

Пространственная дифференциация зимнего населения птиц гор Южной Сибири: основные направления и факторы

С. М. ЦЫБУЛИН, О. Б. МИТРОФАНОВ, Ю. С. РАВКИН, В. Н. СМЕТАНИН,
К. Г. БЕЛЯЕВ, Н. П. МАЛКОВ, С. П. ГУРЕЕВ, Е. Э. МАЛКОВ, Ю. А. ДУРНЕВ,
М. А. ГРАБОВСКИЙ, В. Н. МАЛКОВ, А. А. АНАНИН

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

АННОТАЦИЯ

Обобщены результаты зимних учетов птиц, проведенных во всех ландшафтных областях гор Южной Сибири (Алтайско-Саянский, Прибайкальский и Забайкальский регионы) на маршрутах протяженностью более 5000 км. Проанализирована высотно-поясная изменчивость населения, характеризующаяся сменой его состава, увеличением суммарного обилия и видового богатства от степного пояса к лесному, с последующим неуклонным сокращением по мере дальнейшего подъема. Гораздо слабее выражена зонально-провинциальная изменчивость, проявляющаяся как уменьшение тех же показателей в широтном (с юга на север) и меридиональном (с запада на восток) направлениях. Приведены классификации всех 116 отмеченных зимой видов птиц по сходству их распределения и территориальных сообществ птиц по степени общности между собой. Судя по расчетам, ведущими факторами пространственной дифференциации зимнего населения птиц выступают гидротермический режим местообитаний в период вегетации, природно-антропогенные режимы застроенных и заселенных человеком территорий, а также водно-околоводных пространств.

Горы Южной Сибири, простирающиеся с запада на восток более чем на 4000 км, занимают в пределах России территорию площадью около $1,5 \cdot 10^6$ км². На этом огромном пространстве в течение 5–6 мес. в году население птиц имеет типично зимний облик. Между тем современный уровень познания зимних сообществ птиц как в целом по региону, так и в большинстве ландшафтных областей и провинций весьма низок по сравнению с летними, что отнюдь не свидетельствует об отсутствии интереса исследователей к данной проблеме, а обусловлено труднодоступностью большинства горных районов в зимний период. Тем не менее к настоящему времени накоплены обширные материалы зимних учетов птиц гор Южной Сибири, позволяющие не только проанализировать основные тенденции и провинциальные особенности пространственной дифференциации

зимнего населения, но и обобщить представление о его пространственной структуре и организации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Большая часть использованных материалов собрана авторами и в неопубликованном виде хранится в банке данных, созданном в 1981 г. при лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Исходное количество имеющихся проб, т. е. пространственно-временных вариантов зимнего населения, вместе со взятыми из литературных источников достигает 400. Для анализа в географическом аспекте все данные предварительно усреднены за сезон в целом (декабрь–февраль) и по годам (многолетние ряды наблюдений), чтобы уменьшить влияние

внутрисезонной и межгодовой изменчивости зимних орнитокомплексов на результат исследования. В итоге общее число рассматриваемых территориальных группировок населения сократилось до 280. Краткая характеристика всех использованных материалов представлена в табл. 1, а на рис. 1 показано географическое положение мест их сбора. В процессе анализа и обобщения материалов все классификационные построения проводили с помощью одного из методов кластерного анализа: так называемой факторной классификации – качественно-аналогового метода главных компонент [17]. При этом мерой сходства в пространственном распределении видов служил нецентрированный коэффициент линейной корреляции [18], а сходства вариантов населения между собой – коэффициент Жаккара для количественных признаков [19, 20].

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ

На рассматриваемой территории за все годы проведения зимних учетов выявлено пребывание 116 видов птиц. Некоторые из них (примерно 16 видов) для зимнего сезона в целом не характерны и регистрировались, как правило, в отдельные годы и в единичных случаях. Кроме того, известно, что на Южном и Юго-Восточном Алтае зимой изредка встречаются кеклик и арчовый дубонос [7, 21, 22], а в Прибайкалье – морянка [23, 24]. К тому же для Западного и Южного Алтая в качестве зимующих птиц в последнее время приводят кольчатую и малую горлиц, для Западного Алтая – чомгу, черного жаворонка и зеленушку, а для Южного – черного дрозда [25]. Но для этих 9 видов, к сожалению, нет конкретных данных по обилию и распределению, поэтому в дальнейшем они не обсуждаются.

При рассмотрении общего числа отмеченных видов по отдельным физико-географическим областям первым делом обращает на себя внимание явная тенденция к его сокращению в направлении с запада на восток, от Алтайской горной области к Байкальско-Становой (табл. 2). Меньшая длина списка зимующих птиц Кузнецко-Салаирской и Саянской горных областей, по сравнению с Прибайкальской, скорее всего, обусловлена недостатком материала, а не географическими факторами, так как при гораздо

меньшем суммарном объеме учетов в этих регионах по ним практически отсутствуют многолетние данные, к тому же здесь не обследовано заметно отличающееся по своему видовому составу население птиц верхних поясов с субальпийскими редколесно-луговыми и тундровыми ландшафтами. Конечно, подобный недостаток с таким же основанием можно отнести и к Байкальско-Становой области, но в данном случае и список зимующих птиц несравненно короче: почти втрое. Если же сопоставить количество зимующих видов в двух группах областей, нередко рассматриваемых в качестве самостоятельных ландшафтных стран – Алтайско-Саянской и Забайкальско-Прибайкальской, то в первой оно несомненно больше, при вполне сравнимых объемах материала.

Общая картина зимнего распределения всех 116 видов птиц в горах Южной Сибири весьма сложна и многомерна. Ее компактное и схематизированное описание представлено ниже в форме классификации птиц по сходству их распределения, выполненной по итогам анализа размещения и численности всех видов во всех территориальных выделах, где проводились учеты. Классификация построена по иерархическому принципу. На высшей таксономической ступени она отражает наиболее яркие различия в распределении птиц, обуславливающие формирование трех систем преференции в явной зависимости от среды обитания: водно-околоводной, застроенной и незастроенной суши. В последней из них выделяется 5 типов преференции, связанных с высотно-поясной дифференциацией ландшафтов и названных в соответствии с предпочитаемыми птицами типом ландшафта (или растительного покрова). Влияние высотной поясности на характер распределения птиц отчасти прослеживается и при дальнейшем дроблении на подтипы, классы и подклассы преференции, хотя на первый план выходят провинциальность (секторность) и зональность.

Птицы, предпочитающие незастроенную сушу

1. Степной тип преференции – птицы, предпочитающие степные ландшафты.

1.1. Южный степной подтип – птицы, предпочитающие низко- и среднегорные, горно-долинные и межгорно-котловинные ландшафты

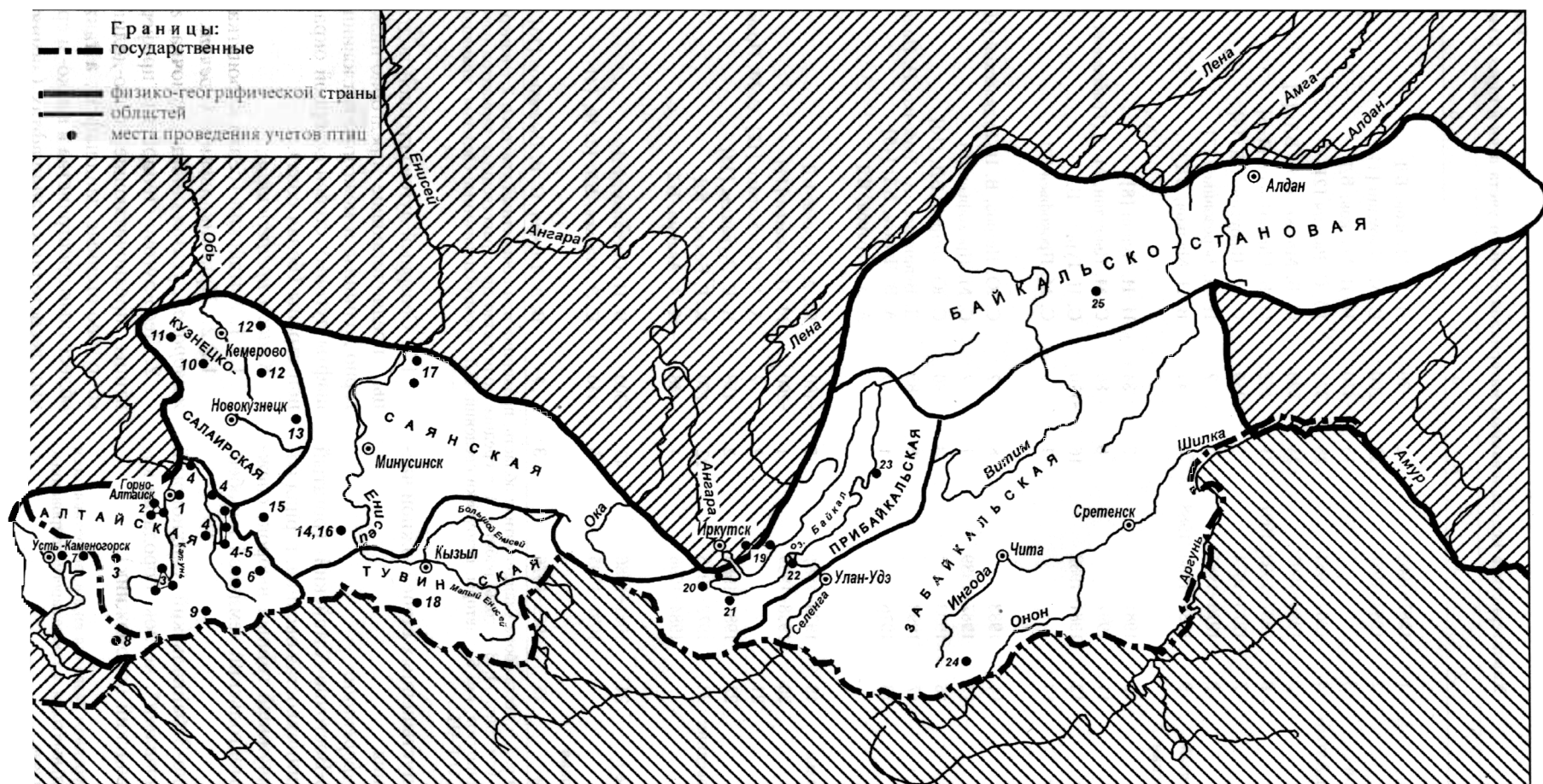


Рис. 1. ландшафтные области гор Южной Сибири (по Н. А. Гвоздецкому и Н. И. Михайлову [16]) и места проведения зимних учетов птиц.
 1–25 – номера ключевых участков (см. табл. 1).

Таблица 1

Характеристика использованных материалов зимнего учета птиц в горах Южной Сибири

		3		5	
Алтайская					
Северный Алтай		1987–1989	2	~30	Н. П. Малков, БД
	2	1983, 1986	26	200	С. М. Цыбулин [1]
Центральный Алтай	3		15	~440	Н. П. Малков, БД
Северо-Восточный Алтай	4	1962–1964	28	370	Ю. С. Равкин [2]
		1989–1995	24	520	О. Б. Митрофанов, БД; [3]
Восточный Алтай	6	1987–1993, 1997	31	462	О. Б. Митрофанов [4–5]
Западный Алтай	7	1973–1974		250	С. М. Цыбулин, БД; [6]
Южный Алтай	8	1978–1985	5		Н. Н. Березовиков [7]
Юго-Восточный Алтай	9	1984–1986, 1988	4	41	В. Н. Малков, БД
Кузнецко-Салаирская					
Салаир	10	1981	3	34	И. И. Чупин [8]
		1997	8	80	С. М. Цыбулин, М. А. Грабовский, БД
Кузнецкий Алатау	12	1981–1982	16	120	С. П. Гурьев, БД
Кузнецкое нагорье	13			?	С. М. Прокофьев [9]
Саянская					
Западный Саян	14	1983	8	?	С. Ю. Петров, В. П. Рудковский [10]
	15	1987–1989		?	С. М. Прокофьев [9]
	16	1993	3	80	С. Ю. Петров, БД; [10]
Восточный Саян	17	1993	8	85	Д. Вепринцев, А. Любченко, Н. Пилипенко,
Тувинская	18	1976		?	А. В. Чугаев, БД; [10]
					А. А. Баранов, БД
Прибайкальская					
Южное Предбайкалье	19	1975–1981	5	~400	Ю. А. Дурнев, БД
Хамар-Дабан	20	1958–1959	1	~200	М. П. Тарасов [11]
	21	?	?		А. А. Васильченко [12]; С. М. Прокофьев [9]
Дельта Селенги	22	1981–1985	2	458	В. Е. Журавлев [13]
Баргузинский заповедник	23	1972–1975	22	~150	К. Г. Беляев, БД
		1984–1996		48	А. А. Ананин, БД
Забайкальская					
Южное Забайкалье	24	1981–1986	49	~300	В. Н. Сметанин, БД
		1991–1995	5	440	Е. Э. Малков, БД; [3, 10, 4]
Байкальско-Становая					
Чарская котловина	25	1975–1976	3	?	В. А. Толчин, С. В. Пыжьянов [15]

Примечание. 1 – места сбора (ландшафтная область, провинция или конкретный участок); 2 – номера ключевых участков на карте (см. рис. 1); 3 – годы работы; 4 – среднее количество пространственных вариантов населения; 5 – протяженность маршрутов, км; 6 – авторы, источники сведений; БД – неопубликованные сведения, хранящиеся в банке данных ИСиЭЖ СО РАН.

настоящих и опустыненных степей южной части горной страны.

Классы преференции:

1.1.1. Юго-Восточно-Алтайский (рогатый жаворонок, длиннохвостая овсянка, горная коноплянка, жемчужный горный вьюрок, снежный воробей, монгольский земляной воробей, клушица);

1.1.2. Южно-Забайкальский (мохноногий курганник, *пустельга**, чеглок, бородастая куropатка, лапландский подорожник).

*Выделяются курсивом названия видов, встречающиеся зимой лишь в отдельные годы, а также зарегистрированные в единственном случае.

1.2. Северный лугово-степной подтип – птицы, предпочитающие предгорно-низкогорные, горно-долинные и межгорно-котловинные ландшафты луговых степей северной окраины горной страны (белая сова).

Классы преференции:

1.2.1. Алтайский (серая куропатка);

1.2.2. Прибайкальский (*кречет, полевой жаворонок, усатая синица, пуночка, грач*).

2. Лесо-лугово-степной тип преференции – птицы, предпочитающие горно-долинные лесо-лугово-степные ландшафты, а также слабо облесенные пространства в низко- и среднегорных лесостепных ландшафтах (зимняк).

Т а б л и ц а 2
Общее количество зимующих видов птиц в различных
ландшафтных областях гор Южной Сибири

Группа областей, область	Число видов
Алтайско-Саянская	99
Алтайская	94
Кузнецко-Салаирская	60
Саянская (вместе с Тувинской)	58 (62)
Прибайкальско-Забайкальская	83
Прибайкальская	74
Забайкальская	57
Байкальско-Становая	20
Всего:	116

2.1. Алтайский подтип (перепелятник, беркут).

Классы предпочтения:

2.1.1. Центральнo-Алтайский (дербник);

2.1.2. Восточно-Алтайский (деряба, белошапочная овсянка, овсянка-ремез, альпийская галка);

2.1.3. Восточно-Северо-Восточно-Алтайский (стенолаз).

2.2. Кузнецко-Салаирский подтип (*канюк*, щегол);

2.3. Южно-Забайкальский подтип (*сибирская и бледная завирушки*, урагус, голубая сойка).

3. Лесной тип предпочтения – птицы, предпочитающие лесные и субальпийские редколесно-луговые ландшафты, а также лесные выделы в лесостепных ландшафтах.

3.1. Низкогорно-лесной подтип.

Классы предпочтения:

3.1.1. Лесов с преобладанием или значительным участием березы (тетерев, *ушастая сова*, седой, белоспинный и малый пестрый дятлы, чечетка);

3.1.2. Смешанных лесов со значительным участием сосны (ястребиная сова, большой пестрый дятел, ополовник, князек, пищуха);

3.1.3. Черневых осиново-пихтовых лесов (желтоголовый королек, *зяблик*, чиж);

3.1.4. Темнохвойных лесов с преобладанием или участием кедра (рябчик, филин, воробьиный сыч, бородастая неясыть, мохноногий сыч, черный дятел, московка, белокрылый клест, кукушка).

Подклассы предпочтения:

3.1.4.1. Северо-Восточно-Алтайский (гаичка);

3.1.4.2. Прибайкальско-Забайкальский (*сибирский жулан*, рыжий дрозд).

3.2. Среднегорно-лесной подтип.

Классы предпочтения:

3.2.1. Светлохвойно-таежный (длиннохвостая неясыть, серый снегирь);

3.2.2. Темнохвойно-таежный (трехпалый дятел, юрок).

Подклассы предпочтения:

3.2.2.1. Субальпийско-таежный (глухарь, пухляк, сероголовая гаичка, поползень, щур, клест-еловик, кедровка);

3.2.2.2. Прибайкальско-Забайкальский (каменный глухарь).

4. Тундровый тип предпочтения – птицы, предпочитающие средне- и высокогорные тундровые ландшафты (тундряная куропатка).

4.1. Восточно-Алтайский подтип (*орлан-белохвост*, белая куропатка);

4.2. Северо-Восточно-Алтайский подтип (гималайский выюрок).

5. Тундрово-степной тип предпочтения – птицы, предпочитающие высокогорные тундростепи Алтая и Тувы (алтайский улар).

5.1. Восточно-Алтайский подтип (*бородач*, балобан, сибирский горный выюрок).

II. Птицы, предпочитающие застроенную сушу

6. Синантропный тип предпочтения – птицы, предпочитающие населенные пункты (сизый голубь, свиристель, большая синица, снегирь, домовый и полевой воробьи, сорока, черная ворона и ворон, в отдельные годы – большой сорокопуд, чернозобый дрозд, рябинник, дубонос).

6.1. Алтайский подтип (обыкновенная овсянка).

Классы предпочтения:

6.1.1. Западной и северной предгорно-низкогорной окраины Алтая (серая ворона);

6.1.2. Лугово-степных низкогорий Северного Алтая (но встречаются не ежегодно) (садовая овсянка);

6.1.3. Северного, Центрального и Восточного Алтая (овсянка Годлевского);

6.1.4. Восточного Алтая – малые поселки, пастушеские стоянки и зимовья (тетеревятник, скалистый голубь, горная овсянка, сибирская чечевица, сойка);

6.1.5. Юго-Восточного Алтая – пастушеские стоянки и зимовья (домовый сыч).

6.2. Прибайкальский подтип – населенные пункты сельского типа, в отдельные годы (*сапсан, краснобрюхая горихвостка, краснозобый дрозд, полярная овсянка, даурская галка*).

III. Птицы, предпочитающие водно-околоводные местообитания

7. Водно-околоводный тип предпочтения – птицы, предпочитающие незамерзающие участки рек и озер (кряква, оляпка).

7.1. Алтайский подтип (*лебедь-кликун, хохлатая чернеть, гоголь, большой крохаль, горный дупель*);

7.2. Прибайкальский подтип (*черная кряква*).

Таким образом, зимой в горах Южной Сибири по количеству видов наиболее представительны группировки птиц с максимальным уровнем обилия в лесных местообитаниях (34 %) и населенных пунктах (24 %). На долю видов со степным и лесо-лугово-степным типами предпочтения приходится соответственно 16 и 13 %. Меньше всего отмечено птиц, предпочитающих незамерзающие участки рек и озер (7 %), горные тундры и тундростепи (по 3 %). Подавляющее большинство зимующих видов встречается на всей территории рассматриваемой горной страны, и общий характер их пространственного размещения внутри ландшафтных областей не имеет различий принципиального свойства. Но при этом уровень обилия, как правило, неуклонно сокращается в восточном направлении, так что Алтай оказывается регионом, предпочитаемым наибольшим числом видов. В то же время не выявлено ни одного вида с максимальной численностью в каких-либо ландшафтах самой восточной Байкальско-Становой области. Судя по результатам классификации, рассматриваемую территорию горной страны целесообразнее делить на три, а не на две, как это принято у физикогеографов, группы областей (или три отдельных страны), имеющих примерно равную степень сходства-различия между собой по составу и распределению зимующих птиц: Алтайско-Саянскую, Прибайкальскую и Забайкальскую. Общая информативность представленной классификации, рассчитанная по доле учитываемой ею дисперсии коэффициентов линейной корреляции на всей

матрице, оценивается в 37 %, причем при последовательном делении на таксоны информативность неуклонно возрастает от системы к подклассу (10, 15, 24, 28 и 31 %).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Плотность населения

Наиболее высокий уровень суммарного обилия птиц характерен зимой для населенных пунктов. В среднем по городам и поселкам он превышает 1900 особей/км², что на порядок больше, чем во всех прочих типах местообитаний. Причем плотность населения птиц уменьшается в восточном и северном направлениях. Поэтому в Алтае-Саянских населенных пунктах ее средняя величина максимальна (2100 особей/км²), в Забайкальских – меньше почти вдвое, а в Прибайкальских – в 7 раз.

На незастроенной территории сильнее всего проявляется и повсеместно выражена высотно-пооясная изменчивость суммарного обилия птиц (рис. 2). Обобщая и несколько упрощая реальную картину, можно утверждать, что в среднем по горам Южной Сибири плотность населения возрастает от степного пояса к лесостепному и затем к лесному, достигая здесь наибольшей величины, а далее, с подъемом вверх, сокращается. Особенно резкое уменьшение происходит при переходе от субальпийского пояса к альпийско-тундровому либо тундрово-степному. В вышележащем нивальном поясе зимой вообще нет постоянного населения птиц, хотя и не исключены залеты единичных особей. Сокращение общей численности птиц по мере увеличения высоты местности наблюдается и внутри высотных поясов. Например, во всех типах ландшафта при прочих равных условиях низкогорные местообитания заселены по сравнению с аналогичными среднегорными, как правило, плотнее. Кроме того, в каждом из поясов обнаруживается тенденция к уменьшению плотности населения как в меридиональном, так и в широтном направлениях. При усреднении данных по трем вышеупомянутым группам ландшафтных областей зонально-провинциальные различия по обилию птиц усиливаются и проявляются вполне наглядно (см. рис. 2). Единственное наблюдаемое откло-

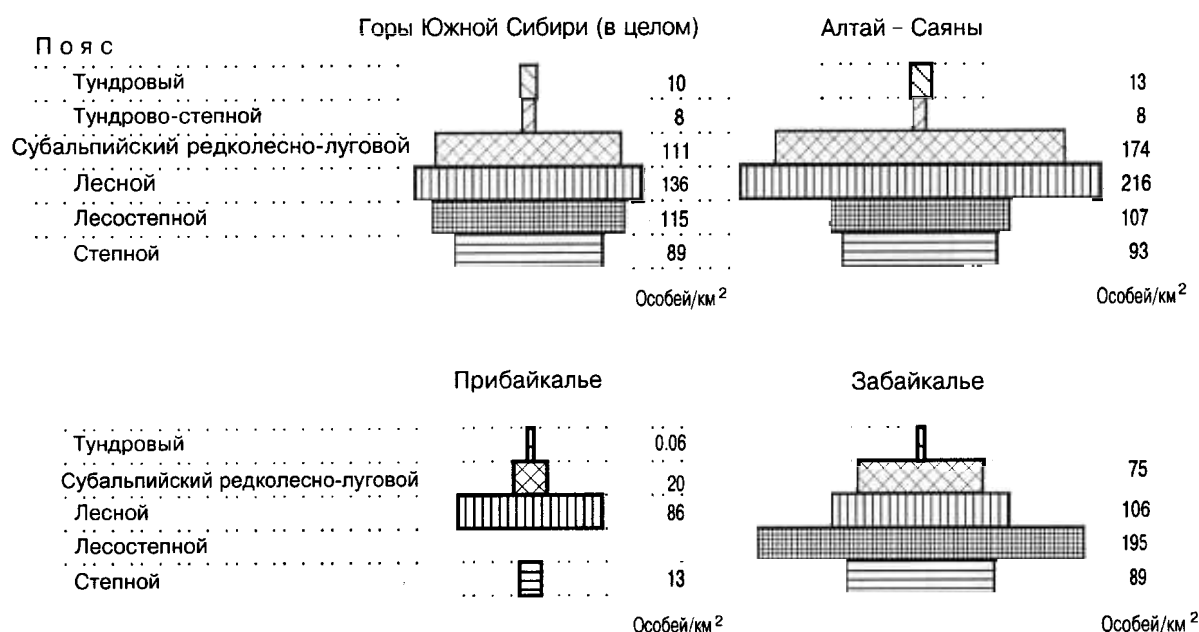


Рис. 2. Высотно-поясная изменчивость плотности зимнего населения в горах Южной Сибири.

нение приходится на лесостепной пояс Забайкалья, где средний уровень суммарного обилия птиц оказался немного выше, чем в Алтае-Саянском регионе, хотя должно быть наоборот. Скорее всего, это случайное явление, обусловленное неудачным сочетанием недостаточной репрезентативности выборки по Забайкальским лесостепным ландшафтам с вынужденным использованием в расчетах простой, а не взвешенной средней. Плотность водно-околоводного населения птиц колеблется зимой в пределах от 0,1 до 200 особей/км² (в среднем около 40) с явной тенденцией к сокращению по направлению к востоку от Алтая (47) до Прибайкалья (20). В том же направлении уменьшаются и площадь незамерзающих участков рек и озер, а также число обследованных вариантов населения.

Аналогичные тенденции и те же географические тренды проявляются при анализе изменчивости населения по величине его суммарной биомассы и трансформируемой им энергии.

Видовое богатство населения

В отличие от плотности населения, по видовому богатству нет такого резкого контраста между сообществами птиц населенных пунктов и всех прочих типов местообитаний. Общее

количество видов, формирующих зимнее население птиц городов и поселков, достигает 57, в их числе 30 фоновых видов. При этом Алтае-Саянский регион (39 видов, из них 29 – фоновые) в целом богаче Прибайкальского (31 и 24) и Забайкальского (22 и 16). Анализ показателей видового и фоновое богатства населения по высотным поясам выявляет те же пространственные тренды, что и по плотности населения (рис. 3). Лишь в лесном поясе Прибайкалья отмечается незначительное искажение широтного (зонального) тренда, очевидно, обусловленное различиями в объемах собранного материала: по Прибайкальским лесным ландшафтам накоплен самый большой многолетний ряд наблюдений (см. табл. 1), поэтому и список встреченных птиц гораздо длиннее, чем в Забайкалье. Водно-околоводное население по величине видового и фоновое богатства (12 и 6) ближе всего к тундрово-степному и тундровому, а различия между Алтае-Саянским и Прибайкальским регионами по этим параметрам как минимум двукратны (10 и 5 против 5 и 2).

Лидирующие по обилию виды

Полный список лидеров, т. е. птиц, занимающих 1–5-е места по обилию в рассматриваемых вариантах населения (усредненных в каж-

полевой и домовый воробьи, реже – большая синица, а на реках и озерах – только гоголь. Все прочие виды из списка лидеров специфичны для какого-либо одного региона.

Фаунистический состав населения

В целом по территории горной страны преобладают представители сибирского и европейского типов фауны (по Б. К. Штегману [27]), а также транспалеаркты. При этом хорошо выражена высотно-поясная изменчивость фаунистического состава сообществ. Наиболее разнообразно население птиц степного пояса, где почти в равной пропорции представлено большинство фаунистических комплексов. По количеству особей здесь доминируют арктические, китайские, монгольские и сибирские виды, а по числу видов – монгольские, европейские, сибирские и транспалеарктические. В лесостепном и лесном поясах население можно охарактеризовать как европейско-сибирское со значительной долей транспалеарктов. Аналогичный состав наблюдается и в субальпийском поясе, но только по соотношению видов. По суммарной численности гораздо выше сходство с тундровым населением, характеризующимся явным преобладанием сибирских и арктических птиц. Весьма специфичен по своему составу орнитокомплекс тундрово-степного пояса Алтайской и Тувинской ландшафтных областей, выделяющийся необычайно большим участием представителей монгольского (27 и 40 % соответственно по видам и особям), тибетского (по 27 %) и арктического (9 и 27 %) типов фауны. В населенных пунктах и на незамерзающих участках рек и озер повсюду доминируют транспалеаркты, а также птицы, относящиеся к сибирскому и европейскому типам фауны. Заметим, что в смене фаунистического состава населения по высотным поясам усматриваются вполне определенные тенденции. Например, доля представителей сибирского типа фауны неуклонно нарастает от степного пояса вплоть до лесного или даже до субальпийского (точнее – до нижней полосы субальпийских редколесий), а в вышележащих тундровом и в особенности в

тундрово-степном резко сокращается. Участие транспалеарктических и европейских птиц максимально в лесостепном поясе и постепенно уменьшается по направлению вверх, но также и вниз, к степному. В лесном поясе их замещают сибирские виды, в тундровом и степном – в основном арктические, а в субальпийском – и те, и другие. По сравнению с высотно-поясными, зонально-провинциальные различия в фаунистическом составе населения выражены несравненно слабее, и по ним не прослеживается однозначных изменений в широтном и меридиональном направлениях ни в среднем по всей территории, ни отдельно по высотным поясам. В частности, в лесном поясе не обнаружено проявления характерной [28, 29] для лесных ландшафтов европейской части России и Западной Сибири (включая Алтай) тенденции к сокращению доли европейских птиц и увеличению сибирских в северном и восточном направлениях.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Представленная ниже иерархическая классификация населения птиц составлена по типологическому принципу, при котором объединение классифицируемых объектов в группы (классы) осуществлялось вне зависимости от их местоположения, а только от степени их сходства между собой. В данном случае мерой сходства между единичными объектами классификации, т. е. исходными 280 вариантами населения, служил коэффициент Жаккара для количественных признаков. Выделенные таким образом группировки населения формально не связаны с границами ландшафтных областей, провинций, высотных поясов и пр., хотя и названы по маркерам регионов и условий природной среды, одинаково проявляющихся на всей территории, откуда взяты вошедшие в данное объединение пробы.

I. Система населения птиц незастроенной суши

1. Степной тип населения – сообщества птиц предгорных, горных и межгорно-котловинных степных ландшафтов, а также безлес-

ных и слабо облесенных пространств во всех лесостепных и в горно-долиньных лесостепных ландшафтах (лидеры по обилию: чечетка (16 %), рогатый жаворонок (15 %), длиннохвостая овсянка (11 %), горная коноплянка и пухляк (по 5 %); плотность населения – 80 особей/км²/биомасса – 6 кг/км²; всего видов 81/ фоновых 20; доля по числу особей: сибирский тип фауны – 28 %, китайский – 16 %, монгольский и арктический – по 15 %, европейский – 11 %*).

1. Южный степной подтип – настоящих и опустыненных степей в низко- и среднегорных, горно-долиньных и межгорно-котловинных степных ландшафтах южной половины горной страны (рогатый жаворонок (44 %), длиннохвостая овсянка (23 %), горная коноплянка (8 %), жемчужный горный выюрок (7 %), монгольский земляной воробей (5 %); 105/8; 31/8; арктический тип фауны – 44 %, китайский – 24 %, монгольский – 16 %).

1.1.1. Алтайско-Забайкальский класс (рогатый жаворонок (48 %), длиннохвостая овсянка (38 %), бородатая куропатка (7 %), овсянка Годлевского (3 %), ворон (1 %); 106/8; 16/5; арктический тип фауны – 48 %, китайский – 40 %).

Подклассы:

1.1.1.1. Центрального Алтая (рогатый жаворонок (64 %), бородатая куропатка (21 %), овсянка Годлевского (11 %), ворон (3 %); 80/10; 4/4; арктический тип фауны – 64 %, неясного происхождения – 21 %, монгольский – 11 %);

1.1.1.2. Южного Забайкалья (длиннохвостая овсянка (51 %), рогатый жаворонок (42 %), бородатая куропатка (2 %), тетерев (1 %), скалистый голубь (0,8 %); 120/7; 15/5; китайский тип фауны – 52 %, арктический – 42 %).

1.1.2. Юго-Восточный Алтайский класс (рогатый жаворонок (38 %), горная коноплянка, жемчужный горный выюрок (по 19 %), монгольский земляной воробей (13 %), снежный воробей (3 %); 103/8; 20/7; арктический тип фауны – 39 %, монгольский – 36 %, тибетский – 23 %).

* Далее характеристика типов (подтипов и т. д.) населения приводится в таком же порядке и по тем же показателям, но без их наименования.

1.2. Северный лугово-степной подтип – предгорно-низкогорных и межгорно-котловинных лугово-степных ландшафтов, распространенных преимущественно в северной половине горной страны, а также луговых степей и остепненных лугов в лесостепных предгорьях и низкогорьях (чечетка (32 %), горная коноплянка (13 %), сорока (9 %), полевой воробей (8 %), длиннохвостая овсянка (6 %); 52/5; 39/11; сибирский тип фауны – 38 %, европейский – 21 %, монгольский – 17 %, транспалеаркты – 12 %).

1.2.1. Алтайский класс (сорока (22 %), полевой воробей (20 %), щегол (8 %), чечетка (7 %), снегирь (6 %); 42/5; 24/11; транспалеаркты – 32 %, европейский тип фауны – 41 %, сибирский – 19 %).

Подклассы:

1.2.1.1. Западного и Северо-Восточного Алтая (сорока (19 %), щегол (16 %), князек (13 %), снегирь (11 %), чечетка (9 %); 28/4; 20/10; европейский тип фауны – 45 %, сибирский – 27 %, монгольский – 13 %, транспалеаркты – 12 %);

1.2.1.2. Северного Алтая (полевой воробей (37 %), сорока (25 %), домовый воробей (9 %), обыкновенная овсянка (7 %), большая синица (6 %); 69/5; 13/11; транспалеаркты – 49 %, европейский тип фауны – 38 %, сибирский – 12 %).

1.2.2. Саянский класс (чечетка (49 %), горная коноплянка (21 %), длиннохвостая овсянка (10 %), черная ворона (8 %), овсянка Годлевского (4 %); 87/7; 12/7; сибирский тип фауны – 52 %, монгольский – 25 %, китайский – 11 %).

Подклассы:

1.2.2.1. Предгорный (черная ворона (99 %), сорока (1 %); 17/11; 2/1; европейский тип фауны – 100 %);

1.2.2.2. Низкогорный (чечетка (53 %), горная коноплянка (23 %), длиннохвостая овсянка (11 %), овсянка Годлевского (5 %), бородатая куропатка (3 %); 134/4; 11/8; сибирский тип фауны – 56 %, монгольский – 27 %, китайский – 12 %).

1.2.3. Прибайкальский класс (пуночка (30 %), сорока (18 %), полевой воробей (12 %), сизый голубь (6 %), скалистый голубь (6 %); 11/2; 26/3; арктический тип фауны – 33 %, европейский – 29 %, транспалеаркты – 18 %).

1.3. Лесо-лугово-степной подтип – горно-долинные лесо-лугово-степные ландшафты и слабо облесенные пространства в лесостепных низко- и среднегорьях, горных долинах и межгорных котловинах (чечетка (19 %), пухляк (10 %), горная овсянка (8 %), сизый голубь (7 %), урагус (7 %); 89/6; 61/20; сибирский тип фауны – 42 %, китайский – 15 %, монгольский – 14 %, европейский – 12 %).

1.3.1. Низкогорно-горно-долинный класс (пухляк (17 %), чечетка (16 %), длиннохвостая овсянка (13 %), снегирь (10 %), ополовник (8 %); 69/4; 38/13; сибирский тип фауны – 48 %, китайский – 20 %, европейский – 13 %, транспалеаркты – 10 %).

Подклассы:

1.3.1.1. Алтай и Кузнецкого Алатау (снегирь (20 %), чечетка (18 %), пухляк (13 %), ополовник (11 %), щегол (9 %); 79/4; 25/12; сибирский тип фауны – 57 %, европейский – 23 %, транспалеаркты – 14 %);

1.3.1.2. Южного Забайкалья (длиннохвостая овсянка (25 %), пухляк (20 %), чечетка (14 %), урагус (12 %), бледная завирушка (5 %); 62/3; 26/9; сибирский тип фауны – 41 %, китайский – 36 %).

1.3.2. Среднегорный Алтайский класс (чечетка (21 %), горная овсянка (15 %), сизый голубь (14 %), обыкновенная овсянка (9 %), овсянка Годлевского (8 %); 123/11; 47/15; сибирский тип фауны – 35 %, монгольский – 23 %, европейский и китайский – по 11 %).

Подклассы:

1.3.2.1. Северного Алтая (сизый голубь (49 %), пухляк (7 %), овсянка Годлевского (7 %), домовый воробей (63 %), урагус (5 %); 117/20; 24/18; средиземноморский тип фауны – 49 %, сибирский – 18 %, транспалеаркты – 11 %);

1.3.2.2. Центрального Алтая (чечетка (43 %), овсянка Годлевского (17 %), обыкновенная овсянка (12 %), урагус (67 %), скалистый голубь (6 %); 88/4; 22/9; сибирский тип фауны – 53 %, европейский – 14 %, китайский – 12 %, монгольский 17 %);

1.3.2.3. Восточного Алтая (горная овсянка (35 %), чечетка (17 %), обыкновенная овсянка (10 %), урагус (82 %), рябинник (7 %); 181/13; 28/13; монгольский тип фауны – 39 %, европейский – 11 %, китайский – 14 %, сибирский – 33 %).

2. Лесной тип населения – лесных и субальпийских редколесно-луговых ландшафтов, лесов в лесостепных ландшафтах (пухляк (31 %), ополовник (11 %), поползень (8 %), чечетка (7 %), московка (6 %); 165/10; 80/21; сибирский тип фауны – 67 %, европейский – 13 %, транспалеаркты – 15 %).

2.1. Тажно-лесостепной подтип – лесных ландшафтов и облесенных пространств в лесостепных ландшафтах (пухляк (32 %), ополовник (13 %), поползень (8 %), московка (7 %), клест-еловик (6 %); 175/9; 74/21; сибирский тип фауны – 66 %, европейский – 15 %, транспалеаркты – 17 %).

2.1.1. Алтайско-Саянский класс (пухляк (34 %), ополовник (15 %), поползень (8 %), чечетка (7 %), клест-еловик (6 %); 177/7; 70/18; сибирский тип фауны – 67 %, европейский – 14 %, транспалеаркты – 19 %).

Подклассы населения:

2.1.1.1. Мелколиственных лесов в горно-долиновых ландшафтах (пухляк (29 %), ополовник (26 %), большая синица (8 %), поползень (6 %), сорока (5 %); 115/4; 41/16; сибирский тип фауны – 49 %, европейский – 21 %, транспалеаркты – 29 %);

2.1.1.2. Мелколиственных и лиственных лесов в низко- и среднегорных ландшафтах (пухляк (28 %), чечетка (16 %), ополовник (15 %), снегирь (5 %), поползень (5 %); 142/7; 60/19; сибирский тип фауны – 65 %, европейский – 13 %, транспалеаркты – 20 %).

2.1.1.3. Хвойных (за исключением лиственных) и смешанных хвойно-лиственных лесов (пухляк (35 %), ополовник (11 %), поползень (9 %), клест-еловик (9 %), московка (7 %); 242/10; 59/20; сибирский тип фауны – 71 %, европейский – 14 %, транспалеаркты – 15 %).

Классы:

2.1.2. Прибайкальский (пухляк (20 %), московка (16 %), чечетка (15 %), поползень и ополовник (по 6 %); 88/6; 55/13; сибирский тип фауны – 63 %, европейский – 24 %, транспалеаркты – 13 %);

2.1.3. Забайкальский (пухляк (34 %), чечетка (12 %), ополовник (11 %), поползень (10 %), большая синица (4 %); 133/7; 45/16; сибирский тип фауны – 73 %, транспалеаркты – 14 %).

Подклассы:

2.1.3.1. Южного Забайкалья (*пухляк* (34 %), *чечетка* (11 %), *ополовник* (11 %), *поползень* (11 %), *большая синица* (4 %)); 140/7; 43/16; *сибирский тип фауны* – 73 %, *транспалеаркты* – 14 %);

2.1.3.2. Чарской котловины (*чечетка* (42 %), *большой пестрый дятел* (28 %), *пухляк* (17 %), *белокрылый клест* (7 %), *поползень* (3 %)); 25/1; 15/4; *сибирский тип фауны* – 72 %, *транспалеаркты* – 28 %).

2.2. Субальпийско-таежный подтип – субальпийских редколесно-луговых среднегорий (*белая куропатка* (39 %), *пухляк* (17 %), *щур* (9 %), *клест-еловик* (7 %), *кедровка* (4 %); 108/29; 39/14; *сибирский тип фауны* – 49 %, *арктический* – 39 %).

2.2.1. Класс населения нижней полосы субальпийских редколесий (*пухляк* (22 %), *щур* (17 %), *кедровка* (12 %), *поползень* (10 %), *московка* (8 %); 32/6; 25/9; *сибирский тип фауны* – 76 %, *транспалеаркты* – 12 %).

Подклассы:

2.2.1.1. Алтай (*щур* (17 %), *кедровка* (16 %), *пухляк* (14 %), *тетерев* (12 %), *поползень* (11 %)); 40/14; 17/10; *сибирский тип фауны* – 83 %, *транспалеаркты* – 16 %);

2.2.1.2. Прибайкалья (*московка* (34 %), *пухляк* (29 %), *ополовник* (23 %), *поползень* (9 %), *желтоголовый королек* (2 %)); 24/0,3; 6/4; *сибирский тип фауны* – 39 %, *европейский* – 38 %, *транспалеаркты* – 23 %);

2.2.1.3. Забайкалья (*пухляк* (27 %), *щур* (26 %), *кедровка* (13 %), *поползень* (10 %), *белая куропатка* (8 %); 32/5; 14/6; *сибирский тип фауны* – 91 %).

2.2.2. Класс населения верхней полосы субальпийских редколесий (*пухляк* (28 %), *клест-еловик* (16 %), *щур* (13 %), *чечетка* (9 %), *ополовник* (7 %); 141/11; 27/15; *сибирский тип фауны* – 79 %).

Подклассы:

2.2.2.1. Алтай (*клест-еловик* (31 %), *щур* (26 %), *пухляк* (9 %), *дубонос* (9 %), *кедровка* (9 %); 137/11; 19/11; *сибирский тип фауны* – 84 %, *европейский* – 13 %);

2.2.2.2. Прибайкалья (*тундряная куропатка* (100 %); 4/2; 1/1; *арктический тип фауны* – 100 %);

2.2.2.3. Забайкалья (*пухляк* (47 %), *чечетка* (22 %), *ополовник* (16 %), *урагус* (7 %), *рябчик* (5 %); 219/7; 9/6; *транспалеаркты* – 16 %, *сибирский тип фауны* – 76 %).

2.2.3. Класс населения островных лесов в пределах субальпийского пояса (*белая куропатка* (97 %), *серый снегирь* (1 %), *щур* (0,5 %), *кедровка* (0,4 %), *сорока* (0,3 %); 314/17; 8/4; *арктический тип фауны* – 97 %).

Подклассы:

2.2.3.1. Восточного Алтая (*белая куропатка* (98 %), *серый снегирь* (1 %), *сорока* (0,3 %), *кедровка* (0,2 %), *щур* (0,1 %); 467/253; 7/4; *арктический тип фауны* – 98 %);

2.2.3.2. Южного Забайкалья (*щур* (50 %), *кедровка* (25 %), *белая куропатка* (13 %), *сибирская чечевица* (13 %); 8/1; 4/4; *сибирский тип фауны* – 88 %, *арктический* – 13 %).

3. Тундровый тип населения – средне- и высокогорных ландшафтов альпийско-тундрового (гольцового) пояса (*белая куропатка* (47 %), *тундряная куропатка* (19 %), *ополовник* (9 %), *горная коноплянка* (6 %), *алтайский улар* (4 %); 10/5; 23/2; *арктический тип фауны* – 69 %, *транспалеаркты* – 10 %).

3.1. Тундровый подтип населения – средне- и высокогорных ландшафтов альпийско-тундрового (гольцового) и тундрово-степного поясов (*белая куропатка* (54 %), *тундряная куропатка* (24 %), *ополовник* (11 %), *кедровка* (3 %), *поползень* (2 %); 10/4; 15/3; *арктический тип фауны* – 79 %, *транспалеаркты* – 11 %).

3.1.1. Класс населения ерниковых тундр (*белая куропатка* (58 %), *тундряная куропатка* (18 %), *ополовник* (13 %), *кедровка* (4 %), *поползень* (2 %); 17/7; 12/3; *арктический тип фауны* – 78 %, *транспалеаркты* – 13 %).

Подклассы:

3.1.1.1. Алтайско-Саянских и Прибайкальских (*белая куропатка* (58 %), *тундряная куропатка* (19 %), *ополовник* (13 %), *кедровка* (3 %), *поползень* (2 %); 19/8; 13/3; *арктический тип фауны* – 79 %, *транспалеаркты* – 13 %).

3.1.1.2. Южно-Забайкальских тундр с кедровыми стланиками (*белая куропатка* (65 %), *кедровка* (32 %), *ворон* (3 %); 3/1; 3/2; *арктический тип фауны* – 65 %, *сибирский* – 32 %).

3.1.2. Класс населения травянистых и каменистых тундр (*тундряная куропатка* (64 %), *белая куропатка* (20 %), *ворон* (10 %), *щур*

(4 %), снегирь (1 %); 3/1; 8/1; арктический тип фауны – 84 %, европейский – 10 %).

3.2. Тундрово-степной подтип населения – высокогорных тундростепей Восточного Алтая и Тувы (горная коноплянка (31 %), алтайский улар (25 %), белая куропатка (18 %), клушица (7 %), ворон (6 %); 8/7; 1/3; монгольский тип фауны – 40 %, тибетский – 27 %, арктический – 18 %).

II. Система населения птиц застроенной суши

4. Синантропный тип населения – сообществ птиц населенных пунктов (полевой воробей (30 %), домовый воробей (26 %), большая синица (12 %), обыкновенная овсянка (7 %), сизый голубь (6 %); 1528/93; 56/30; транспалеаркты – 56 %, европейский тип фауны – 25 %, сибирский – 10 %).

4.1. Поселково-городской подтип населения (полевой воробей (30 %), домовый воробей (26 %), большая синица (12 %), обыкновенная овсянка (7 %), сизый голубь (6 %); 1589/97; 56/30; транспалеаркты – 56 %, европейский тип фауны – 25 %, сибирский – 10 %).

Классы:

4.1.1. Алтайско-Саянский (полевой воробей (27 %), домовый воробей (25 %), большая синица (13 %), обыкновенная овсянка (8 %), сизый голубь (7 %); 1716/109; 39/29; транспалеаркты – 52 %, европейский тип фауны – 28 %, сибирский – 11 %);

4.1.2. Прибайкальско-Забайкальский полевой воробей (52 %), домовый воробей (31 %), чечетка (4 %), свиристель, большая синица (по 2 %); 1044/44; 40/21; транспалеаркты – 83 %).

Подклассы населения:

4.1.2.1. Крупных поселков Забайкальской котловины (полевой воробей (58 %), домовый воробей (37 %), скалистый голубь (2 %), свиристель (0,95), сорока (0,5 %); 2988/103; 14/13; транспалеаркты – 95 %).

4.1.2.2. Малых поселков сельского типа (полевой воробей (37 %), домовый воробей (16 %), чечетка (14 %), большая синица (6 %), свиристель (5 %); 396/24; 40/21; транспалеаркты – 53 %, сибирский тип фауны – 24 %, европейский – 10 %).

4.2. Стойбищный подтип – временных населенных пунктов (скотоводческих стоянок и зимовий Восточного Алтая) (обыкновенная ов-

сянка (26 %), полевой воробей (22 %), горная овсянка (18 %); большая синица (13 %), скалистый голубь (7 %); 261/16; 11/10; европейский тип фауны – 42 %, транспалеаркты – 22 %, монгольский тип фауны – 19 %, сибирский – 11 %).

III. Система водно-околоводного населения птиц

5. Водно-околоводный тип населения – незамерзающих участков рек и озер (оляпка (45 %), гоголь (32 %), кряква, большой крохаль, хохлатая чернеть (по 5 %); 41/21; 12/6; транспалеаркты – 61 %, сибирский тип фауны – 36 %).

5.1. Речной подтип населения (оляпка (51 %), гоголь (26 %), большой крохаль, хохлатая чернеть (по 6 %), кряква (4 %); 47/21; 12/7; транспалеаркты – 67 %, сибирский тип фауны – 30 %).

5.1.1. Класс населения крупных рек (гоголь (37 %), оляпка (30 %), хохлатая чернеть (10 %), кряква, рябинник (по 6 %); 127/74; 10/7; транспалеаркты – 52 %, сибирский тип фауны – 44 %).

Подклассы населения:

5.1.1.1. Алтай (Бии и Катунь) (оляпка (40 %), гоголь (39 %), хохлатая чернеть (13 %), большой крохаль (6 %), кряква (1 %); 141/79; 7/5; транспалеаркты – 61 %, сибирский тип фауны – 39 %);

5.1.1.2. Саян (Енисей) (гоголь (34 %), рябинник (25 %), кряква (21 %), черная ворона (12 %), большой крохаль (4 %); 98/66; 7/7; сибирский тип фауны – 59 %, европейский – 15 %, транспалеаркты – 27 %).

Классы населения:

5.1.2. Малых и средних рек лесного пояса (оляпка (85 %), гоголь (9 %), черная кряква (2 %), большой крохаль, черная ворона (по 1 %); 26/5; 7/2; транспалеаркты – 87 %);

5.1.3. Малых и средних рек лесостепного пояса (большой крохаль (57 %), гоголь (29 %), кряква (11 %), оляпка (3 %); 25/29; 4/3; транспалеаркты – 71 %, сибирский тип фауны – 29 %).

5.2. Озерный подтип населения (гоголь (83 %), кряква (14 %), оляпка (2 %), большой крохаль (1 %), лебедь-кликун (0,2 %); 21/18;

8/2; сибирский тип фауны – 83 %, транспалеаркты – 17 %).

Классы:

5.2.1. Алтайский (Телецкого озера) (гоголь (83 %), кряква (14 %), оляпка (2 %), большой крохаль (1 %), лебедь кликун (0,2 %); 27/23; 6/2; сибирский тип фауны – 83 %, транспалеаркты – 17 %);

5.2.2. Прибайкальский (оз. Байкал) (кряква (70 %), черная ворона (24 %), ворон (5 %), оляпка (0,6 %); 0,1/0,1; 4/0; транспалеаркты – 71 %, европейский тип фауны – 29 %).

Представленной классификацией аппроксимируется 45 % дисперсии коэффициентов сходства между рассматриваемыми сообществами птиц. Наиболее информативно по этому показателю деление на типы и особенно подтипы населения, учитывающее соответственно 37 и 38 % дисперсии (табл. 3). Впрочем, оценивая индивидуальную информативность выделенных таксонов, следует иметь в виду, что для данной матрицы коэффициентов предельная величина дисперсии, снятой в результате автоматической классификации населения по упоминавшемуся ранее алгоритму [18], не превышает 57 %. Но на практике и этот уровень недостижим из-за невозможности полной предметной интерпретации полученного формализованного разделения. Сравнительно низкая общая информативность классификации объясняется в основном ее концептуальным характером, но отчасти сказывается и разнокачественность исходных материалов в отношении их нормировки по объему, месту и времени сбора. К тому же неопределенная, но, несомненно, существенная часть оставшейся неучтенной дисперсии обусловлена не пространственной, а временной изменчивостью орнитокомплексов из-за свойственных большинству зимующих птиц

межгодовых колебаний численности. Кроме того, как показал опыт предыдущей работы над классификацией летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины [26, 30], существенное приращение объема выборки неизбежно приводит к заметному снижению информативности подобных классификационных построений из-за накопления случайных отклонений, не связанных с пространственной неоднородностью населения.

Сообщества птиц незастроенных и застроенных территорий, а также водно-околоводных пространств настолько сильно различаются между собой, что уже на первой таксономической ступени группируются в отдельные системы населения. В первой из них – самой представительной по количеству объединяемых вариантов и общей площади занимаемой ими территории, хорошо заметна высотно-поясная дифференциация сообществ. Однако полное соответствие между высотно-поясными типами и даже подтипами ландшафта (или растительности) и населения характерно только для степного пояса. В лесном и субальпийском редколесно-луговом поясах население однотипно, хотя хорошо различимо на подтиповом уровне. То же самое наблюдается в тундрово-степном и тундровом поясах. Населению птиц лесостепного пояса, напротив, свойственна ярко выраженная разнотипность, показанная ранее на примере Североалтайской провинции [1]. Так, в горно-долинных лесо-лугово-степных, а также в лесостепных ландшафтах орнитокомплексы открытых и слабо облесенных пространств неотличимы от своих степных аналогов, а население лесных выделов в пределах лесостепного пояса имеет высокое сходство с сообществами лесного и субальпийского поясов, объединяясь с ними в один тип.

Деление на классы и подклассы в большинстве случаев обусловлено провинциальными различиями между сходными вариантами населения одного и того же типа и подтипа. Причем провинциальность сильнее всего проявляется в степном типе населения, менее – в лесном, а в тундровом почти не выражена. Неожиданным оказался впервые выявленный факт большей провинциальной изменчивости лесных орнитокомплексов по сравнению с их внутрирегиональными отличиями в зависимости от состава лесообразующих пород, т. е. население одинаковых

Т а б л и ц а 3
Информативность классификации зимнего населения птиц гор Южной Сибири

Таксон	Учтенная дисперсия, %
Система	15
Тип	37
Подтип	38
Класс	23
Подкласс	14
Всего, все таксоны вместе	45

по составу алтайско-саянских, прибайкальских и забайкальских лесов, например мелколиственных, менее сходно между собой, чем сообщества птиц тех же мелколиственных и темнохвойных лесов внутри каждой из этих трех групп ландшафтных областей. В целом по зимнему населению, так же как по составу и распределению образующих его видов, горы Южной Сибири отчетливо подразделяются на Алтайско-Саянский, Прибайкальский и Забайкальский регионы.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Пространственно-типологическая структура зимнего населения выявлена методом корреляционных плеяд [30] по матрице средних коэффициентов сходства орнитокомплексов в ранге подтипа населения. На иллюстрирующем ее структурном графе (рис. 4) сплошной линией изображены все связи, составляющие не менее 7 единиц сходства – чтобы, не утратив возможности его отображения в двухмерном пространстве, нагляднее продемонстрировать обнаруженные тренды. При отсутствии сильных связей показаны максимальные из числа имеющихся запороговых: штриховой линией – слабые, пунктирной – очень слабые, проведенные внемасштабно. В таких случаях цифрой обозначена конкретная величина сходства. Сама схема составлена в обратном масштабе, т. е., чем больше сходство между подтипами населения, тем ближе друг к другу они расположены. Заключенные внутри условных фигур номера подтипов соответствуют их нумерации и названию в приведенной выше классификации зимнего населения, а нижний цифровой индекс означает среднюю величину сходства объединяемых в данном подтипе вариантов населения. Стрелками показаны основные направления сопряженной пространственной изменчивости (на уровне тенденций) сообществ птиц и факторов среды.

Структурная схема демонстрирует наличие трех слабо связанных между собой систем населения. Особенно сильно отличается водно-околоводное население со специфическим видовым составом и низким уровнем суммарного

обилия птиц. Слабее выражены различия между населением птиц застроенных и незастроенных территорий, поскольку в первом из них имеется своего рода “промежуточное звено” – сообщество птиц временных населенных пунктов, обладающее хотя и запороговой, но максимальной для него связью с лесо-лугово-степным подтипом населения.

В наиболее представительной системе населения птиц незастроенной суши четко видны две основные линии трендов в факторном пространстве: вертикальная и горизонтальная. Первая отображает изменения сходства сообществ птиц, сопряженные главным образом с уменьшением теплообеспеченности местообитаний (при одновременном увеличении влагообеспеченности) по мере возрастания высоты местности над уровнем моря: от таежно-лесостепного подтипа населения к субальпийско-таежному и далее к тундровому. Совместным влиянием этих факторов, при ведущей роли первого, обусловлено и соответствующее уменьшение облесенности. Аналогичное явление прослеживается и в горизонтальном направлении – как изменение сходства от таежно-лесостепного подтипа населения к лесо-лугово-степному, затем лугово-степному и, наконец, к степному. Но в данном случае соответствующее изменение тепло- и влагообеспеченности связано не с абсолютной высотой, а с неравномерностью распределения тепла и влаги в зависимости в основном от угла наклона земной поверхности, экспозиции склонов и от географической широты местности. Основную роль при этом играет влагообеспеченность, выраженная годовой суммой осадков. Таким образом, анализ структуры населения выявляет тесную сопряженность пространственной изменчивости населения птиц и гидротермического режима местообитаний, определяющего формирование того или иного высотного пояса типа ландшафта.

Все выявленные при классификации населения и анализе его пространственно-типологической структуры факторы среды, градиенты которых совпадают с основными направлениями пространственной изменчивости сообществ птиц, были заданы для индивидуальной оценки силы и общности их связи с неод-

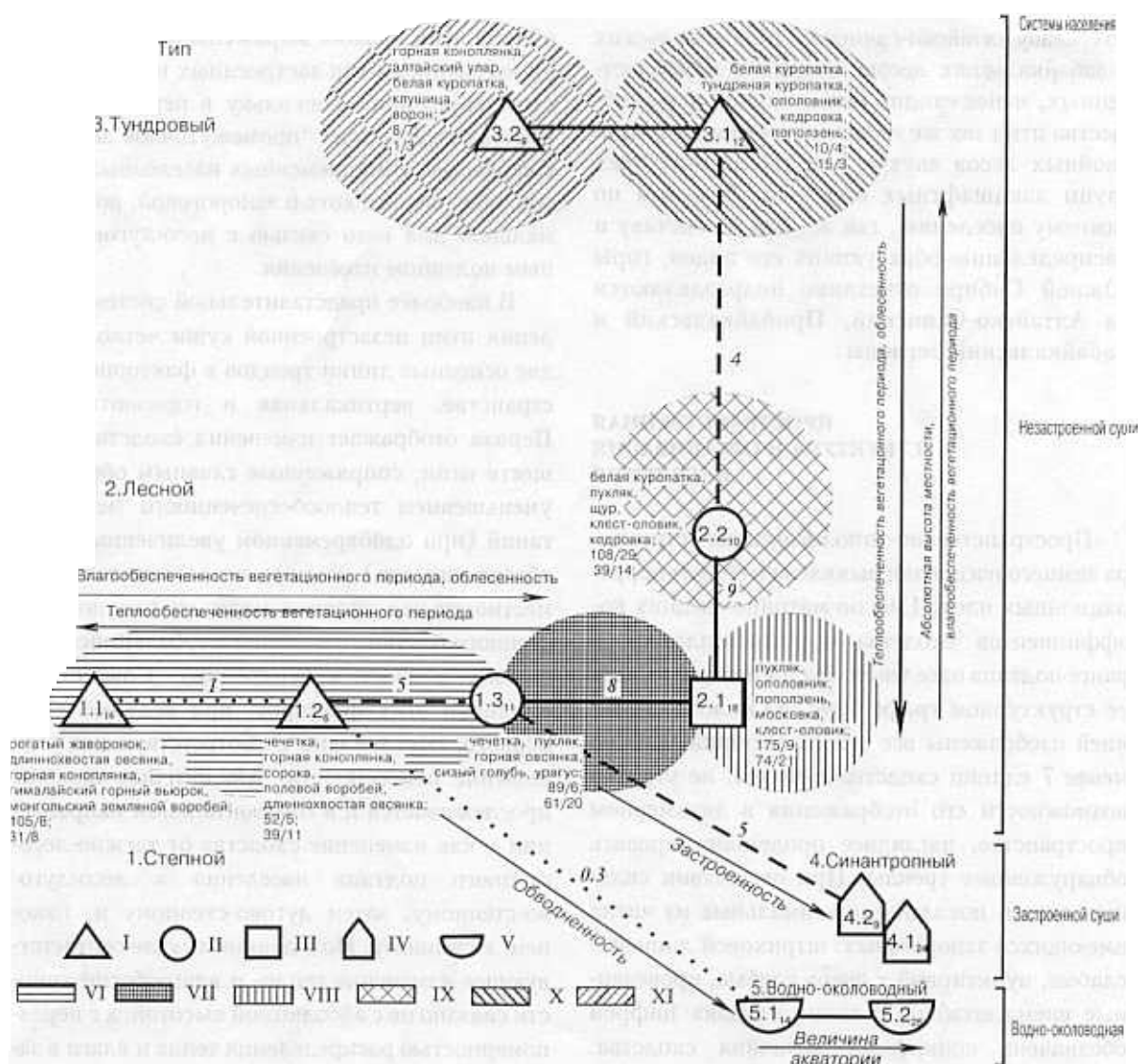


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура зимнего населения птиц (на уровне подтипов) гор Южной Сибири.

Подтипы населения объединяют сообщества птиц следующих территориальных выделов: I – безлесных; II – слабо облесенных; III – лесных; IV – застроенных (населенных пунктов); V – обводненных (незамораживающих участков рек и озер), относящихся к тому или иному высотно-полюсному типу ландшафта: VI – степному; VII – лесостепному; VIII – лесному; IX – субальпийскому редколесно-луговому; X – альпийско-тундровому; XI – тундрово-степному.

породностью орнитокомплексов, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Результаты этой оценки, выполненной методом качественной линейной аппроксимации матриц связи, приведены в табл. 4. Судя по ним, наиболее значимым (хотя и косвенным) фактором пространственной дифференциации зимнего населения птиц гор Южной Сибири является гидротермический режим местообитаний. В данных расчетах он оценивался по трем параметрам: теплообеспеченности, измеряемой годовой суммой температур выше 10 °C; влагообес-

печенности, выраженной годовой суммой осадков; коэффициенту увлажнения по Мезенцеву [31]. Для гор Южной Сибири сведения о средней величине каждого из этих гидротермических показателей, характеризующих обеспеченность всех высотно-полюсных типов ландшафта (дифференцированно по секторам увлажнения) теплом и влагой в период активной вегетации, взяты из специальной литературы [32–34]. Немногим менее информативны такие сравнительно “простые” факторы, как высотно-полюсный тип ландшафта и степень об-

Таблица 4
Оценка силы и общности связи между
пространственной неоднородностью факторов
среды и зимнего населения птиц гор Южной Сибири

Фактор (режим)	Учтенная дисперсия, %
Гидротермический режим вегетационного периода	39
В том числе:	
коэффициент увлажнения	35
теплообеспеченность	32
влагообеспеченность	26
Тип ландшафта	35
Облесенность	33
Провинциальность	0,3
Обводненность	
Застроенность	
Все факторы (режимы) вместе	43
Всего (вместе с природно- антропогенными режимами по таксонам классификации населения)	49

лесенности – по сути являющиеся производными гидротермического режима. Значимость всех остальных факторов сравнительно невелика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зимнее население птиц гор Южной Сибири отчетливо подразделяется на три слабо связанные системы: незастроенной суши, населенных пунктов и сообществ птиц незамерзающих участков рек и озер. Невысокое сходство между ними обусловлено принципиальными различиями в среде обитания. Каждой системе в той или иной мере свойственны высотно-поясная, широтная (зональная) и меридиональная (провинциальная) изменчивость сообществ птиц, но особенно это относится к незастроенной суше. Здесь наиболее сильно проявляется высотно-поясная дифференциация сообществ птиц, так что население разных поясов, как правило, существенно отличается не только по своему составу и основным количественным показателям (плотность, видовое богатство и т. п.), но и по облику в целом. При этом весьма характерна высокая степень совпадения между пространственной неоднородностью зимнего населения птиц и растительного покрова. Гораздо слабее выражена зонально-провинциаль-

ная изменчивость, характеризующаяся прежде всего постепенным обеднением населения в направлении с юга на север и одновременно с запада на восток. Судя по проведенным расчетам, ведущим фактором пространственной дифференциации зимнего населения птиц гор Южной Сибири можно считать гидротермический режим вегетационного периода, хотя он и влияет в основном через растительность. К числу не менее сильных, но частных факторов, действующих на сравнительно небольших площадях, следует отнести режимы застроенных и заселенных человеком территорий, а также водно-околоводных пространств. Эти три фактора (режима) обеспечивают в расчетах наибольший уровень объяснения дисперсии коэффициентов сходства между всеми рассмотренными сообществами птиц.

ЛИТЕРАТУРА

1. С. М. Цыбулин, Птицы Северного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1999.
2. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
3. Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов, М., 1996, вып. 8–9.
4. О. Б. Митрофанов, Вопросы орнитологии, Барнаул, 1995, 156–159.
5. О. Б. Митрофанов, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1999, 103 – 118.
6. С. М. Цыбулин, Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края, Барнаул, 1975, 260 – 263.
7. Н. Н. Березовиков, Птицы Маркакольской котловины, Алма-Ата, Наука КазССР, 1989.
8. И. И. Чупин, Птицы Сибири, Горно-Алтайск, 1983, 61–62.
9. С. М. Прокофьев, Природа Хакасии, Абакан, Хакаское кн. изд-во, 1993.
10. Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов, М., 1996, вып. 7.
11. М. П. Тарасов, Орнитология, М., 1962, вып. 5, 251–255.
12. А. А. Васильченко, Птицы Хамар-Дабана, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1987.
13. В. Е. Журавлев, Экология наземных позвоночных Восточной Сибири, Иркутск, 1988, 58–70.
14. Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов, М., 1997, вып. 10.
15. В. А. Толчин, С. В. Пыжьянов, Вопросы биогеографии Сибири, Иркутск, 1979, 3–25.
16. Н. А. Гвоздецкий, Н. И. Михайлов, Физическая география СССР. Азиатская часть, М., Мысль, 1970.
17. Ю. С. Равкин, В. А. Трофимов, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.

18. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
19. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69–130.
20. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
21. Красная книга Республики Алтай (животные), Новосибирск, 1996.
22. С. В. Стариков, Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда, Барнаул, 1999, 134–136.
23. Н. Г. Скрябин, Водоплавающие птицы Байкала, Иркутск, Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1975.
24. Ю. И. Мельников, И. И. Щербаков, А. И. Тестин и др., Современная орнитология, М., 1998, 224–228.
25. Б. В. Щербаков, Птицы за окном, Усть-Каменогорск, Мин. печати и массовой информации Республики Казахстан, 1996.
26. Ю. С. Равкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1994, 4, 303–320.
27. Б. К. Штегман, Основы орнитогеографического деления Палеарктики, Фауна СССР, Птицы, М.–Л., 1938.
28. С. М. Цыбулин, Актуальные вопросы зоогеографии, Кишинев, 1975, 244.
29. С. М. Цыбулин, *Зоол. журн.*, 1977, 56: 4, 588–595.
30. Ю. С. Равкин и др., Вопросы орнитологии, Барнаул, 1995, 165–172.
31. В. С. Мезенцев, И. В. Карнацевич, Увлажненность Западно-Сибирской равнины, Л., Гидрометеиздат, 1969.
32. Е. А. Садовнича, Радиационный режим горных лесов Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
33. Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова, Климат и горные леса Южной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
34. Д. И. Назимова, И. А. Коротков, Ю. С. Чередникова, Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири, М., 1987, 30–64.

Spatial Differentiation of Winter Bird Population of Mountains of South Siberia: the Main Trends and Factors

M. TSYBULIN, O. B. MITROFANOV, YU. S. RAVKIN et al.

The results of winter censuses of birds carried out in all landscape regions of South Siberia (the Altai-Sayan, Circumbaikalian and Transbaikalian regions) on routes with an extension of more than 5 thousand km are summarized. The altitude-zonal variability of bird communities characterized by the change of their composition, increase of the total abundance and species diversity from the steppe zone to the forest one, with subsequent continuous reduction with further elevation is analyzed. Much less expressed is the zonal-provincial variability manifested as a diminution of the same indices in the latitudinal and meridional directions. A classification of all the 116 bird species recorded in winter with respect to similarity of their distributions, and a classification of territorial bird communities with respect to the degree of relation between them are presented. Judging by calculations, the leading factors of spatial differentiation of the winter bird population are the hydrothermal regime of habitats during the vegetation period, the natural-anthropogenic regimes of built-up territories populated by man, and those of aquatic-circumaquatic spaces.