

Ландшафтно-экологические тенденции пространственных изменений населения птиц Средней Сибири

Л. Г. ВАРТАПЕТОВ¹, А. А. РОМАНОВ², А. Г. ЛАРИОНОВ³, Н. Н. ЕГОРОВ³, Е. В. ШЕМЯКИН³

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

²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991, Москва, Ленинские горы, 1, Географический факультет

³Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
677980, Якутск, просп. Ленина, 41

Статья поступила 25.02.2019

После доработки 15.03.2019

Принята к печати 03.04.2019

АННОТАЦИЯ

Плотность населения, видовое богатство и суммарная биомасса птиц Средней Сибири возрастают в южном направлении. В наземных природных ландшафтах отмечены наибольшие значения: суммарного обилия птиц – в южном лесном типе населения, видового богатства – в лугово-полевом типе, общей биомассы – в субарктическом равнинно-тундровом типе. В промышленно-техногенном и южном селитебном типах плотность и биомасса населения птиц возрастают, а видовое богатство уменьшается по сравнению с природными орнитокомплексами. В водных местообитаниях по сравнению с наземными суммарное обилие птиц и их видовое богатство уменьшаются, а биомасса возрастает. Представленность типов фауны в населении птиц (по количеству особей) определяется зонами их ландшафтной преференции, которые имеют экологическое сходство с областями их формирования. Поскольку птицы активно выбирают ярусы с наиболее благоприятными тепловыми, трофическими и защитными условиями, их вертикальное биотопическое распределение в некоторой степени не соответствует ярусной структуре их местообитаний.

Ключевые слова: население птиц Средней Сибири, плотность населения, видовое богатство, биомасса, фаунистический состав, ярусное распределение.

Орнитологическая изученность Средней Сибири до недавнего времени оставалась недостаточной и весьма неравномерной, что определяется ее громадными размерами (более 4 млн км² или около одной четвертой территории России) и трудной доступностью многих, особенно глубинных, районов. По орнитофауне этой самой обширной физико-географической

области России имеется обобщение [Рогачева, 1988], но по населению птиц подобных работ нет. В последние 12 лет нами проводилось изучение фауны и населения птиц наименее изученных таежных районов Якутии на Лено-Алданском и Вилюйском плато, а также в долине средней Лены [Вартапетов, Гермогенов, 2013; Вартапетов, Ларионов, 2014; Вартапетов и др.,

2016]. Кроме того, появились новые публикации, в том числе монографии, с характеристиками населения птиц Таймыра [Литвинов, Чупин, 2018], гор Азиатской Субарктики [Романов, 2013], лесостепи Средней Сибири [Жуков, 2006], Эвенкии [Рогачева и др., 2008], техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья [Саловаров, Кузнецова, 2005].

На основе объединения ранее и вновь собранных, в том числе опубликованных, данных по численности и ландшафтно-биотопическому распределению птиц составлена современная классификация населения птиц Средней Сибири и получены наиболее общие представления о территориальной неоднородности их сообществ [Вартапетов и др., 2018]. Для того чтобы получить более детальные представления о ландшафтно-экологической неоднородности населения птиц Средней Сибири, необходимо проанализировать территориальные изменения обобщающих экологических показателей (плотности населения, доминирующего и фаунистического состава, видового богатства, биомассы, ярусного распределения и соотношения основных групп потребляемых кормов), что и стало основной задачей данного исследования.

Проведенная нами и подобные ей количественные оценки населения птиц, в том числе выполненные на ландшафтной основе, служат для развития международных систем орнитологического мониторинга, в основном направленных на выявление популяционных трендов гнездящихся и мигрирующих птиц [Sanderson et al., 2006; Gregory et al., 2007]. В России реализуемый нами и другими исследователями ландшафтно-типологический подход в орнитологическом мониторинге направлен также на решение общих задач экологического мониторинга, а также сохранения и восстановления биологических ресурсов и биоразнообразия [Равкин, Ливанов, 2008; Гармаев и др., 2016]. Выполнение этих задач представляется значимым не только с фундаментальных позиций синэкологии, но и для решения региональных экологических проблем, в том числе связанных с сохранением биоразнообразия сообществ птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой исследования стали результаты учетов птиц на постоянных, но не строго

фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения, с отдельным интервальным пересчетом на площадь по группам заметности и средним дальностям обнаружения [Равкин, Ливанов, 2008]. Протяженность учетных маршрутов составила 11 000 км, а количество обследованных биотопов – 663. Учетные работы выполнялись в 1958–2012 гг. во время гнездования птиц и завершения их миграций (с 16 мая по 15 июля). Обычно птицы учитывались с полумесячной повторностью с протяженностью маршрутов не менее 15 км в каждом биотопе. Результаты усреднялись за указанные периоды наблюдений и наборы рассчитанных таким образом видовых показателей обилия для каждого местообитания рассматривались как варианты населения. Для составления опубликованной классификационной схемы орнитокомплексов использован метод автоматической классификации, который подразделяет множество рассматриваемых объектов (вариантов орнитокомплексов) на заданное число групп по их максимальному сходству друг с другом [Вартапетов и др., 2018]. Для определения основных тенденций ландшафтно-экологических изменений параметров населения птиц в настоящей работе проведено их сравнение на уровне типов населения, наиболее высоком в указанной классификации.

Для оценки биомассы и ярусного распределения птиц, а также состава потребляемых ими кормов наряду с собственными материалами использованы сведения из монографии «Птицы Советского Союза» [1951–1954]. В качестве ярусов рассматривались основные слои или блоки экосистем [Реймерс, 1990], а не только ярусы растительности. Ярусное распределение видов птиц оценивали по месту сбора корма, в случаях, когда вид кормится в нескольких ярусах, принято, что в каждом из них держатся равные доли особей. Выполненные расчеты приблизительны, но позволяют оценить биоценологическую роль и экологическую структуру сообществ птиц в различных ландшафтно-зональных условиях. Отнесение птиц к различным типам фауны проводили по схеме, предложенной Б. К. Штегманом [1938]. Представления о гипоарктическом, бореально-гипоарктическом и бореальном авифаунистических комплексах заимствованы у А. А. Кищинского [1980, 1988].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В наземных природных местообитаниях плотность населения птиц возрастает к югу в соответствии с увеличением биологической продуктивности и усложнением ярусной структуры фитоценозов и достигает максимума в южном лесном типе населения (табл. 1). Увеличение суммарного обилия птиц от арктических тундр до лесостепи происходит весьма неравномерно, кроме того, имеется ряд отклонений от этой общей тенденции. Так, наиболее значительное возрастание суммарного обилия птиц отмечено при смене арктического тундрового типа населения субарктическим равнинно-тундровым. При этом наиболее заметно возрастает численность преобладающих типично тундровых видов (лапландский подорожник, белая куропатка, турухтан, кулик-воробей и бурокрылая ржанка). Далее, с продвижением к югу, суммарное обилие возрастает незначительно в редколесном типе населения. В этом типе наиболее многочисленны гипоарктические и бореально-гипоарктические виды: овсянка-крошка, обыкновенная чечетка, пеночки таловка и зарничка. Наименьшая численность птиц характерна для горно-тундрового типа населения в связи с экстремальными условиями гольцового высотного пояса. Здесь преобладают арктоальпийские виды: американский конек, хрустан и каменка и в меньшей степени гипоаркты: обыкновенная чечетка и краснозобый конек.

Для северного лесного (среднетаежного) типа населения, несмотря на его более южное расположение, характерна в 1,3 раза меньшая плотность населения, чем для редколесного (лесотундрово-северотаежного) типа. Это объясняется снижением численности гипоарктических и бореально-гипоарктических видов, хотя некоторые из них еще остаются преобладающими (пеночка-зарничка, юрок и овсянка-крошка). В число доминирующих входят и типично таежные виды (овсянка-ремез и пятнистый конек).

Далее к югу, в южном лесном типе населения (от южной тайги до лесостепи) суммарное обилие птиц вновь возрастает. Гипоарктические орнитокомплексы полностью сменяются бореальными с преобладанием пухляка, лесного конька, москочки и большого пестрого дятла. Примерно в тех же широтах (от средней тайги до лесостепи) распространен лугово-полевой тип населения, но суммарное обилие птиц здесь несколько меньше, чем в южном лесном типе. Исходно луговые местообитания, занятые лугово-полевым типом населения, имеют относительно небольшую площадь и почти полностью подвержены всем формам сельскохозяйственного освоения (распашка, сенокосение, выпас), что определяет снижение их биологической продуктивности и плотности населения птиц. Наибольшая плотность населения птиц формируется в промышленно-техногенном и южном сели-

Т а б л и ц а 1
Обобщающие показатели населения птиц Средней Сибири

Тип населения	Обобщающий показатель			
	Видовое богатство (общее число видов)	Число фоновых видов	Плотность населения (суммарное обилие птиц, особей/км ²)	Биомасса, кг/км ²
Арктический тундровый	58	16	61	12
Субарктический равнинно-тундровый	74	38	281	47
Горно-тундровый	38	9	52	3
Редколесный	170	37	306	16
Северный лесной	146	45	241	15
Южный лесной	150	58	404	25
Лугово-полевой	207	57	351	26
Промышленно-техногенный	128	51	660	206
Северный селитебный	14	6	32	15
Южный селитебный	106	25	953	59
Озерно-речной в тундре и лесотундре	51	19	59	47
Озерно-речной в северной тайге	117	33	120	53
Озерно-речной в средней и южной тайге	86	26	127	32
Озерно-речной в подтаежных лесах и лесостепи	62	40	315	117

тебном типах населения за счет облигатных и факультативных синантропов, а в промышленно-техногенном типе – также при увеличении численности околоводных и кустарниково-опушечных птиц. Суммарное обилие птиц в водно-околоводных сообществах, как и в наземных, возрастает к югу, но менее заметно.

Видовое богатство (общее число встреченных видов) в наземных природных местообитаниях, как и суммарное обилие птиц, возрастает в южном направлении с максимумом в лугово-полевом типе (см. табл. 1). В нем зарегистрировано 207 из 306 видов птиц, отмеченных в учетах на территории Средней Сибири. Это определяется мозаичностью и биотопической разнородностью занимаемых этим типом местообитаний (преобладающие по площади луговые и полевые участки чередуются с лесными, кустарниковыми и водными). Наименьшее видовое богатство (38 видов), как и суммарное обилие птиц, характерно для горно-тундрового типа населения. Несколько больше видов входят в состав арктического тундрового и субарктического равнинно-тундрового типов (соответственно 58 и 74). Наибольшее увеличение числа встреченных видов к югу отмечено при смене субарктического равнинно-тундрового типа редколесным (с 74 до 170 видов или в 2,3 раза). Видовое богатство редколесного типа населения превышает такое даже в южнее расположенных северном и южном лесном типах (соответственно 146 и 150 видов).

В промышленно-техногенном и южном селитебном типах населения видовое богатство в 1,2–2 раза меньше, чем в территориально смежных с ними орнитокомплексах наземных природных местообитаний. Минимальное видовое богатство (14 видов), как и плотность населения птиц, характерно для северного селитебного типа, где отсутствуют синантропные виды, а сообщество птиц формируется в основном видами-посетителями из прилегающих природных ландшафтов. В озерно-речных орнитокомплексах общей тенденции увеличения видового богатства к югу не прослеживается. Видовое богатство водно-околоводных орнитокомплексов больше зависит от количества и разнокачественности водоемов, чем от их зональных отличий. Количество фоновых видов во всех типах населения птиц возрастает к югу в виде общей тенденции, т. е.

его изменения в большей степени совпадают с таковыми плотности населения, а не видового богатства орнитокомплексов.

Биомасса птиц тоже возрастает в южном направлении, но в гораздо меньшей степени, чем плотность их населения. Относительно большая биомасса птиц в высоких широтах в основном обеспечивается высокой численностью гусеобразных и чайковых. В арктическом тундровом типе населения биомасса птиц лишь немногим меньше, чем в редколесном и северном лесном типах (см. табл. 1). В арктических тундрах по биомассе преобладают черная казарка, гага-гребенушка, тундряная куропатка, серебристая чайка, средний поморник и тулес. Субарктическому равнинно-тундровому типу населения свойственна наибольшая биомасса населения птиц по сравнению со всеми остальными орнитокомплексами природных наземных местообитаний, что нарушает общую закономерность возрастания суммарных показателей населения птиц к югу. Столь значительная биомасса преимущественно обеспечивается наиболее высокой численностью белой куропатки, морянки, белолобой казарки и гаги-гребенушки. В редколесном типе населения также в наибольшей степени преобладает белая куропатка и, кроме нее, серебристая чайка, овсянка-крошка, рыжий дрозд, обыкновенный и каменный глухари. В горных тундрах, как и в равнинных, по биомассе доминируют белая и тундряная куропатки, но в большей степени – хрустан, американский конек и золотистая ржанка.

В северном лесном типе, как и в редколесном, по биомассе в большинстве обыкновенный глухарь и белая куропатка, а также рябчик, черная ворона и дрозды: рыжий и рябинник. В южном лесном типе также доминируют обыкновенный глухарь, рябчик, черная ворона и, кроме того, большой пестрый дятел. В лугово-полевом типе из этого списка сохраняется только черная ворона, которая выходит на первое место. Господствующими по биомассе видами становятся полевой жаворонок, скворец, серебристая чайка и дрозд-рябинник. Промышленно-техногенный тип населения характеризуется наибольшей биомассой птиц. Это определяется высокой численностью серебристой чайки на искусственных водоемах, на нее приходится 70 %

от рассматриваемого показателя. В этом типе населения также преобладают по биомассе черная ворона, сизая чайка и огарь. Северный селитебный тип населения характеризуется меньшим значением суммарной биомассы птиц, чем орнитокомплексы прилегающих наземных природных местообитаний. В этом типе доминируют по биомассе серебристая чайка и орлан-белохвост. Для южного селитебного типа населения, наоборот, характерна большая биомасса птиц, чем для наземных природных орнитокомплексов, за счет преобладания сизого голубя, домового воробья, черной вороны, скворца и белопопаяного стрижа.

В водно-околоводных типах населения биомасса птиц больше, чем в наземных природных. При этом от тундр до южной тайги рассматриваемый показатель не только не возрастает, но даже уменьшается и только в пределах подтаежных лесов и лесостепи резко увеличивается (см. табл. 1). В озерно-речном типе населения в тундре и лесотундре преобладают по биомассе белолобая и краснозобая казарки, гуменник, клуша и серебристая чайка. В водно-околоводном населении северной тайги также доминируют серебристая чайка и гуменник и, кроме них, чернозобая гагара, большой и средний кроха-

ли, гоголь и свиязь. В озерно-речном типе населения средней и южной тайги также в большинстве свиязь, гоголь и большой крохаль, а также орлан-белохвост, озерная и сизая чайки, хохлатая чернеть и чирок-свистунок. В аналогичных орнитокомплексах подтаежных лесов и лесостепи из числа преобладающих в таежных подзонах водно-околоводных птиц остаются свиязь и гоголь, а наиболее значимыми по биомассе становятся красноголовый нырок, серебристая чайка и гуменник, а также чомга и речная крачка.

Фаунистический состав населения птиц (с учетом соотношения представителей разных типов фауны по количеству особей) наиболее заметно изменяется в широтном направлении. В арктическом тундровом и субарктическом равнинно-тундровом типах населения абсолютно преобладают представители арктического типа фауны (табл. 2). В типичных и южных тундрах становится заметным участие сибирских видов в орнитокомплексах. В редколесном типе населения последние становятся явно преобладающими, при заметном участии транспалеарктов и незначительном – арктических, европейских и китайских видов. В северном лесном типе населения сохраняется в целом тот же фаунистический состав, что и в редколесном,

Т а б л и ц а 2

Фаунистический состав населения птиц Средней Сибири (по количеству особей, %)

Тип населения	Тип фауны								
	арктический	сибирский	европейский	китайский	монгольский	тибетский	средиземноморский	Транспалеаркты	Голаркты
Арктический тундровый	94	2	0	0	0	0	0	3	1
Субарктический равнинно-тундровый	81	11	2	0	0	0	0	5	1
Горно-тундровый	36	16	0,5	0	0	34	0	13	0,1
Редколесный	7	72	5	5	0,1	1	0	11	0,4
Северный лесной	0,5	70	8	14	0,2	0	0	7	0,1
Южный лесной	0,3	42	35	10	0,1	0,2	0	10	0
Лугово-полевой	5	11	22	18	9	3	0,6	31	0,5
Промышленно-техногенный	0,2	3	18	9	2	0,6	0,9	47	20
Северный селитебный	29	3	5	0	0,4	0	0	29	35
Южный селитебный	0	1	10	7	0	0,5	7	74	0
Озерно-речной в тундре и лесотундре	61	20	0	0	0	0	0	14	5
Озерно-речной в северной тайге	22	31	1	0,1	0,1	4	0	36	6
Озерно-речной в средней и южной тайге	14	13	9	1	2	0	0	57	3
Озерно-речной в подтаежных лесах и лесостепи	2	10	14	1	1	2	0	60	4

лишь резко снижается доля арктических видов и заметно возрастает участие представителей китайского типа фауны. Южный лесной тип населения в основном сформирован представителями двух типов фауны – сибирского и европейского, и последние лишь незначительно уступают первым. Остается значимым участие транспалеарктов и китайских видов. Фаунистический состав лугово-полевого типа населения существенно изменяется по сравнению с лесными типами. Наибольшая доля суммарного обилия птиц здесь приходится на транспалеарктов. Им немного уступают европейские и сибирские виды. Заметно участие монгольских видов и, за счет некоторых пролетных птиц (лапландский подорожник и др.), – арктических видов.

Еще больше участие транспалеарктов в промышленно-техногенном типе населения, где на их долю приходится около половины суммарного обилия птиц.

В этом типе также заметно участие голарктов, европейских и китайских видов. Северный селитебный тип тоже весьма разнороден по фаунистическому составу, в нем преобладают голаркты, транспалеаркты и арктические виды. Южный селитебный тип населения характеризуется полным преобладанием транспалеарктов при заметном участии европейских, китайских и средиземноморских видов. В озерно-речном типе населения тундровой и лесотундровой зон господствуют арктические виды при заметном участии сибирских. Южнее, в водно-околоводных орнитокомплексах от северной тайги до лесосте-

пи преобладают транспалеаркты, и их доля возрастает в южном направлении. При этом на реках и озерах северной тайги значимо участие сибирских и арктических видов. В озерно-речном населении птиц от средней тайги до лесостеги наряду с сибирскими становится заметным участие европейских видов.

В ярусном распределении населения птиц наиболее выражено преобладание наземно-кормящихся в равнинных и горных тундрах, лугово-полевых и антропогенных ландшафтах (табл. 3). Вторая по значимости группа – кронники. Их доля лишь немного меньше, чем наземных птиц, в редколесном и северном лесном типе. В южном лесном типе наибольшие и равные доли птиц держатся на земле и в кронах. Группа водных птиц (собирающих корм на поверхности и в толще воды) наиболее представлена на озерах и реках. При этом в водно-околоводных орнитокомплексах в пределах тундры и лесотундры на воде кормится немного меньшая доля птиц, чем на земле (в пределах береговой полосы). Южнее в озерно-речных типах населения преобладают водно-кормящиеся птицы. Доля птиц, кормящихся в кустарниках, становится заметной в северном и южном лесном и горно-тундровом типах населения, но наиболее существенна в редколесном и лугово-лесном типах. Роль дендрофилов (птиц, кормящихся на стволах деревьев) заметна только в лесных типах орнитокомплексов, а воздушореев – в промышленно-техногенном, южном селитебном и озерно-речных типах населения, распространенных от средней тайги до лесостеги.

Т а б л и ц а 3

Ярусное распределение населения птиц Средней Сибири (по количеству особей, %)

Тип населения	На воде	На земле	В кронах	В кустарниках	В воздухе	На стволах деревьев
Арктический тундровый	17	80	0,7	2	0	0
Субарктический равнинно-тундровый	19	71	3	7	0	0
Горно-тундровый	0,3	83	6	10	0	0
Редколесный	3	45	29	23	0,3	0,2
Северный лесной	0,8	43	37	16	0	3
Южный лесной	0,3	37	37	15	0,4	11
Лугово-полевой	5	63	4	26	1	0,5
Промышленно-техногенный	27	56	2	11	4	0,1
Северный селитебный	35	60	2	2	0,9	0
Южный селитебный	0,2	86	2	2	10	0
Озерно-речной в тундре и лесотундре	41	54	1	3	0,3	0
Озерно-речной в северной тайге	53	34	3	4	6	0
Озерно-речной в средней и южной тайге	53	29	0,7	1	15	0
Озерно-речной в подтаежных лесах и лесостеги	61	30	0	0,2	9	0

По преобладанию и сочетанию разных групп ярусного распределения выделены следующие основные группы ярусного распределения птиц. Водно-наземное распределение характерно для орнитокомплексов равнинно-тундровых, промышленно-техногенных и северных селитебных ландшафтов, а также озер и рек в пределах тундровой и лесотундровой зон. Кустарниково-наземное распределение свойственно орнитокомплексам горных тундр и лугово-полевых ландшафтов. Наземно-водное распределение типично для озерно-речных типов населения птиц от северной тайги до лесостепи.

За счет большого числа воздухореев в городах и поселках, расположенных от средней тайги до лесостепи (преимущественно бело-поясный стриж и деревенская ласточка), для южных селитебных орнитокомплексов выделена отдельная группа – воздушно-наземного распределения птиц.

В составе потребляемых кормов почти повсеместно преобладают беспозвоночные, особенно в горных тундрах, редколесьях, лесных и лугово-полевых ландшафтах (табл. 4). Доля позвоночных в удовлетворении энергетических потребностей птиц, как правило, невелика, но становится ощутимой в равнинных тундрах и особенно – на водоемах за счет рыбоядных, в основном чайковых птиц. Вегетативные части растений обычно составляют незначительную долю в рационе птиц, но их участие тоже становится больше на озерах и реках и в равнинных тундрах, т. е. там, где больше гусе-

образных птиц. Доля семян и плодов растений в питании птиц особенно велика в городах и поселках и остается заметной в редколесьях, лесах и лугово-полевых ландшафтах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Аналогичное снижение численности птиц в средней тайге по сравнению с северной (в основном за счет гипоарктов) отмечено нами и в Западной Сибири [Вартапетов и др., 2003]. В Средней Сибири в связи с развитием вечной мерзлоты, преобладанием светлохвойных лесов и редколесий в средней тайге смена гипоарктических орнитокомплексов бореальными происходит весьма постепенно, на всем протяжении этой обширной подзоны. Участие бореальных видов в орнитокомплексах становится заметным только в южной и западной частях подзоны при значимом участии темнохвойных в составе лесообразующих пород.

Высокое видовое богатство среднесибирского редколесного типа населения, превышающее таковое даже в южнее расположенных лесных типах, определяется наиболее широким зональным, высотно-поясным и ландшафтным спектром занимаемых этим типом местообитаний. В зональном отношении он распространен от лесотундры до северной подзональной полосы средней тайги, в высотно-поясном занимает равнинные, плоскогорные территории, лесной и подгольцовый горные пояса, а в ландшафтном – все лесные, редколесные и болотные местообитания,

Т а б л и ц а 4

Соотношение кормов, потребляемых населением птиц Средней Сибири (в энергетическом эквиваленте, %)

Тип населения	Позвоночные	Беспозвоночные	Вегетативные части растений	Семена, плоды
Арктический тундровый	14	59	22	5
Субарктический равнинно-тундровый	8	67	17	9
Горно-тундровый	2	90	4	5
Редколесный	4	81	6	9
Северный лесной	4	80	5	11
Южный лесной	1	84	6	8
Лугово-полевой	4	83	2	11
Промышленно-техногенный	29	66	2	3
Северный селитебный	42	58	0	0
Южный селитебный	0,3	58	0,1	41
Озерно-речной в тундре и лесотундре	27	34	38	0,9
Озерно-речной в северной тайге	36	47	15	2
Озерно-речной в средней и южной тайге	28	58	14	0,2
Озерно-речной в подтаежных лесах и лесостепи	16	62	21	0,6

преобладающие по площади. В Западной Сибири, в связи с меньшим развитием вечной мерзлоты, редколесья не столь широко распространены, поэтому здесь прослеживается неуклонное снижение видового богатства населения птиц от лесостепной до тундровой зоны. Значительное превышение биомассы птиц в тундровой зоне над таковой в лесной зоне наблюдается и в Западной Сибири, но здесь, в отличие от Средней Сибири, максимальные значения биомассы отмечены в лесостепи и степи за счет высокой численности синантропных врановых (грача и серой вороны) [Вартапетов и др., 2003].

Установлено, что все рассматриваемые типы населения птиц имеют смешанный фаунистический состав, с более или менее выраженным преобладанием арктического либо сибирского типа фауны или транспалеарктов. Арктические виды составляют наибольшую долю населения птиц полярно-пустынной и тундровой зон и безлесных ландшафтов лесотундры. Представители сибирского типа фауны преобладают по численности в лесотундровых редколесьях, северной и средней тайге и частично – в южной тайге. Транспалеаркты составляют наибольшую долю населения птиц поселков и городов от средней тайги до лесостепи, в техногенных и лугово-полевых ландшафтах, а также на реках и озерах от северной тайги до лесостепи. Представители остальных типов фауны не входят в число преобладающих, но их участие значимо в отдельных типах населения. Так, европейские виды выходят на второе место по доле в суммарном обилии птиц в южном лесном и лугово-полевом типах. Тибетские виды составляют значительную долю населения птиц горных тундр. Участие китайских видов становится значимым в северном и южном лесном и лугово-полевом типах, а монгольских – только в лугово-полевом типе. Наименее распространены средиземноморские виды и голаркты – участие первых заметно в поселках и городах южнее северной тайги, а вторых – в промышленно-техногенных ландшафтах.

Ярусное распределение населения птиц в целом соответствует ярусной структуре растительности и иных поверхностей и субстратов кормодобывания птиц. Это соответствие далеко не полное. Например, в лесных ландшафтах от южной тайги до лесостепи

в равной степени преобладают кронно- и наземно-кормящиеся птицы. С продвижением к северу доля кронников в лесных и редколесных ландшафтах снижается, а наземных и кустарниковых птиц – возрастает. По-видимому, это определяется не только изреживанием древостоев, но и относительным улучшением термических, защитных и кормовых условий наземного и кустарникового ярусов по сравнению с кронами деревьев. Аналогичным образом наземно-кормящиеся птицы доминируют над водно-кормящимися в тундровых и лесотундровых озерно-речных орнитокомплексах. Еще один пример такого несоответствия – высокая доля в редколесных и лугово-полевых ландшафтах кустарниковых птиц, которых значительно больше, чем представленность кустарникового яруса. Складывается впечатление, что в своем вертикальном распределении птицы не пассивно следуют за ярусной структурой растительности, а активно выбирают ярусы с лучшими условиями кормодобывания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе охарактеризованных различий экологических параметров выделенных типов населения птиц установлены основные тренды пространственных изменений рассматриваемых показателей орнитокомплексов Средней Сибири, которые сводятся к следующему.

Плотность населения птиц в наземных природных местообитаниях возрастает к югу с усложнением ярусной структуры фитоценозов и увеличением их продуктивности. Тем не менее в средней тайге суммарное обилие птиц меньше, чем в северной тайге и даже в лесотундре. Это объясняется тем, что с переходом от южной к средней тайге бореальные виды птиц в основном уже становятся малочисленными, а гипоарктические виды еще не столь многочисленны, как в северной тайге и лесотундре. Поэтому граница бореальных и гипоарктических орнитокомплексов имеет характер широкой переходной полосы, занимающей всю среднетаежную подзону. При этом две рассматриваемые группы видов занимают свои излюбленные местообитания. Бореальные виды тяготеют к более сомкнутым темнохвойным и смешанным лесам, в основном распространенным на юге и западе сред-

ней тайги. Гипоаркты предпочитают болота, редколесья, мари и разреженные светлохвойные леса в северной и восточной частях рассматриваемой подзоны. В промышленно-техногенных и особенно в селитебных ландшафтах по сравнению с природными плотность населения птиц возрастает за счет синантропных видов. В промышленно-техногенных ландшафтах также возрастает численность околородных и кустарниково-опушечных птиц по сравнению с малонарушенными территориями. В водно-околородных местообитаниях суммарное обилие птиц меньше, чем в наземных природных. В озерно-речных типах населения этот показатель также возрастает в южном направлении, наиболее заметно – в лесостепи.

Видовое богатство населения птиц, как и его суммарное обилие, возрастает к югу, хотя и в меньшей степени. Общее число встречаемых видов птиц достигает максимума в лугово-полевых ландшафтах за счет их биотопической разнокачественности и мозаичности. Наименьшее видовое богатство, как и плотность населения, отмечены в горных тундрах в связи с экстремальными природными условиями гольцового пояса. Число встречаемых видов в редколесном типе населения превышает таковое даже в более южных лесных типах, что определяется наиболее широким зональным, высотно-поясным и ландшафтным спектром занимаемых им местообитаний. Видовое богатство озерно-речных типов населения не возрастает к югу, а даже уменьшается южнее северной тайги и больше зависит от количества и разнокачественности водоемов, чем от их зональной и подзональной принадлежности. Доля водно-околородных видов птиц по отношению к таковым в наземных природных местообитаниях уменьшается в южном направлении.

Биомасса птиц возрастает к югу меньше, чем плотность их населения. Этот показатель в субарктическом равнинно-тундровом типе населения за счет высокой численности гусеобразных и ржанкообразных намного превосходит аналогичные во всех других типах, занимающих наземные природные местообитания. Еще большие значения отмечены в южном селитебном типе, а максимальные – в промышленно-техногенном типе при высоком обилии серебристой чайки на искусственных водоемах. Биомасса птиц в озерно-речных

местообитаниях больше, чем в наземных природных ландшафтах, при этом показатели уменьшаются от тундр до южной тайги и возрастают в подтаежных лесах и лесостепи.

В фаунистическом составе населения птиц зональных ландшафтов по количеству особей доминируют арктические виды в тундре и частично в лесотундре. Сибирские виды частично преобладают в лесотундре и южной тайге и полностью – в северной и средней тайге. Транспалеаркты становятся доминантами в азональных ландшафтах (лугово-полевых, южных селитебных и промышленно-техногенных), а также на озерах и реках южнее лесотундры. Представители других типов не входят в число преобладающих, но также имеют свои области ландшафтной преференции. Так, участие европейских видов становится заметным в лесах юга Средней Сибири и в лугово-полевых ландшафтах, тибетских – в горных тундрах, китайских – в лесных и лугово-полевых местообитаниях, а монгольских – только в лугово-полевых биотопах. Таким образом, фаунистический состав населения птиц по количеству особей в значительной степени зависит от современных ландшафтно-экологических условий. При этом представители каждого типа фауны имеют свою, более или менее обособленную территориальную зону преференции, в той или иной степени ландшафтно-экологически сходную с областью его формирования.

Ярусное распределение населения птиц не полностью соответствует представленности ярусов их местообитаний. Например, наземно-кормящиеся птицы преобладают в средне- и северотаежных лесах и на озерах, реках и их берегах, в лесотундре и тундре. Доля кустарниковых птиц наиболее велика в редколесных и лугово-полевых ландшафтах, где она больше, чем представленность кустарникового яруса. По-видимому, в своем вертикальном биотопическом распределении птицы не пассивно следуют за ярусной структурой растительности, а активно выбирают ярусы с лучшими условиями кормодобывания и наиболее благоприятными термическими и защитными параметрами. По энергетической значимости в рационе птиц преобладают беспозвоночные. Участие позвоночных и вегетативных частей растений наиболее заметно в равнинных тундрах и на водоемах, а семян

и плодов растений – в городах и поселках. Основные тенденции ландшафтно-зональных изменений рациона птиц Средней Сибири примерно те же, что и в Западной Сибири: преобладание беспозвоночных в составе кормов; увеличение роли позвоночных и вегетативных частей растений в северном направлении; возрастание доли семян и плодов, включая антропогенные корма, в селитебных и техногенных ландшафтах.

Работа поддержана проектом РФФИ № 17-04-00088.

ЛИТЕРАТУРА

- 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 современ. биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 519–528.
- Вартапетов Л. Г., Ларионов А. Г., Егоров Н. Н. Пространственное разнообразие населения птиц средней тайги Среднесибирского плоскогорья // Сиб. экол. журн. 2016. № 1. С. 13–23. [Vartapetov L. G., Larionov A. G., Egorov N. N. The spatial diversity of bird communities in the middle taiga of the Central Siberian Plateau // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. Iss. 1. P. 9–17.]
- Вартапетов Л. Г., Романов А. А., Шемякин Е. В. Современная классификация населения птиц Средней Сибири // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2018. Т. 25. С. 54–69.
- 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.
- Гармаев Е. Ж., Намжилова Л. Г., Ананин А. А. Разработка программы мониторинга биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях в бассейне озера Байкал // География и природ. ресурсы. 2016. № 5. С. 247–254.
- Жуков В. С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. 492 с.
- Кищинский А. А. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах // Экология, география и охрана птиц. Л., 1980. С. 121–133.
- Кищинский А. А. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука, 1988. 288 с.
- Литвинов Ю. Н., Чупин И. И. Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. 389 с.
- Птицы Советского Союза. 1951–1954. Т. 1–6. М.: Наука.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 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.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 754 с.
- Романов А. А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики / Русское общество сохранения и изучения птиц имени М. А. Мензбира. М., 2013. 360 с.
- Саловаров В. О., Кузнецова Д. В. Птицы техногенных ландшафтов Южного Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2005. 346 с.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 157 с.
- Sanderson F. J., Donald P. F., Palm D. J., Burfield I. J., van Bommel F. P. Long term population declines in Afro-Palaearctic migrant birds // Biol. Conserv. 2006. Vol. 131. P. 93–105.
- Gregory R. D., Vorisek P., van Strien A., Meyling W. G., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P., Burfield I. J. Population trends of widespread woodland birds in Europe // Biol. Conservation. 2007. Vol. 149. P. 78–97.

Landscape-ecological trends of spatial changes in the bird communities of Central Siberia

L. G. VARTAPETOV¹, A. A. ROMANOV², A. G. LARIONOV³, N. N. EGOROV³, E. V. SHEMYAKIN³

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

²*M. V. Lomonosov Moscow State University, Geographical Faculty
119991, Moscow, Leninskie gory, 1*

³*Institute of Biological Problems of Cryolithozone of SB RAS
677980, Yakutsk, Lenin av., 41*

Population density, species richness and total biomass of birds in Central Siberia are increasing in the southern direction. In terrestrial natural landscapes, the greatest values are noted: the total abundance of birds – in the southern forest type of the communities, species richness – in the meadow-field type, and total biomass – in the subarctic plain-tundra type. In the industrial-technogenic and southern residential types, the density and biomass of the bird communities increase, and the species richness decreases in comparison with natural ornithocomplexes. In aquatic habitats, the total abundance of birds and their species richness are decreasing and biomass is increasing compared to terrestrial ones. The representation of the types of fauna in the bird communities (by the number of individuals) is determined by the zones of their landscape preference, which have ecological similarity with the areas of their formation. Since birds actively choose tiers with the most favorable thermal, trophic and protective conditions, their vertical biotopic distribution to some extent does not correspond to the tier structure of their habitats.

Key words: bird communities of Central Siberia, population density, species richness, biomass, faunal composition, tier distribution.