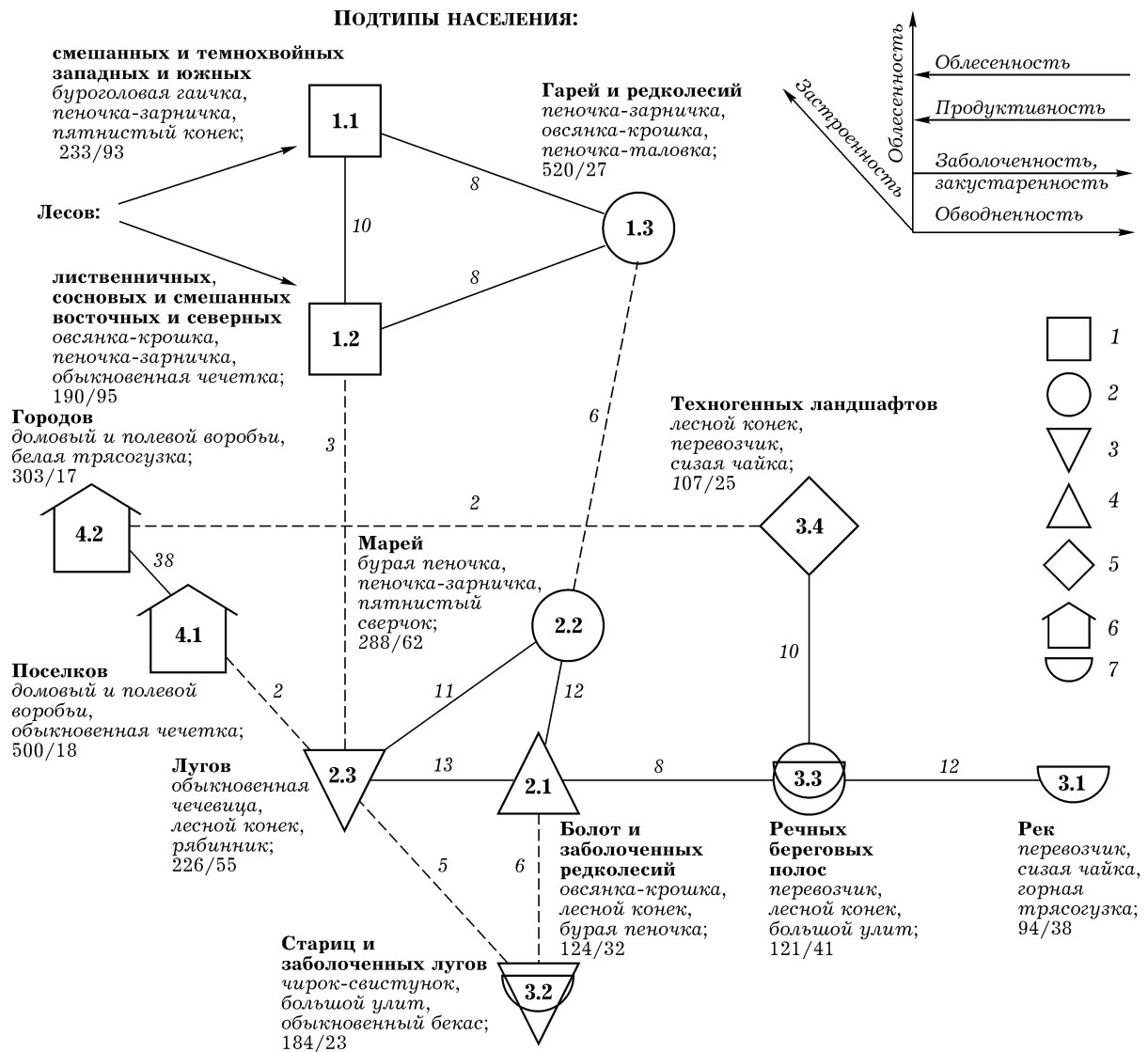
пологическое пространство, в котором ориентируются графическое изображение выявленной пространственно-типологической структуры населения птиц. Пространственная организация (упорядоченность, структурированность) населения птиц оценивалась величиной дисперсии коэффициентов сходства между орнитокомплексами, учтенной факторами и их сочетаниями, выделенными в классификациях [Вартапетов, 1998]. Объединенные классификационные, структурные и организационные представления об исследованных орнитосообществах рассматривались нами как характеристики пространственного разнообразия населения птиц.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате кластерного анализа составлена иерархическая четырехуровневая классификация (тип – подтип – класс – подкласс) населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья. Для каждого таксона классификации в скобках указаны пять наиболее многочисленных видов и их доля (%) в суммарном обилии птиц; плотность населения (ос./км<sup>2</sup>)/биомасса (кг/км<sup>2</sup>); число встреченных видов/из них фоновых; далее приводятся доли основных типов фауны в населении птиц (по числу особей, %). Полученная классификационная схема выглядит следующим образом.

1. Редколесно-лесной тип населения (лесных ландшафтов и редколесий): преобладают (% от суммарного обилия) пеночка-зарничка (11), овсянка-крошка (9), буроголовая гаичка и пятнистый конек (по 5), пеночка-таловка (4); плотность населения – 258 ос. на км<sup>2</sup>/биомасса – 15 кг/км<sup>2</sup>; число встреченных видов – 125/из них фоновых – 43; доля по числу особей (% от суммарного обилия): сибирский тип фауны – 70, китайский – 14, европейский – 9, транспалеаркты – 6).

1.1. Подтип населения преимущественно смешанных и темнохвойных лесов в западной и южной частях подзоны: буроголовая гаичка (9), пеночка-зарничка (8), пятнистый конек (6), овсянка-крошка и белокрылый клест (по 5); 233/14; 93/39; сибирский тип – 66, китайский – 17, европейский – 10, транспалеаркты – 6.



Пространственно-типологическая структура населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья. Подтипы населения птиц: 1 – лесных ландшафтов; 2 – мозаичных и частично облесенных местообитаний; 3 – мезотрофных болот; 4 – лугов; 5 – техногенных ландшафтов; 6 – селитебных ландшафтов; 7 – рек и их побережий.

В значках указаны классификационные номера подтипов населения, между значками – величина связей. Прямые линии соответствуют наиболее значимым связям в обратном масштабе. Более слабые связи указаны пунктиром вне масштаба. Рядом со значком подтипа приводится его краткое название (прямым шрифтом). Под названием указаны три вида, преобладающих по обилию, плотность населения/число видов (курсивом). Стрелками показано увеличение проявления основных структурообразующих факторов среды и определяемые ими тренды населения птиц

**Классы населения:**

1.1.1 приречных темнохвойных и мелколиственных лесов в бассейне Енисея (пеночка-зарничка (11), обыкновенная чечевица, белокрылый клест, теньковка и дубровник (по 6); 285/15; 57/37; сибирский тип – 59, европейский и китайский – по 16, транспалеаркты – 8);

1.1.2 приречных смешанных лесов с развитым древесным и кустарниковым подлеском в долине Лены, включая участки заросших раскорчевок, гарей и вырубков (синий соловей (15), зеленая пеночка (11), обыкновенная чечевица (9), пеночка-зарничка и пятнистый конек (по 8); 296/9; 50/38; сибирский

тип – 52, китайский – 30, европейский – 14, транспалеаркты – 3);

1.1.3 темнохвойных, лиственных, сосновых и смешанных лесов на склонах долин и междуречьях в бассейне Енисея (буроголовая гаичка (16), пятнистый конек (8), овсянка-крошка (7), обыкновенная чечетка (6), обыкновенный поползень (5); 194/14; 64/29; сибирский тип – 74, китайский – 14, транспалеаркты – 6, европейский тип – 5).

Подклассы населения:

1.1.3.1 темнохвойных и смешанных лесов (буроголовая гаичка (17), обыкновенная чечетка, синехвостка, пеночка-зарничка и рябчик (по 7); 211/13; 49/26; сибирский тип – 76, китайский – 13, транспалеаркты – 7, европейский – тип 4);

1.1.3.2 сосновых, мелколиственных и разреженных лиственных лесов (овсянка-крошка (22), буроголовая гаичка и пятнистый конек (по 14), белокрылый клест (8), кедровка (4); 164/15; 43/25; сибирский тип – 70, китайский – 17, европейский – 6, транспалеаркты – 5).

1.2. Подтип населения преимущественно лиственных, сосновых и смешанных лесов в восточной и северной частях подзоны (овсянка-крошка (10), пеночка-зарничка (9), обыкновенная чечетка и пятнистый конек (по 7), овсянка-реме́з 6; 190/13; 95/33; сибирский тип – 74, китайский – 12, европейский – 9, транспалеаркты – 4).

1.2.1. Класс населения сосновых, лиственных и смешанных лесов в бассейне Енисея (овсянка-крошка (16), пеночка-зарничка (10), обыкновенная чечетка (9), пеночка-таловка и пятнистый конек (по 6); 318/23; 63/37; сибирский тип – 76, европейский – 11, китайский – 7, транспалеаркты – 4).

Подклассы населения:

1.2.1.1 лиственных и смешанных лесов (овсянка-крошка 18, обыкновенная чечетка и пеночка-зарничка по (9), пеночка-таловка (7), вьюрок (5); 301/20; 59/33; сибирский тип – 81, европейский – 8, китайский – 7, транспалеаркты – 3);

1.2.1.2 сосновых лесов (лесной конек 18), пятнистый конек и пеночка-зарничка (по 9), свиристель (8), малая мухоловка (7); 428/44; 31/28; сибирский тип – 53, европейский – 27, китайский – 11, транспалеаркты – 8).

1.2.2. Класс населения лиственных, сосновых и смешанных лесов в бассейне Лены (овсянка-реме́з (10), пятнистый конек и пеночка-зарничка (по 8), буроголовая гаичка и вьюрок (по 7); 122/7; 85/29; сибирский тип – 72, китайский – 17, европейский и транспалеаркты – по 5).

Подклассы населения:

1.2.2.1 приречных лесов (овсянка-реме́з (11), буроголовая гаичка (9), пятнистый конек (8), вьюрок и зеленая пеночка (по 7); 163/7; 69/31; сибирский тип – 69, китайский 1 – 9, европейский – 7, транспалеаркты – 5);

1.2.2.2 лесов на склонах долин и междуречьях (пеночка-зарничка и овсянка-реме́з (по 9), пятнистый конек (8), вьюрок (7), обыкновенная чечетка (6); 99/7; 75/27; сибирский тип – 75, китайский – 16, транспалеаркты – 6, европейский тип 2).

1.3. Подтип населения гарей и редколесий (пеночка-зарничка (15), овсянка-крошка (10), пеночка-таловка (5), малая мухоловка и обыкновенная чечевица (по 4); 520/27; 82/48; сибирский тип – 67, китайский – 16, транспалеаркты – 9, европейский тип – 7).

1.3.1. Класс населения гарей различных стадий зарастания лиственными, сосной, березой и кустарниками (пеночка-зарничка (20), овсянка-крошка (14), пеночка-таловка (9), малая мухоловка и овсянка-реме́з (по 6); 401/11; 49/34; сибирский тип – 77, китайский – 12, европейский – 8, транспалеаркты – 3).

Подклассы населения:

1.3.1.1 молодых гарей (обыкновенная чечевица (55), обыкновенный поползень (10), большой пестрый дятел, пятнистый конек и сибирская мухоловка (по 7); 100/6; 15/11; китайский тип – 62, сибирский – 23, транспалеаркты – 7, арктический тип – 6, европейский – 2);

1.3.1.2 средневозрастных и старых гарей (пеночка-зарничка (22), овсянка-крошка (15), пеночка-таловка (10), малая мухоловка (7), овсянка-реме́з (6); 502/13; 45/34; сибирский тип – 80, европейский и китайский – по 8, транспалеаркты – 3).

Классы населения:

1.3.2 лиственных и темнохвойно-лиственных незаболоченных редколесий (пеночка-зарничка (19), овсянка-крошка (12),



перевозчик (7), бурая пеночка и дубровник (по 6); 431/25; 58/40; сибирский тип – 53, транспалеаркты – 20, китайский тип – 17, европейский – 10);

1.3.3 островных разреженных лиственнично-еловых лесов в долине Лены (рябинник (14), желтобровая овсянка (12), большая горлица, оливковый дрозд и белокрылый клест (по 8); 1820/155; 20/20; сибирский тип – 65, китайский – 22, транспалеаркты – 9, европейский тип – 4).

2. Болотно-маревно-луговой тип населения (бурая пеночка (27), лесной конек и обыкновенная чечевица по (8), рябинник и овсянка-крошка (по 5); 226/16; 86/33; китайский тип – 39, сибирский – 31, европейский – 13, транспалеаркты – 10, монгольский тип – 6).

Подтипы населения:

2.1 мезотрофных болот и заболоченных ерниково-лиственничных редколесий (овсянка-крошка (26), лесной конек (16), бурая пеночка (12), фифи и пятнистый сверчок (по 6), 124/5; 32/16; сибирский тип – 40, китайский – 19, европейский – 17, транспалеаркты – 13, монгольский тип – 5, тибетский – 3, арктический – 2);

2.2 закустаренных марей с участками редкостойных березово-лиственничных лесов и пойменных кустарниковых ивняков с луговинами (бурая пеночка (42), пеночка-зарничка (7), пятнистый сверчок (6), овсянка-ремез и азиатский бекас (по 3); 288/22; 62/36; китайский тип – 50, сибирский – 35, транспалеаркты – 8, европейский тип – 5, монгольский – 2);

2.3 пойменных и антропогенных внепойменных лугов с участками полей, ивовых и ольховых кустарников и островками елово-березовых лесов (обыкновенная чечевица (18), лесной конек (14), рябинник (13), певчий сверчок (10), бурая пеночка (9); 226/18, 55/26; китайский тип – 31, европейский – 23, сибирский – 21, монгольский – 13, транспалеаркты – 11).

3. Водно-околоводный тип населения (рек и их береговых полос, а также техногенных ландшафтов) (перевозчик (20), большой улит, лесной конек и сизая чайка (по 6), чирок-свиистунок (4); 116/32; 78/31; транспалеаркты – 52, сибирский тип – 23, европейский 9, голарктический – 7, китайский – 6, монгольский – 3).

Подтипы населения:

3.1 рек и их берегов (перевозчик (35), сизая чайка (10), горная трясогузка и свистунок (по 7), гоголь 5; 94/45; 38/15; транспалеаркты – 66, сибирский тип – 18, голарктический – 10, монгольский – 3);

3.2 стариц, сплавинных озер и заболоченных лугов в поймах таежных рек (чирок-свиистунок (15), большой улит, обыкновенный и азиатский бекасы (по 11), черныш (9); 184/48; 23/20; транспалеаркты – 54, сибирский тип – 36, китайский – 5, европейский – 3);

3.3 речных береговых полос (ивняков в сочетании с песчано-каменистыми отмелями и косами, луговинами и лесными опушками) (перевозчик (20), лесной конек (9), пятнистый конек, большой улит и обыкновенная чечевица (по 6); 121/18; 41/25; транспалеаркты – 35, сибирский тип – 24, европейский и китайский – по 15, голарктический и монгольский – по 5);

3.4 техногенных ландшафтов (дражных полигонов, хвостохранилищ и отвалов горных пород) (лесной конек (20), перевозчик (16), сизая чайка (13), большой улит (9), белая трясогузка (6); 107/16; 25/15; транспалеаркты – 47, европейский тип – 21, сибирский и голарктический – по 13, монгольский – 3, китайский – 2).

4. Селитебный тип населения (поселков и городов) (домовый воробей (65), полевой воробей (15), белая трясогузка (7), обыкновенная чечетка (4), обыкновенная горихвостка (2); 406/16; 28/11; транспалеаркты – 90; сибирский и европейский типы – по 5).

Подтипы населения:

4.1 поселков (домовый воробей (49), полевой воробей (23), обыкновенная чечетка (8), белая трясогузка (7), черная ворона (3); 560/25; 18/12; транспалеаркты – 85, сибирский тип – 8, европейский – 7);

4.2 городов (домовый воробей (84), белая трясогузка (7), полевой воробей (5), большая синица (1); 303/10; 17/8; транспалеаркты – 96, европейский тип – 3).

Формирование орнитокомплексов на самом высоком – типовом – уровне представленной классификации определяется воздействием наиболее значимых факторов: облесенности (типы населения 1 и 2), закустаренности и заболоченности (тип 2), обводненности (тип 3) и застроенности (тип 4). На следующем,

более низком уровне классификационной схемы эти типы подразделяются на 12 подтипов населения, что связано с влиянием широтных и долготных эколого-географических отличий лесных ландшафтов, в первую очередь, состава лесообразующих пород, воздействием пойменного режима, созданием техногенных ландшафтов и типом застройки (сельским или городским). Наиболее низкие уровни классификации – классов и подклассов установлены только в редколесно-лесном типе населения. Выделение этих уровней, наряду с некоторыми из перечисленных факторов (географические отличия лесных ландшафтов, включая состав лесообразующих пород), определяется геоморфологическим положением лесов (надпойменно-пойменных приречных с наиболее богатыми орнитокомплексами и склоново-долинных и междуречных с более бедным населением птиц), а также возрастом гарей.

На основе наибольших показателей сходства между представленными подтипами орнитокомплексов выявлена пространственно-типологическая структура населения птиц, которая показана на структурном графе (см. рисунок). В вертикальном направлении прослеживаются изменения населения птиц, которые в основном определяются снижением облесенности. В горизонтальном направлении на структурном графе тоже прослеживаются изменения орнитокомплексов, связанные со снижением облесенности при переходе от лесных биотопов (подтипы 1.1 и 1.2) к гарям и редколесьям (подтип 1.3). Тем не менее основные проявления структурообразующих факторов, определяющие изменения в горизонтальном ряду (от подтипа 2.3 до подтипа 3.1) – снижение продуктивности биоценозов и увеличение заболоченности и обводненности местообитаний. В диагональном направлении на рассматриваемой схеме отражены изменения в населении птиц при смене луговых орнитокомплексов (подтип 2.3) таковыми селитебных ландшафтов (подтипы 4.1 и 4.2). При этом в населении птиц поселков и городов возрастает суммарное обилие птиц за счет увеличения численности синантропных видов, но уменьшается видовое богатство. Население птиц техногенных ландшафтов (дражных полигонов, хвостохранилищ и

отвалов горных пород – подтип 3.4) тоже резко отличается от орнитокомплексов почти всех природных местообитаний за счет снижения видового богатства и суммарного обилия птиц. Орнитокомплексы техногенных ландшафтов имеют весьма слабое сходство с таковыми в городах за счет синантропных видов и более сильное – с населением птиц береговых полос за счет обитателей побережий.

Итак, основные тенденции территориальных изменений населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья связаны с различиями в облесенности, продуктивности, заболоченности, закустаренности, обводненности и застроенности их местообитаний. Сходные основные особенности формирования пространственной неоднородности орнитосообществ среднетаежной подзоны отмечены ранее и в Западной Сибири [Вартапетов, 2014], однако имеются и заметные отличия, которые сводятся к следующему. Только на Западно-Сибирской равнине, где наиболее развит процесс олиготрофного заболачивания, формируется верхово-болотный тип населения с преобладанием птиц влажных открытых биотопов (желтая трясогузка), опущенных (лесной конек и белошапочная овсянка) и кустарниковых (овсянка-крошка и дубровник). В связи с преобладанием лесной растительности в Средней Сибири, лесное население птиц не менее разнообразно, чем в Западной Сибири. Это разнообразие обеспечивается в том числе орнитокомплексами гарей различных стадий зарастания и редколесий, менее характерных для Западной Сибири.

В Западной Сибири более четко (на подтиповом уровне классификации) прослеживается совместное влияние продуктивности, ярусности и породного состава лесов, связанное с их геоморфологическим положением (пойменных, приречных и внепойменных), а также воздействие вырубки сосновых лесов на формирование орнитокомплексов. В Средней Сибири на том же (подтиповом) уровне классификации прослеживается только широтная и долготная дифференциация населения птиц, связанная с преобладанием лиственных лесов на севере и востоке подзоны и значительном участии темнохвой-

ных и смешанных лесов в ее западной и южной частях. Только в Западной Сибири в отдельный подтип выделяются орнитокомплексы низкопоемных лугов в долинах Иртыша и Оби (с участками кустарников, соров, озер и низинных болот). Здесь преобладают виды увлажненных открытых пространств (желтая трясогузка) и кустарниковых зарослей (камышевая овсянка, дубровник, камышевка-барсучок). В Средней Сибири орнитокомплексы пойменных и антропогенных надпойменных лугов объединяются в единый неделимый подтип населения с преобладанием кустарниковых (обыкновенная чечевица, певчий сверчок, бурая пеночка) и опушечных (лесной конек, рябинник) птиц. Это определяется более коротким половодьем, выше (гипсометрически и по отношению к урезу воды) расположенными поймами и, в результате, меньшей обводненностью и большей сухостью среднесибирских пойменных лугов по сравнению с западносибирскими. В среднесибирской средней тайге селитебный тип населения подразделяется всего на два неделимых подтипа (поселков и городов). Его западносибирский аналог – промышленно-селитебный тип – более разнообразен и подразделяется на три подтипа и девять классов. Это определяется большими размерами, возрастом, отличиями в этажности застройки и озеленении, количеством и разнообразием населенных пунктов в западносибирском секторе средней тайги по сравнению со среднесибирским. Кроме того, давнее и интенсивное воздействие нефтепромыслов на Западно-Сибирской равнине формирует особый подтип населения птиц – техногенных компонентов ландшафта, мало сходное с природными и селитебными орнитокомплексами, при уменьшении численности многих лесных и лугово-болотных видов птиц из-за уничтожения и антропогенной трансформации их природных местообитаний. При этом у отдельных видов, обитающих на лесных опушках и открытых пространствах, а также у врановых птиц численность, наоборот, увеличивается по сравнению с ненарушенными территориями. Для подтипа населения техногенных ландшафтов Среднесибирского плоскогорья в связи с их расположением вблизи рек и наличием искусственных водоемов наиболее харак-

терно преобладание птиц побережий и наибольшее сходство с населением птиц рек и их прибрежных полос. Более или менее обширные береговые полосы, участки ивняков в сочетании с песчано-каменистыми отмелями и косами, луговинами и лесными опушками, свойственны только среднесибирским рекам с бурным и высоким, но непродолжительным половодьем. Поэтому характерные для них орнитокомплексы с сочетанием птиц лесных опушек, кустарников и побережий выделены в ранге подтипа только Средней Сибири.

Классификационная и структурная схемы орнитокомплексов средней тайги Центрально-Якутской равнины и Среднесибирского плоскогорья и определяющие их факторы среды в основном сходны. Отличие заключается в том, что только для Центральной Якутии выделен экотонный тип орнитокомплексов (разреженных и островных лесов в сочетании с ивняками и марями). В него входят орнитокомплексы лесов разного породного состава и геоморфологического положения (от высокой поймы до коренного берега), но с чрезмерным воздействием рекреации, выпаса, сенокосения, пожаров и вырубок. Зачастую эти факторы воздействуют совместно, что приводит к деградации и конвергенции лесных растительных сообществ с кустарниковыми и луговыми [Ефимова, 2009]. Сходная закономерность отмечена и в формировании орнитосообществ долины Средней Лены и всей Центральной Якутии [Вартапетов, Гермогенов, 2013; Вартапетов, Ларионов, 2014]. В них упрощается ярусная структура населения птиц за счет преобладания наземных и снижения участия обитателей крон и кустарников; начинают преобладать экотонные виды и даже птицы открытых пространств, а собственно лесные виды гораздо реже входят в число доминантов; снижается видовое разнообразие.

Выполненная оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность летнего населения птиц средней тайги Урала и Сибири показала, что иерархия влияния наиболее значимых факторов на Среднесибирском плоскогорье и Западно-Сибирской равнине сходна (см. таблицу). Эти факторы в порядке убывания их значимости



**Оценка воздействия факторов среды на пространственную неоднородность летнего населения птиц средней тайги Урала и Сибири**

Факторы и режимы	Северный Урал	Западно-Сибирская равнина	Среднесибирское плоскогорье
Природные факторы:	–	58	41
состав лесобразующих пород	39	34	27
облесенность	51	41	30
заболоченность	–	7	1
обводненность	16	21	15
увлажнение	15	–	–
продуктивность и (или) кормность	35	18	15
ландшафтно-географические отличия:	–	2	4
провинциальность	–	2	2
широтные отличия	–	–	2
мезорельеф	–	3	1
закустаренность	25	8	7
высотная поясность	19	–	–
абсолютные высоты местности	5	–	–
Антропогенные факторы:	–	11	8
застроенность	6	10	6
создание техногенных ландшафтов	–	1	5
распашка	1	–	–
Все факторы	75	60	43
Классификационные режимы	68	51	41
Все факторы и режимы	79	64	51

Примечание. Прочерк – воздействие соответствующих факторов или режимов не оценивалось или они незначимы.

представляют следующий ряд: облесенность, состав лесобразующих пород, обводненность, продуктивность и закустаренность (развитие кустарникового яруса), застроенность. Кроме того, в Западной Сибири для формирования орнитокомплексов значима заболоченность. Облесенность и состав лесобразующих пород сохраняют свое наибольшее воздействие на пространственную неоднородность населения птиц и на Северном Урале [Ливанов и др., 2014]. Здесь становится заметным воздействие высотной поясности, и особенно тесно связанных с ней продуктивности биоценозов и закустаренности местообитаний. Воздействие двух последних факторов на формирование орнитокомплексов на Северном Урале значительно больше, чем на Западно-Сибирской равнине и Среднесибирском плоскогорье.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате 40-летнего изучения населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья установлены классификация, пространственно-типологическая структура орнитокомплексов и факторы среды, определяющие их формирование. Основные тенденции территориальных изменений сообществ птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья связаны с различиями в облесенности, продуктивности, заболоченности, закустаренности, обводненности и застроенности их местообитаний и в целом сходны с таковыми на Западно-Сибирской и Центрально-Якутской равнинах. Только для Западной Сибири характерны типы населения верховых болот и низкопоемных лугов в сочетании с низинными болотами. В Средней Сиби-

ри наиболее разнообразны лесные орнито-комплексы, в значительной степени за счет орнитосообществ редколесий и гарей разных стадий зарастания. В формировании орнито-комплексов Северного Урала тоже наиболее значимы облесенность и состав лесообразующих пород, но становится заметным воздействие высотной поясности и связанных с ней продуктивности биоценозов и закустаренности местообитаний. Только для Центральной Якутии выделен экотонный тип орнитокомплексов в связи с влиянием выпаса, рекреации, сенокосения, пожаров и вырубок на кустарниково-луговые и лесные местообитания. В результате антропогенная деградация и конвергенция лесных, кустарниковых и лугово-полевых растительных сообществ приводит к сходным явлениям в формировании орнитокомплексов.

Работа поддержана проектами РФФИ № 13-04-00265а и 15-29-02479 офи-м.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Борисов З. З. Птицы долины средней Лены. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. 120 с.
- Брунов В. В. Опыт анализа фаунистических групп птиц тайги Палеарктики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 5. С. 5–15.
- Брунов В. В. Результаты летней орнитологической разведки в Центральной и Восточной Якутии // Сиб. экол. журн. 2001. Т. 8, № 1. С. 53–68.
- Бурский О. В. Гнездовое размещение воробьиных птиц в енисейской тайге как отражение экологических особенностей видов // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 108–142.
- Бурский О. В. Опыт многолетнего исследования сообщества птиц // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: мат-лы Рос. науч. совещ. М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 25–38.
- Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
- Вартапетов Л. Г., Цыбулин С. М., Миловидов С. П. Сезонные особенности зональных изменений населения птиц Западно-Сибирской равнины // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 1. С. 52–61.
- Вартапетов Л. Г., Кузнецова Д. В., Саловаров В. О., Чупин И. И., Волков А. Е., Гаврилов А. А., Равкин Ю. С., Равкин Е. С., Жуков В. С., Тертицкий Г. М. Классификация населения птиц Средней Сибири // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: тр. XII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Ставрополь, 2006. С. 172–189.
- Вартапетов Л. Г., Егоров Н. Н., Окочешников В. В. Ландшафтно-экологическая оценка населения птиц долины Среднего Алдана // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 290–298.
- Вартапетов Л. Г., Гермогенов Н. И. Анализ фауны и классификация населения птиц долины Средней Лены // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 1. С. 77–86.
- Вартапетов Л. Г., Ларионов А. Г. Классификация и пространственно-типологическая структура населения птиц Центрально-Якутской равнины // Успехи совр. биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 519–528.
- Вартапетов Л. Г. Классификация населения птиц средней тайги Западной Сибири // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология, экология. 2014, Т. 8. С. 31–39.
- Вахрушев А. А., Вахрушева Г. В. О фауне и населении птиц центральной Эвенкии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 78–90.
- Егоров Н. Н., Исаев А. П., Ларионов А. Г. Летнее население птиц центральной части Приленского плато // Сиб. экол. журн. 2009. Вып. 3. С. 439–447 [Egorov N. N., Isaev A. P., Larionov A. G. Summer bird population in the central part of the Prilenskoe plateau // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, N 3. P. 248–254].
- Ефимова А. П. Антропогенные изменения состава и структуры лесных и кустарниковых сообществ долины средней Лены // Вестн. Якут. гос. ун-та. 2009. Т. 6, № 1. С. 14–21.
- Кузнецов Е. А., Анзигитова Н. В., Анзигитов Д. В. Население птиц реки Подкаменная Тунгуска (Эвенкия) // Тр. гос. заповедника Центрально-Сибирский. Красноярск: 2007. Вып. 1. С. 197–230.
- Ларионов Г. П., Дегтярев А. Г., Ларионов А. Г. Птицы Лено-Амгинского междуречья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 189 с.
- Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г., Ливанова Н. Н. Пространственная организация летнего населения птиц Северного Урала // Поволжск. экол. журн. 2014. № 2. С. 227–235.
- Наумов Р. Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 204 с.
- Рогачева Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 310 с.
- Рогачева Э. В., Сыроечковский Е. Е., Черников О. А. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 754 с.

- Сазонов С. В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования. М.: Наука, 2004. 391 с.
- Трофимов В. А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск: Изд-во Новосибир. гос. ун-та, 1978. С. 91–106.
- Чернов Ю. И. Экология и биогеография // Избр. работы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Hengeveld R. Dynamic biogeography. Cambridge: University press, 1990. 249 p.

## Spatial Diversity of Bird Communities of the Middle Taiga of the Central Siberian Plateau

L. G. VARTAPETOV<sup>1</sup>, A. G. LARIONOV<sup>2</sup>, N. N. EGOROV<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: lev@eco.nsc.ru*

<sup>2</sup> *Institute for Biological Problems of Cryolithozone, SB RAS  
678890, Yakutsk, Lenina ave., 41  
E-mail: sterkh-yrcu@mail.ru*

The basic tendencies of territorial changes in bird communities of the middle taiga of the Central Siberian Plateau are connected with the differences in forest cover percent, productivity, swampiness, developing of shrubs, abundance of water and on how much the land is built-up. On the whole, these factors are the same as in the West Siberian and Central-Yakutsk plains, although there are some differences. Namely, only West Siberia is characterized by the communities living on upper swamps and low-inundated meadows in combination with the lowland swamps. In Central Siberia forest ornithocomplexes are the most diverse, mainly at the expense of the communities living in open forests and post-fire areas at different stages of regeneration. The ekoton ornithokomplex type was distinguished only for Central Yakutiya. In North Ural, forest cover percent and tree species composition are still significant for the formation of ornithocomplexes, but the impact of high-altitude zonation and the productivity of biocenoses and developing of shrubs in the habitats connected with it are also becoming important.

**Key words:** classification and spatial-typological structure of bird communities, middle taiga, Central Siberian Plateau.