

Особенности изучения пространственно-типологической изменчивости населения отдельных групп видов птиц и их распределения (на примере врановых)

Ю. С. РАВКИН¹, О. А. ОДИНЦЕВ², И. Н. БОГОМОЛОВА¹

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

²Омский государственный педагогический университет
644099, Омск, наб. Тухачевского, 14
E-mail: odintsevoa@mail.ru

Статья поступила 14.09.2022

После доработки 23.09.2022

Принята к печати 27.09.2022

АННОТАЦИЯ

Для выявления пространственно-типологической структуры и организации населения врановых Северной Евразии проанализированы усредненные за первую половину лета (16.05–15.07) результаты учета птиц в период с 1880 по 2019 г. (с перерывами и преимущественно с 1960 г.). В сборе этого материала за 110 лет участвовали в общей сложности 352 исследователя. Обработка данных проведена с использованием методов многомерной статистики, включая кластерный анализ и линейную качественную аппроксимацию матриц связи, а также градиентный и экспертный подходы. В результате выявлены основные территориальные тренды в сообществах врановых и коррелирующие с ними природно-антропогенные режимы, оценена связь пространственной изменчивости населения этих птиц с неоднородностью местообитаний. Показана квазифрактальность пространственной дифференциации сообществ. Анализ групп врановых, выделенных с помощью факторной классификации, дал неудовлетворительный результат аппроксимации пространственно-типологической изменчивости их населения по показателям обилия на уровне типа ландшафтного урочища и достаточно высокую информативность классификации видов по обилию по всем 8144 местообитаниям. Удовлетворительного объяснения неоднородности сообществ врановых удалось добиться только после усреднения показателей обилия по группам ландшафтов. Представление о них не удалось получить с помощью кластерного анализа и лишь использование градиентного и экспертного (умозрительного) подходов с последующей оценкой информативности представлений можно считать приемлемыми для получения таких обобщений. Использование указанных приемов увеличило оценку информативности представлений по усредненным показателям обилия в 7 раз по объясненной дисперсии и в 3 раза по множественному коэффициенту корреляции. При этом структурные классификации по видам и особенно территориальным сообществам приобретают двумерный ретикулярный (сетчатый) вид. Формализованная классификация видов врановых по сходству распределения в семь, а населения почти вдвое информативнее, чем экспертно-умозрительные представления.

Ключевые слова: врановые, Северная Евразия, распределение, территориальная неоднородность населения, квазифрактальность, кластерный и градиентный анализ, качественная аппроксимация, факторы среды.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование, послужившее основой для написания статьи, выполнено в рамках факторной зоогеографии [Равкин, Ливанов, 2008]. Ее особенность заключена не только в обязательном выявлении факторов среды, коррелирующих или определяющих географическую изменчивость животного населения, но и в переходе при анализе и описании из реального хронологического в виртуальное типологическое многомерное факторное пространство. Методической особенностью работ, выполняемых в рамках этого направления, служат факторный (в математическом понимании) и кластерный (последний ранее называли автоматической классификацией) анализы. После этого оценивают силу и общность связи изменчивости населения и основных структурообразующих факторов или их сочетаний из числа выявленных в процессе анализа и предметной интерпретации его результатов. Эти показатели рассчитывали с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи – одного из методов регрессионного анализа. Классификация и оценка связи выполнены на основе матрицы коэффициентов сходства по количественным признакам.

Подобные исследования, помимо чисто познавательного, теоретического смысла, имеют и важное прикладное значение. Оно сводится к возможности вторичного использования собранных для анализа данных, составления прогнозов в пространстве для заполнения “белых пятен” на необследованных территориях по известным для них факторам среды, а также во времени – для предсказаний грядущих изменений в животном населении. Для этого используют прогнозные сведения об изменении площадей местообитаний животных и отличий в основных факторах среды – антропогенных и природно-географических.

Наша статья впервые дает представление об изменчивости населения врановых по всей территории Северной Евразии в границах СССР на 1990 г. Предшествующие обобщения были проведены лишь по орнитокомплексам в целом, по отдельным регионам в пределах этой территории, или выполнены по орнитофауне, т.е. без использования информации по обилию птиц. Показана квазифрактальность населения врановых, в первую очередь самоподобие в его неоднородности как по от-

дельным регионам, так и в целом по обследованной территории. В. В. Исаева [2003] считает, что “Природные, в частности, биологические структуры – стохастические, хаотические фракталы, или квазифракталы; повторяемость их структуры в разном масштабе неполна и неточна – это “обрубленные” фракталы. Некоторые исследователи, например, С. Д. Хайтун [1996], приходят к заключению, что фракталы не являются реально существующими объектами, а реальные системы могут быть только фракталоподобными” (с. 40).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для расчетов и анализа взяты материалы из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Равкин, Ефимов, 2009]. Значительная часть их опубликована. Использованы оценки обилия 17 видов врановых (считая с так называемой “чумазой” вороной – помесью черной и серой ворон) в 8144 местообитаниях. В сборе данного материала участвовали 352 орнитолога. Все учеты проведены на территории бывшего Советского Союза в границах 1990 г. Для анализа распределения врановых и неоднородности их населения взяты материалы только по ландшафтам суши и материковым водно-околоводным местообитаниям, исключая птичьи базары.

Проведение кластерного анализа больших массивов данных сопряжено с рядом серьезных затруднений. Поэтому в предыдущих работах мы “избавлялись” от обилия материалов, усредняя их по выделам карт растительности после предварительного расчета средних по данным, собранным в одних и тех же местообитаниях в разные годы, поскольку анализ межгодовых отличий в сообществах птиц представляет собой отдельную задачу. Ее можно решать по территориям, обследованным многократно, в течение многих лет. Большинство же использованных нами данных собрано в той или иной местности только за один летний сезон и позднее учеты, как правило, не повторяли.

В исследованиях, послуживших основой для написания настоящей статьи, сначала мы попытались ничего не усреднять, за исключением материалов, собранных за один летний сезон с недельной, двухнедельной или подекадной повторяемостью на одних и тех же

маршрутах. Для анализа использованы результаты учетов птиц с 16 мая по 15 июля в периоды с 1880 по 1907, с 1935 по 1941 и с 1945 по 2019 г. При этом большая часть материалов собрана после 1960 г. Большинство участников сбора упомянуты в наших предыдущих публикациях. В этой статье из-за ограниченности допустимого объема мы упоминаем только часть обобщающих монографий и статей [Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Жуков, 2006; Цыбулин, 2009; Торопов, Бочкарева, 2014; Железнова, Лепша, 2016; Равкин и др., 2016, 2020; Железнова, 2017; Железнова, Вартапетов, 2018; Железнова, Костылева, 2018; Климова, Торопов, 2018; Ливанов, 2021]. В этих публикациях приведен почти полный список участников исследований и дано библиографическое описание использованных работ. Места проведения их показаны на рис. 1. На нем четко видна сравнительно высокая “густота” мест проведения учетов на исследуемой территории. Однако нельзя не отметить и некоторую неоднородность в их распределении. Так, в окрестностях ряда городов, где больше орнитологов (Москва, Казань, Екатеринбург, Новосибирск, Томск, Владивосток), собран гораздо больший объем материала (по числу мест проведения учетов). В ряде регионов, наоборот, количество таких участков меньше (часть Средней Азии, а также Средней, Северо-Восточной и Северо-Притихоокеанской Сибири), но в целом материала уже достаточно для анализа распределения врановых на столь обширной и разнородной территории, как Северная Евразия.

Методы маршрутного учета птиц и перевода результатов относительных учетов на площадь описаны ранее [Науне, 1949; Равкин, 1967; Равкин Е., Челинцев, 1999; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 2020]. При обработке данных применены в основном алгоритмы факторной классификации (для выявления трендов в населении птиц и основных структурообразующих факторов) и линейной качественной аппроксимации для оценки связи изменчивости орнитокомплексов с неоднородностью среды [Куперштох, Трофимов, 1975; Трофимов, 1976; Равкин и др., 1978; Равкин, Ливанов, 2008]. Расчеты по программе “Факторная классификация”, при использовании которой объем анализируемой матрицы коэффициентов сходства не ограничен, по всем материалам заняли почти шесть су-

ток непрерывного счета. Но сложности появляются не при проведении агрегации, а при интерпретации ее результатов. Основные затруднения возникли при объяснении выделенных кластеров из-за многомерности связей их состава с разными факторами среды, одинаково влияющими на степень сходства различных орнитокомплексов и невозможности “удержать в голове” все или даже основные сочетания факторов.

Алгоритм линейной качественной аппроксимации матриц связи с помощью выделенных градаций факторов не предусмотрен для работы со столь большими выборками, поэтому расчеты выполнены нами на подвыборках. Для этого всю совокупность вариантов населения перед проведением расчетов с помощью генератора случайных чисел или бинарным способом делили на подвыборки. В последнем случае – сначала пополам, и далее таким же образом на подсовкупности, объемом примерно до одной шестнадцатой части выборки. По этим подборкам и проведены оценки. При затруднениях или невозможности объяснения выделенных кластеров приходилось использовать традиционные подходы: градиентный (по заданным направлениям, например абсолютным высотам местности) или экспертный (не строго формализованный).

Выявление региональных особенностей пространственной неоднородности животного населения логичнее всего начинать с анализа видового состава в целом или размещения отдельных видов, поскольку именно преференции в их распределении в совокупности и определяют изменчивость территориальных сообществ. Как правило, основные тренды в распространении животных и их комплексов весьма сходны. Но обычно начинают с анализа и описания неоднородности населения, что обусловлено более четкими закономерностями в неоднородности комплексов животных. Очевидно, это определяет большая их эмерджентность, т. е. свойства целого, не сводимого к простой сумме его частей. Дискретность в распространении отдельных видов заметно выше, обычно труднее интерпретируется и, как правило, многообразнее из-за высокой степени уникальности в распределении.

Основными методами изучения территориальной изменчивости животного населения

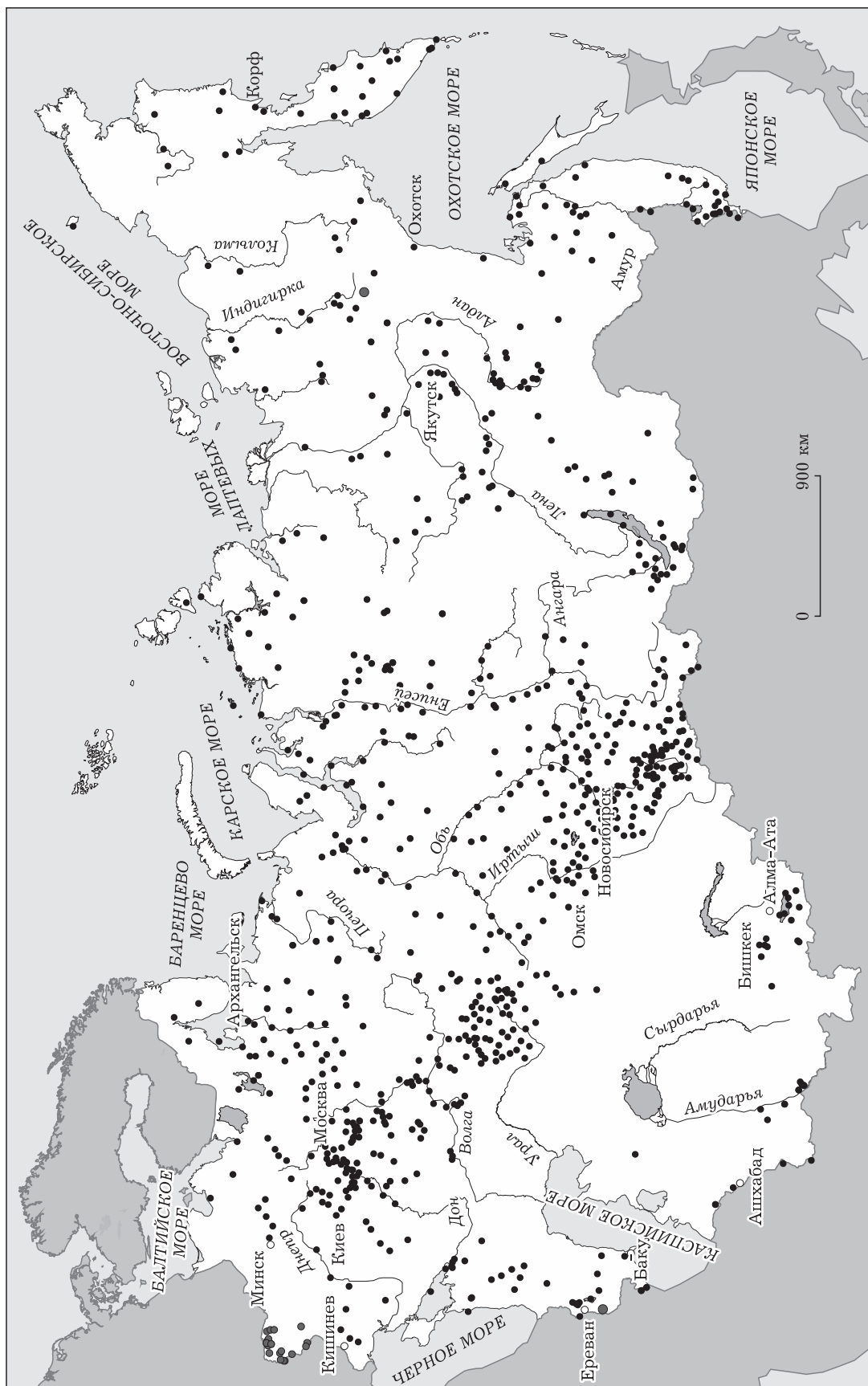


Рис. 1. Места проведения учетов врановых в первой половине лета в период с 1880 по 1919 г. (картографическая основа – по Атласу СССР, 1983)

можно считать кластерный анализ и линейную качественную аппроксимацию с помощью выделенных градаций для оценки информативности его результатов [Равкин, Ливанов, 2008]. Эти алгоритмы обеспечивают надежные результаты при сравнительно небольших объемах анализируемых материалов. По мере увеличения размера выборки происходит накопление переходных проб и случайно “выпадающих” из основных трендов показателей, а по отдельным подсовкупностям животных – и нулевых вариантов, когда в данном месте не встречено ни одного вида исследуемой группы.

У населения птиц в целом четко прослеживается связь с “пейзажными” характеристиками среды, в частности с типом растительного покрова: тундровым, лесным, лесостепным (лесолуговым), лугово-полевым, болотным, пустынным, урбанизированным и водно-околоводным. Есть для этих типов местообитаний и специфичные лидирующие по обилию виды. Например, соответственно по основным типам растительности – это лапландский подорожник, зяблик, полевой жаворонок, желтая трясогузка, воробьи, сизый голубь, береговая ласточка и др. У врановых распределение видов очень сходно в базовой части. Как правило, они толерантны к среде в биотопическом плане. Для них прежде всего значима кормность, а в гнездовой период – возможность устройства гнезд. Врановые весьма сходны в этом плане. Их, как правило, привлекают корма антропогенного происхождения, и абсолютно неважно, где они имеются, главное – их доступность и количество. Для устройства гнезд важно наличие рослых деревьев или высоких кустарников. Поэтому врановые избегают тундр, в основном равнинных, при занимаемых ими значительных площадях, а также болот и водных местообитаний, кроме побережий. Но даже в этих участках по границам и экотонам врановые нередки. Используемые нами материалы из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН собраны без учета экотонных и пограничных эффектов, что породило дополнительные сложности при интерпретации.

С увеличением исследуемой территории и объема собранного материала возрастает количество переходных (промежуточных) вариантов и уникальных проб, что суще-

ственно затрудняет составление окончательной (идеализированной) классификации. Кроме того, на кластеризацию по большим матрицам сходства уходит очень много времени, а на расчет коэффициентов сходства, даже при значительном числе обследованных местообитаний, – существенно меньше. Поэтому анализ неоднородности населения врановых мы начали с кластеризации отдельных видов по их распространению.

Названия видов птиц даны по А. И. Иванову [1976].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Классификация видов по сходству в распределении

Экспертный анализ ареалов врановых и предпочтения ими местообитаний дает представление о четырех типах распределения. Первый из них целесообразно разделить на три подтипа и, кроме того, первый подтип – на два класса. В итоге экспертная классификация врановых по сходству распределения включает виды:

1 – широко распространенные (сорока, ворон),

1.1 – без четкого предпочтения местообитаний,

1.1.1 – западные (серая ворона),

1.1.2 – восточные (черная и большеклювая вороны, голубая сорока, даурская галка),

1.2 – предпочитающие леса (сойка, кукушка, кедровка),

1.3 – предпочитающие открытые и мозаичные местообитания (грач, галка),

2 – узкоареальные южные (пустынный ворон, саксаульная сойка),

3 – узкоареальные срединные, в местах наложения ареалов серой и черной ворон (чумаза ворона),

4 – узкоареальные горные (альпийская галка, клушица).

Формализованная классификация этих 17 видов (считая с чумазой вороной) с помощью кластерного анализа выполнена по всем видам врановых, встреченным во время учетов в первой половине лета на всей территории, где проведены исследования. Для составления этой классификации сначала рассчитывались коэффициенты сходства Жаккара – Наумова для количественных признаков по всем

видам в 8144 пробах (обследованных местообитаниях). Затем с помощью программы факторной классификации проведено объединение видов в группы. При первом шаге агрегации лишь два вида (сорока и серая ворона) по сходству в распределении были объединены в единую группу. В остальных осталось по одному виду. Повторная агрегация на матрице межгруппового сходства первой классификации привела к образованию уже 12 групп, девять из которых остались по числу видов одиночными. В окончательном варианте классификации шесть из этих видов экспертно объединены. В первую из них вошли саксаульная сойка и пустынный ворон, во вторую – клушица и альпийская галка, в третью – черная и чумазная вороны. Экспертное объединение связано с недостаточным материалом по пустынным и высокогорным местообитаниям, а по воронам – с низкой численностью гибридной формы.

В конечном результате классификация видов врановых по сходству их распределения представлена девятью группами. По ним составлен структурный граф, на котором четко видны три ряда изменений и одна одиночная группа пустынных видов (рис. 2). При этом два ряда – западный и срединный – составлены видами со сходными оценками распределения, как между рядами, так и группами одного ряда внутри них (2–4 %). Остальные группы слабо связаны с ними (0,02–1 %), но две из них имеют значимое сходство друг с другом (4 %). Это позволяет выделить три надтипа: I – Западный (от западных границ рассматриваемой территории до восточных границ Забайкалья); II – Восточный (от западных границ Даурии до Тихого океана); III – Южный (Среднеазиатский). Первый надтип можно разделить на два типа распределения (ряда): I.1 – собственно Западный (от западных границ до Енисея) и II.1 – Срединный (от Енисея до Забайкалья включительно). Это деление связано не с границами распространения видов (их ареалов), а с областью сходства предпочитаемых ими территорий и местообитаний. Указанные типы (вертикальные ряды) разделены на девять подтипов, каждый в соответствии с окончательным (идеализированным) разбиением, которое выполнено на основе факторной классификации. Состав видов, вошедших в каждый подтип, приведен

на рис. 2. Кстати, клушица и альпийская галка не выделены как пустынные виды в отдельный надтип, так как имеют значимое сходство с распределением черной и чумазой ворон, которые проникают в горные ландшафты Алтае-Саянской физико-географической страны и Средней Азии, в отличие от равнинных областей, где сравнительно часто встречается в основном серая ворона.

К л а с с и ф и к а ц и я н а с е л е н и я

Попытка использовать кластерный анализ сообществ врановых в целом по всем видам успехом не увенчалась, даже при исключении нулевых проб, т. е. местообитаний, где не встречен ни один из видов врановых. Это связано с невозможностью однозначно объяснить выделенные кластеры (группы) факторами среды или спецификой деления исследуемой территории на физико-географические страны, ландшафты, типы растительности или по кормности отдельных участков. Поэтому в анализе использовали градиентный подход, который заключается в оценке корреляции (регрессии) по заданным направлениям рассмотрения, например, по широте (зональности) или по долготе (провинциальности по физико-географическим странам). Кластерный анализ направлен на поиск естественных трендов, имманентных для анализируемых групп животных, а также факторов среды, определяющих эти тренды. Кроме них в расчеты включены оценки локальных факторов – застроенности, рудеральности и др. Эти факторы и их сочетания (природно-антропогенные режимы) взяты из публикации Ю. С. Равкина с соавт. [2022] и относятся к населению всех видов птиц в целом. Подборка вариантов населения врановых для проведения расчетов выполнена с помощью генератора случайных чисел. Расчеты вели по 503 вариантам (1/16 части общей выборки, таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ

Информативность экспертной классификации видов по сходству распределения может быть оценена по имеющимся данным системой прямых и обратных признаков. Совокупности, состоящие из двух и более видов, задают для оценки информативности в качестве прямой градации, т. е. перечнем всех вошед-

Классификация врановых по сходству распределения

Надтипы I – III (вертикальные ряды)

I. Западный

II. Восточный

III. Южный (Среднеазиатский)

Типы (горизонтальные ряды) 1.1 – 3.1

1.1 – собственно-западный

1.2 – срединный

2.1 – собственно-восточный

Подтипы I.1.1 – III.1.1

Виды, предпочитающие:

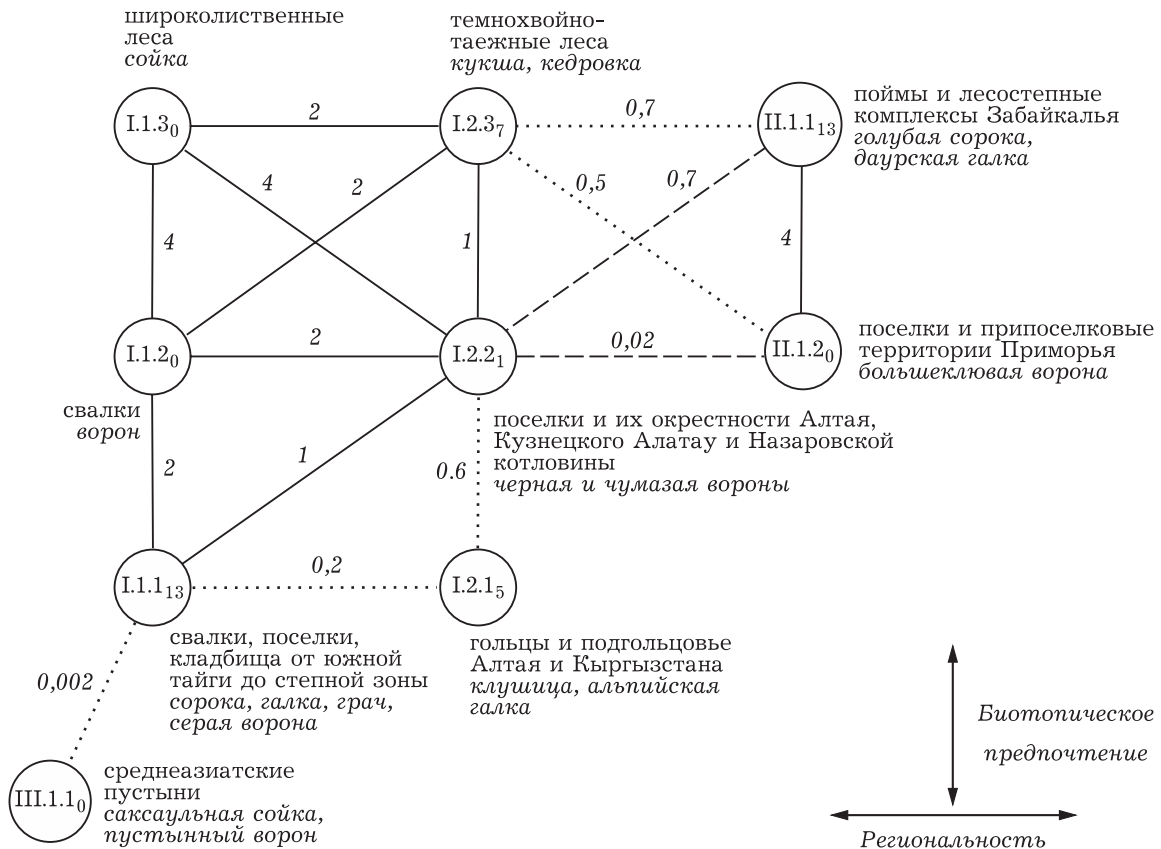


Рис. 2. Структура распределения врановых Северной Евразии.

I.1.1–III.1.1 номера надтипов, типов (вертикальных и горизонтальных рядов) и подтипов распределения врановых; цифры у номеров таксона – среднее сходство в распределении видов, вошедших в подтип, рядом – название видов, отнесенных к нему. Сплошными линиями показаны значимые связи подтипов (порог 2 %), прерывистой чертой – максимальные связи при отсутствии значимых, пунктиром – дополнительные. Расчеты связи выполнены по исходным данным

ших в нее видов. А для одиночных видов используется обратный признак, задаваемый группой всех видов, кроме указанного одиночного. По результатам этой оценки классификация учитывает в целом 23 % дисперсии (множественный коэффициент корреляции – 0,48).

Формализованная классификация видов по сходству их распределения учитывает

69 % дисперсии матрицы сходства (коэффициент корреляции разбиения и неоднородности сходства в распределении равен 0,83, структура этих отличий соответственно 73 % и 0,85). Таким образом, формализованная классификация более информативна, чем экспертная (по учетной дисперсии матрицы сходства втрое, по корреляции ее с разбиением – в 1,7 раза).

На основании иерархической классификации и структуры можно говорить о влиянии на распределение видов врановых региональных отличий среды, включая плотности народонаселения и биотопического предпочтения врановыми местообитаний: во-первых – свалок и застроенных территорий; во-вторых, и в меньшей степени – незастроенных и незаболоченных ландшафтов от южной тайги до степной зоны. Это связано с урбанизацией, рудеральностью и облесенностью с предпочтением широколиственных или темнохвойных таежных лесов. Последнее определяют кормовые предпочтения: сойкой – семян дуба, кедровкой и кукушкой – кедра (сибирской сосны) и/или других хвойных. Распределение пустынных и высокогорных видов специфично и связано с открытыми и мозаичными ландшафтами равнин или высокогорий (от субальпийки до нивального пояса).

Информативность классификации населения врановых равна 12 % (коэффициент множественной корреляции – 0,35, (см. таблицу). Этого явно недостаточно для объяснения организации их населения. Следует отметить, что по населению всех видов птиц классификация орнитокомплексов той же территории учитывает 48 % дисперсии матрицы сходства (коэффициент корреляции – 0,69), т. е. в 4 и 2 раза больше. Поэтому при анализе населения врановых необходимо было использовать традиционные экспертный и градиентный подходы. Для этого анализируемая подсовокупность (без нулевых проб) была разделена сначала по физико-географическим странам, а затем по зонам и группам вариантов: 1 – городов (включая парки, скверы, кладбища); 2 – по-

селков (включая застроенные коллективные сады); 3 – свалок бытовых отходов; 4 – болот; 5 – водно-околоводных материковых биотопов; 6 – всех прочих местообитаний.

По выделенным группам были рассчитаны простые средние без учета площадей, занимаемых отдельными местообитаниями. На матрице коэффициентов сходства Жаккара – Наумова по населению врановых (без нулевых проб, кроме тех, которые приходится на тундровые полярно-островные и материковые равнинные, а также полярные уральские территории) проведена факторная классификация. Ноли в указанных тундровых пробах означают, что для этой зоны они естественны и преобладают в выборке, поскольку врановые избегают тундр и гнездятся в их пределах очень редко. На этой территории изредка встречали лишь ворона и залетных серых и черных ворон. В более южных зонах – от лесотундровой до пустынной – врановые контролируют территорию, облетая все местообитания. В ряде участков они не встречены при проведении учетов из-за временно малой кормности части этих местообитаний. Такие варианты при кластеризации исключены из расчетов по территориям южнее материковых равнинных тундр. Это связано с полной неопределенностью нулевых значений. По предметным соображениям они очень близки к бесконечно малым показателям, хотя формально отличаются от них на 100 %. В то же время два равных бесконечно малых значения абсолютно сходны. При факторной классификации все нулевые значения образуют облако одиночных групп, а бесконечно малые объединяются между собой по сходству. Можно, конечно,

Сила и общность связи территориальной изменчивости летнего населения врановых Северной Евразии и факторов среды (доля учтенной дисперсии матрицы сходства, %)

Фактор, режим	Оценка связи	
	индивидуальная	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность (зональность, подзональность, поясность)	8	8
Тип растительности	4	10
Провинциальность	3	11
Макрорельеф (горы – равнина)	3	11
Состав лесобразующих пород	2	12
Застроенность	2	12

вставить фиктивный вид, присвоив ему бесконечно малые значения, что существенно увеличит информативность деления, однако предметного объяснения объединения в одну группу нулевых проб по-прежнему не будет.

Исключение из анализа нулевых проб нередко применяется при моделировании MAX-ENT [Phillips et al., 2006; Warren, Seifert, 2011]. Этот подход позволяет проводить расчеты без мест, где вид отсутствует [Rebello Jones, 2010; Warren, Seifert, 2011; Yackulic et al., 2013]. Исключение нулевых значений при классификации сообществ облегчает интерпретацию разбиения. Расчет информативности представлений о связях изменчивости населения и среды, а также средних по таксону показателей обилия птиц проводят с использованием ранее исключенных нулевых значений.

Подобная подборка средних при использовании кластерного анализа позволила выявить группы, связанные с облесенностью (по зонам и поясам), с тепло- и влагообеспеченностью (зональностью, подзональностью, провинциальностью, континентальностью климата), рудеральностью и застроенностью, а также составить классификацию и выявить пространственно-типологическую структуру населения врановых (рис. 3). Такая структура на уровне подтипа населения представима в виде трех вертикальных рядов, которые иллюстрируют изменчивость, связанную с кормностью местообитаний (судя по плотности населения врановых), т. е. фактически с рудеральностью и застроенностью, и отчасти с теплообеспеченностью, заболоченностью, а также с наличием и/или отсутствием побережий рек и водоемов. Тепло- и влагообеспеченность формирует неоднородность населения не только в настоящее время, но и определяла ее в ледниковый период. С теплообеспеченностью связаны отличия сообществ к западу и востоку от Байкала. В Срединный тип входит и население горных алтае-саянских и среднеазиатских ландшафтов, в то время как равнинные и предгорные лесостепные варианты сообществ этих регионов включены в Западный тип. Вертикальные ряды разделены на пять подтипов населения каждый:

- . 1 – тундровых;
- . 2 – болотных и околотовных местообитаний;

. 3 – прочих незастроенных территорий, кроме свалок бытовых отходов;

. 4 – городов и поселков;

. 5 – свалок бытовых отходов.

При этом сходство населения врановых возрастает с севера на юг, а также, как правило, оно выше в Западном и Срединном рядах по сравнению с Восточным, что коррелирует с плотностью населения людей, через количество антропогенных кормов.

Деление на три типа (горизонтальных ряда) населения врановых: Западный, Срединный и Восточный (Притихоокеанский), определяет распределение серой вороны с запада до Енисея, голубой сороки и даурской галки – от Тихого океана соответственно до Забайкалья и Алтая, а также большеклювой вороны – примерно до Благовещенска. Целесообразность разделения исследуемой территории на три ряда изменений сообществ врановых связана с очень низким сходством подтипов их населения Притихоокеанского типа с аналогичными таксонами второго (Срединного) надтипа. Отличия этих рядов друг от друга обусловлены континентальностью из-за различий температур воздуха в зимнее время, а также влиянием климатических факторов в ледниковый и послеледниковый периоды. Дизъюнкцию современных ареалов ряда амфибореальных животных В. В. Дубатов и О. В. Костерин [Dubatolov, Kosterin, 2000] и В. И. Соловьев с соавторами [Solovyev et al., 2015] объясняют похолоданием после климатического оптимума голоцена. С последним, видимо, связана дизъюнкция ареалов черной вороны и голубой сороки, которые встречаются и в Европе, в южной части атлантического побережья, а также распространение даурской галки и большеклювой вороны. Каждый из трех вертикальных рядов (надтипов) разделен на пять подтипов, что совпадает со степенью кормности местообитаний (на севере отчасти с облесенностью в соответствии с возможностью устройства гнезд, т. е. с наличием деревьев или высокорослых кустарников). Первые из этих подтипов (I.1, II.1 и III.1) образуют первый тип и включают население полярных островов и равнинных тундр (в I.1 и полярно-уральских). Здесь плотность населения и видовое богатство минимальны. Во вторую группу подтипов (второго горизонтального типа) входят сообщества

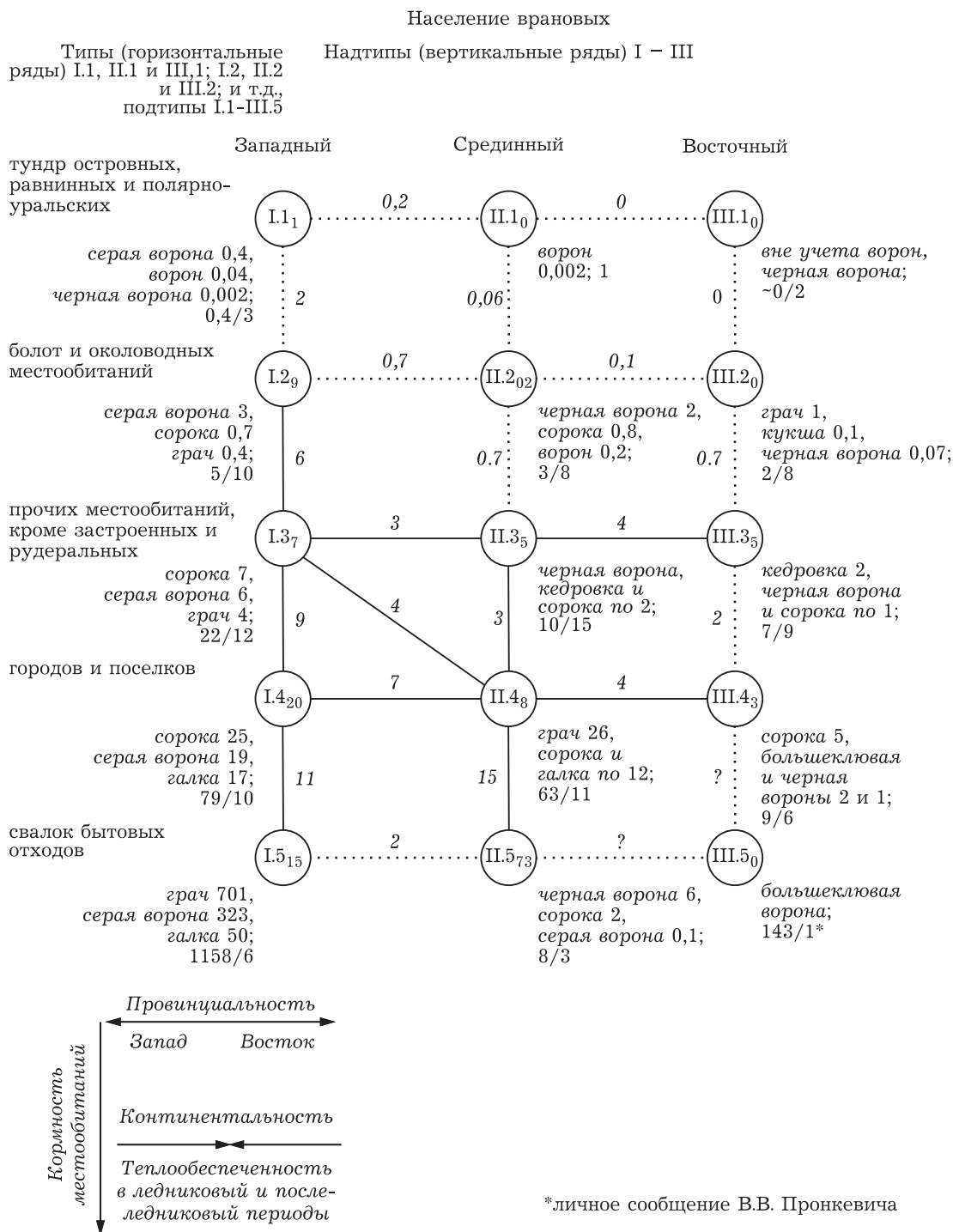


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения врановых Северной Евразии.

Рядом с названием трех лидирующих видов приведены показатели их обилия, плотности населения (особей/км²) и видового богатства (число встреченных видов). Около номера подтипа указано среднее сходство вариантов, отнесенных к нему, у связи подтипов – их сходство. Связи, обозначенные сплошной линией, имеют значимое сходство (4 % и более), пунктиром – дополнительные. При построении графа использованы только вертикальные, горизонтальные и диагональные связи между соседними подтипами, после их экспертного размещения на графе по возрастанию номеров

болот и водно-околоводных местообитаний, в третью – остальных территорий, кроме застроенных и рудеральных. Последние входят в четвертую и пятую группы подтипов и включают население врановых в городах, поселках, застроенных садово-огородных участках и, соответственно, на свалках бытовых отходов. В Западном надтипе сообществ плотность населения неуклонно увеличивается к свалкам, а видовое богатство сначала увеличивается, а потом, начиная с городов и поселков до свалок, – уменьшается. В Срединном вертикальном ряду характер изменений аналогичен, только на свалках, видимо, из-за недостаточного объема собранных материалов отмечено меньшее обилие врановых, чем в таком же подтипе Западного ряда.

Состав лидирующих видов (первых трех по обилию) однообразен и включает ворон (кроме чумазой), ворона, грача, сороку, галку, и лишь кедровка вошла в лидеры в срединных и восточных местообитаниях (подтипы II.3 и III.3), а кукша – только на восточных болотах (III.2). Заданное разделение, с одной стороны, близко к делению на принятые группы ландшафтов, с другой стороны, подвыборки объединены независимо от зонально-подзональной принадлежности, но с сохранением отличий по группам физико-географических стран (западных, срединных и восточных).

Обычно структура населения птиц представима в виде одного, реже двух рядов с некоторым количеством отклонений от него. В первом случае структуру изменений можно считать почти одномерной. По врановым структура двумерна и ретикулярна, т. е. представима в виде решетки. По ней можно судить не только о вертикальных, но и о горизонтальных рядах изменений. Вертикальные ряды можно считать надтипами населения, а горизонтальные – типами, поскольку вторые имеют меньшее внутреннее сходство. Как вертикальные, так и горизонтальные ряды образованы подтипами населения (I.1–III.5). С учетом не только этого деления, но и сходства всех подтипов и рядов населения врановых между собой информативность такой классификации и структуры вместе равна 49 % дисперсии матрицы сходства (коэффициент множественной корреляции – 0,69). Эти оценки рассчитаны на уровне подтипов населения с учетом значимых связей, отраженных

на графе, после усреднения исходных показателей обилия по группам ландшафтов. На исходных показателях при расчете по четверти всей выборки в 8144 пробах (по 2036 с нулевыми значениями обилия), подобранных бинарным способом, только по подтипам населения и значимым связям (6 % и более) учтенная дисперсия равна в среднем всего 7,8 % (7,2–8,1 %, коэффициент корреляции – 0,28), т. е. в 6 и 2,5 раза меньше. Таким образом, объяснение изменчивости населения врановых по обилию в ранге ландшафтного урочища нельзя считать удовлетворительным и только по группам ландшафтов информативность представлений о нем достаточно высока, хотя в этом случае, конечно, сказывается близость по составу групп ландшафтов и подтипов классификации.

Деление на надтипы и типы по вертикальным и горизонтальным трендам в одной классификации встречается нечасто и, по сути, представляет собой объединение двух классификаций. Именно так упорядочены представления о неоднородности физико-географических стран и широтно-зональных областей господствующих ландшафтов в Атласе СССР [1983].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ населения врановых показал достаточно высокую информативность классификации видов по сходству в распределении по всем 8144 местообитаниям и неудовлетворительную на этих же пробах аппроксимацию пространственно-типологической изменчивости сообществ по обилию на уровне типа ландшафтного урочища. Удовлетворительное объяснение неоднородности населения врановых получено только после усреднения показателей обилия по группам ландшафтов. Представления о них не удалось получить с помощью кластерного анализа и лишь использование градиентного и умозрительно-экспертного подходов с последующей оценкой информативности дало удовлетворительный результат. Таким образом, эти методы можно считать приемлемыми для таких обобщений. Оценка информативности представлений по усредненным показателям обилия увеличилась в 7 раз по объясненной дисперсии и втрое – по множественному коэффициенту корреляции. При этом структурные классифи-

кации по видам и особенно территориальным сообществам приобретают двумерный ретикулярный (сетчатый, трехрядный) вид.

Наличие вертикальных и горизонтальных рядов (надтипов и типов населения) на схемах иллюстрирует квазифрактальность распределения и территориальной неоднородности сообществ врановых, т. е. значительное сходство (повторяемость) влияния основных факторов среды в разных группах физико-географических стран. По врановым прослежена значительная индифферентность по отношению к облесенности (ярусности), зональности и типу растительности. Определяющим для этой группы птиц следует считать кормность местобитаний, в то время как по населению всех видов четко прослежены зависимости от ландшафтных (пейзажных) характеристик среды.

Авторы искренне признательны В. В. Дубатову и Б. Н. Фомину за критическое прочтение статьи и ряд ценных советов по ее улучшению, а также А. М. Долгих за экспертную оценку лидирующих видов врановых на свалках Приамурья и В. В. Пронкевичу за сведения о численности там же большешкуловой вороны. Исследования, послужившие основой для написания статьи, поддержаны ФНИ государственной академии наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS – 2021–002.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас СССР. ГУГК при СМ СССР. М., 1983. 260 с.
- Железнова Т. К. Птицы в нефтегазовых районах Приамурья. М.: ИПО “У Никитских ворот”, 2017. 140 с.
- Железнова Т. К., Вартапетов Л. Г. Птицы среднетаежного Приамурья (Западная Сибирь). М.: ИПО “У Никитских ворот”, 2018. 196 с.
- Железнова Т. К., Лепка В. А. Птицы Томского Прикетья. М.: Изд-во Проспект, 2016. 224 с.
- Железнова Т. К., Костылева Н. А. Птицы болот лесной зоны Западной Сибири. М.: ИПО “У Никитских ворот”, 2018. 160 с.
- Жуков В. С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 2006. 492 с.
- Иванов А. И. Каталог птиц СССР. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1976. 276 с.
- Исаева В. В. Синергетика для биологов. Вводный курс: учеб. пособие. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2003. 125 с.
- Климова Н. В., Торопов К. В. Птицы города Кемерово и его окрестностей. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2018. 178 с.
- Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Автоматическое выявление макроструктуры системы // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск, 1975. Ч. 1. С. 67–83.
- Ливанов С. Г. Птицы Урала. Новосибирск: СО РАН, 2021. 226 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2005. 304 с.
- Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках: сб. докл. семинара-совещания, г. Пущино-на-Оке. М.: Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 143–155.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. С. 66–75.
- Равкин Ю. С., Бабенко В. Г., Стишов М. С., Пронкевич В. В., Лялина М. И. Эколого-географическая изменчивость летнего населения птиц притихоокеанской части России // Сиб. экол. журн. 2020. Т. 27, № 6. С. 689–703 [Ravkin Yu. S., Babenko V. G., Stishov M. S., Pronkevich V. V., Lyalina M. I. Ecogeographical Variability of the Summer Bird Population in the Pacific Part of Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, N 6. P. 577–589].
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Железнова Т. К., Торопов К. В., Вартапетов Л. Г., Миловидов С. П., Юдкин В. А., Жуков В. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Касыбеков Э. Ш., Ананин А. А., Бочкарева Е. Н. Пространственно-типологическая неоднородность и экологическая организация летнего населения птиц Среднего региона Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 1. С. 103–116 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Zheleznova T. K., Toropov K. V., Vartapev L. G., Milovidov S. P., Yudkin V. A., Zhukov V. S., Gureev S. P., Pokrovskaya I. V., Kasybekov E. Sh., Ananin A. A., Bochkareva E. N. Spatial-Typological Heterogeneity and Environmental Organization of the Summer Population of Birds in the Middle Region of Northern Eurasia // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 1. P. 86–97].
- Равкин Ю. С., Ефимов В. М. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Артика (ИП Жерносенко С. С.), 2009. С. 205–214.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ананин А. А., Ивлиев В. Г., Железнова Т. К., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Жуков В. С., Преображенская Е. С., Стишов М. С., Торопов К. В., Равкин Е. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В., Лялина М. И. Эколого-географическая организация и структура летнего населения птиц Северной Евразии // Журн. общ. биологии. 2022. Т. 83, № 4. С. 302–320.
- Торопов К. В., Бочкарева Е. Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30–40 лет спустя. Новосибирск: Наука-центр, 2014. 394 с.
- Трофимов В. А. Качественный факторный анализ матрицы связи в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск, 1976. С. 24–36.

- Хайтун С. Д. Механика и необратимость. М.: Янус, 1996. 446 с.
- Цыбулин С. М. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука, 2009. 234 с.
- Dubatolov V. V., Kosterin O. E. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // *Entomologica Fennica*. 2000. Vol. 11, N 3. P. 141–166.
- Hayne Don W. An examination of the strip census method for estimating animal populations // *J. Wildlife Manag.* 1949. Vol. 13, N 2. P. 145–147.
- Phillips S. J., Anderson R. P., Schapire R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Modelling*. 2006. Vol. 190 (3–4). P. 231–259.
- Rebello H., Jones G. Ground validation of presence-only modeling with rare species: a case study on barbastelles *Barbastellabarbastellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *J. Appl. Ecol.* 2010. Vol. 47 (2). P. 410–420.
- Solovyev V. I., Bogdanova V. S., Dubatolov V. V., Kosterin O. E. Range of a Palearctic uraniid moth *Eversmannia exornata* (Lepidoptera: Uraniidae: Epipleminae) was split in the Holocene, as evaluated using histone H1 and COI genes with reference to the Beringian disjunction in the genus *Oreta* (Lepidoptera: Drepanidae) // *Organ. Divers. and Evolut.* 2015. Vol. 15. P. 285–300. doi 10.1007/s13127-014-0195-1
- Warren D. L., Seifert S. N. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecol. Appl.* 2011. Vol. 21 (2). P. 335–342.
- Yackulic C. B., Chandler R., Zipkin E. F., Royle J. A., Nichols J. D., Campbell Grant, E.H., & Veran, S. Presence-only modeling using MAXENT when can we trust the inferences? // *Methods in Ecol. and Evolut.* 2013. Vol. 4 (3). P. 236–243.

Features of the spatial-typological variability assemblage study of certain bird species groups and their distribution (on the example of Corvids)

Yu. S. RAVKIN¹, O. A. ODINTSEV², I. N. BOGOMOLOVA¹

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

²*Omsk State Pedagogical University
644099, Omsk, emb. Tukhachevsky, 14
E-mail: odintsevoa@mail.ru*

Results of bird counts from 1880 to 2019 (intermittently, and mainly since 1960), averaged over the first half of the summer (16.05–15.07) were analyzed to identify the spatial-typological structure and organization of the corvid assemblage of Northern Eurasia. 352 researchers have been involved in collecting of this material over 110 years. Data processing was carried out using multivariate statistics methods, including cluster analysis and linear qualitative approximation of connection matrices, as well as gradient and expert approaches. As a result, the main territorial trends in corvid assemblage and the natural and anthropogenic regimes correlating with them have been identified, and the relationship between the spatial variability of the assemblage of these birds and the heterogeneity of habitats has been assessed. Quasifractal spatial differentiation of assemblage was shown. The analysis of corvid groups identified using factor classification gave an unsatisfactory result of approximating the spatial and typological variability of their assemblage in terms of abundance at the level of landscape tract type and a rather high information content of species classification by abundance in all 8144 habitats. A satisfactory explanation for the heterogeneity of corvid assemblage was achieved only after averaging the abundance indices over landscape groups. It was not possible to get an idea about them using cluster analysis, and only the use of gradient and expert (speculative) approaches, followed by an assessment of the information content of the representations, can be considered acceptable for obtaining such generalizations. The use of these techniques increased the assessment of the information content of representations by averaged abundance indicators by seven times in terms of explained variance and three times in terms of the multiple correlation coefficient. At the same time, structural classifications by species, and especially by territorial communities, acquire a two-dimensional reticular (network) form. The formalized classification of corvid species according to the similarity of distribution is seven, and the assemblage is almost twice as informative as expert-speculative representations.

Key words: Corvidae, Northern Eurasia, distribution, territorial heterogeneity of the assemblage, quasi-fractality, cluster and gradient analysis, qualitative approximation, environmental factors.