

Пространственная дифференциация летнего населения птиц российской территории Алтая: основные тренды и факторы

С. М. ЦЫБУЛИН, К. В. ТОРОПОВ, Ю. С. РАВКИН, Е. Н. БОЧКАРЕВА,
М. А. ГРАБОВСКИЙ, С. Г. ЛИВАНОВ, Н. П. МАЛКОВ, К. В. ГРАЖДАН

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

АННОТАЦИЯ

По материалам летних учетов, проведенных на маршрутах протяженностью около 8 тыс. км, проанализирована пространственная неоднородность населения птиц Алтайской горной области. Наиболее ярко выраженная высотно-поясная изменчивость сообществ птиц характеризуется постепенной сменой их видового и фаунистического состава, увеличением суммарного обилия, биомассы и видового богатства в направлении от степного пояса к лесному и последующим неуклонным сокращением по мере увеличения высотного уровня, вплоть до субнивального пояса. Провинциальные отличия однотипных орнитокомплексов проявляются гораздо слабее. Приведена классификация летнего населения птиц Алтая и дана количественная оценка силы и общности связи между пространственной неоднородностью населения и факторов среды.

За последние десятилетия накоплены новые материалы по населению птиц российской части Алтая. Большая часть их не опубликована и хранится в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. По сравнению с 1985 г., когда была предпринята первая попытка обобщения по пространственной структуре летнего населения птиц гор Южной Сибири [1], объем данных по Алтаю возрос примерно втрое. За эти годы появились и новые методические подходы к анализу животного населения на региональном уровне. Все это дает возможность не только детально рассмотреть основные тенденции и провинциальные особенности пространственной дифференциации летнего населения птиц Алтая, но и обобщить современное представление о его структуре и организации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы как оригинальные, так и литературные материалы, собранные за период с 1959 по 2001 г. и характеризующие на-

селение птиц в среднем за первую половину лета (16 мая – 15 июля). Исходное количество вариантов населения птиц ландшафтных урочищ достигает 317 при суммарной протяженности пройденных учетных маршрутов около 8000 км. Все многолетние данные по одним и тем же местообитаниям предварительно усреднены, чтобы ослабить влияние межгодовой изменчивости орнитокомплексов на результат их анализа в географическом аспекте. В итоге общее число рассматриваемых пространственных группировок населения сократилось до 246. Краткая характеристика всех использованных материалов представлена в табл. 1, а на рис. 1 показано географическое положение мест их сбора. Кластерный анализ данных выполнен с помощью одного из качественных аналогов метода главных компонент [9]. При этом мерой сходства населения служил коэффициент Жаккара для количественных признаков [10, 11]. Сила и общность выявленных связей между пространственной изменчивостью населения птиц и факторов среды рассчитывались методом качественной линейной аппроксимации матриц связи [12].

Характеристика использованных материалов по летнему населению птиц российской территории Алтая

1	2	3	4	5	6
Северо-Алтайская	1	1970	4	18	В. В. Брунов, Л. А. Хляп, А. А. Варшавский (БД)
	2	1979–1983	43	860	С. М. Цыбулин [2]
Северо-Восточная Алтайская	3	1959	2	12	Ю. В. Дроздова, Е. З. Таскаева, Б. П. Доброхотов [3]
	4	1961–1963	34	2720	Ю. С. Равкин [4]
		1969–1970	1	2	В. В. Брунов, Л. А. Хляп, А. А. Варшавский (БД)
	6	1998	3	-60	О. Б. Митрофанов (БД)
Центрально-Алтайская		1998–1999	33	660	К. В. Граждан, К. В. Торопов (БД)
	8	1969–1970	20	79	В. В. Брунов, А. А. Варшавский, Л. А. Хляп, Н. Н. Дроздов (БД)
	9	1976–1980	21	-750	Н. П. Малков (БД) и [5, 6] С. Г. Ливанов и др. (БД)
					С. Г. Ливанов, К. В. Торопов, В. Г. Никитин (БД)
	12	1996	18	360	Ю. В. Бобков, М. А. Грабовский, К. В. Торопов (БД)
	13	1999–2001	29	580	Е. Н. Бочкарева (БД)
Юго-Восточная Алтайская	14	1969	17	127	В. В. Брунов, Н. Н. Дроздов (БД)
	15				В. Н. Малков (БД) и [7]
	16				М. А. Грабовский, С. М. Цыбулин, Ю. В. Бобков (БД)
	17	1998	17	340	М. А. Грабовский, С. М. Цыбулин (БД)
	18	2001	7	122	С. М. Цыбулин (БД)
Всего					

Примечание. 1 – место сбора (физико-географическая провинция); 2 – номера ключевых участков на карте (см. рис. 1); 3 – годы работы; 4 – исходное количество пространственных вариантов населения; 5 – протяженность маршрутов в километрах; 6 – авторы, источники сведений; БД – неопубликованные материалы, хранящиеся в банке данных ИСиЭЖ СО РАН.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Плотность населения

Наиболее высокий уровень суммарного обилия птиц характерен для поселков. В среднем по населенным пунктам Алтая он составляет примерно 1200 особей/км², что вдвое выше, чем во всех прочих типах местообитаний. Причем на Северном и Центральном Алтае плотность синантропного населения заметно больше указанной средней величины (около 1500 особей/км²), на Северо-Восточном – близка к ней, а на Юго-Восточном – вчетверо меньше.

Плотность водно-околоводного населения птиц варьирует в очень широких пределах: от 2 особей/км² на Телецком озере до 5200 на малых реках среди лугово-степных низкогорий северной окраины Алтая. В целом по Алтаю она почти в 2 раза ниже, чем в поселках. При этом ярко выражена обратно-пропорциональная связь между величиной водоемов и обилием птиц на 1 км², хотя при пересчете показате-

лей на 10 км береговой линии явной зависимости от площади акватории не прослеживается. Гораздо важнее тип и характер самого водоема и окружающего ландшафта. На реках, по сравнению с озерами, суммарное обилие птиц, как правило, в 2–4 раза выше.

На остальной территории сильнее всего проявляется и повсеместно выражена высотно-поясная изменчивость суммарного обилия птиц (рис. 2), при этом плотность населения постепенно возрастает от степного пояса к лесостепному и затем к лесному, достигая здесь наибольшей величины. Далее, по мере увеличения абсолютных высот местности, также неуклонно снижается, и при переходе от альпийско-тундрового пояса к субнивальному происходит ее резкое сокращение. Эта общая схема изменений хорошо прослеживается по всему региону, независимо от провинциальных различий в структуре высотной поясности.

Аналогичные тенденции выявляются по суммарной биомассе птиц и трансформируемой

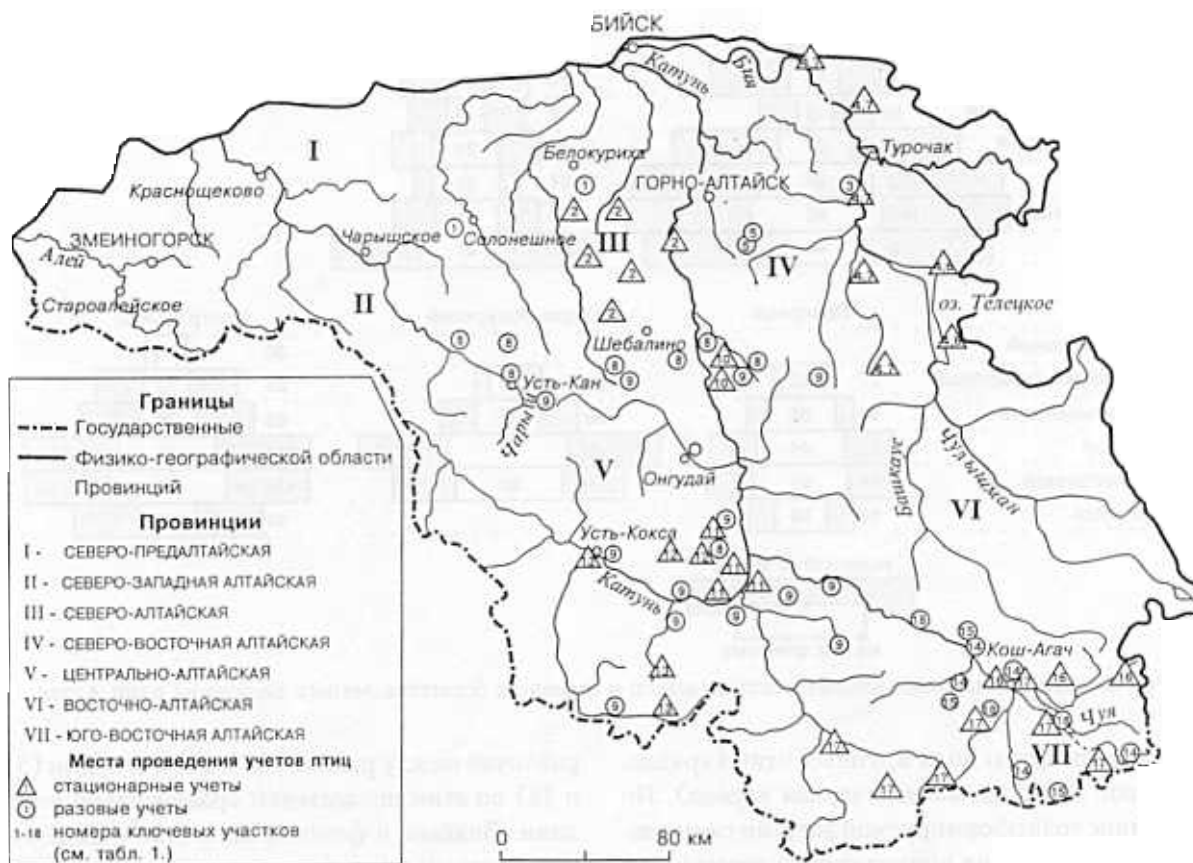


Рис. 1. Физико-географические провинции Алтайской горной области (по [8, 9]) и места проведения летних учетов птиц.

ими энергии, хотя и с некоторыми провинциальными различиями. Так, в Северо-Восточном и Центральном Алтае максимальные значения

по биомассе отмечены в лесостепном поясе (в основном за счет рябинника и врановых), а на Юго-Восточном Алтае – в степном, так как

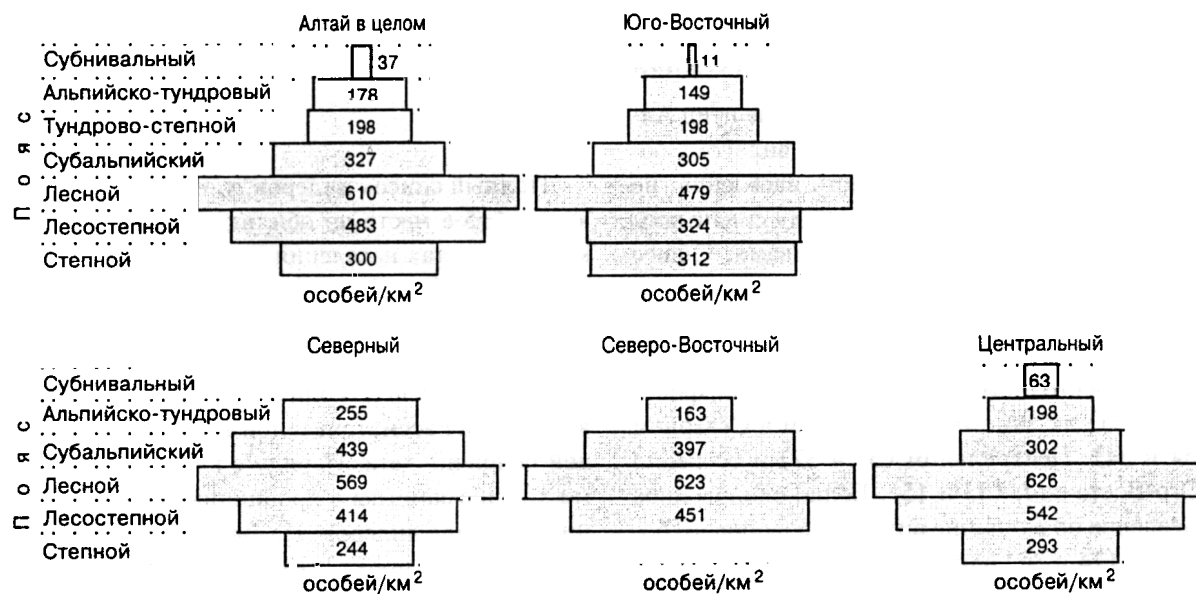


Рис. 2. Высотно-поясная изменчивость плотности летнего населения птиц Алтая

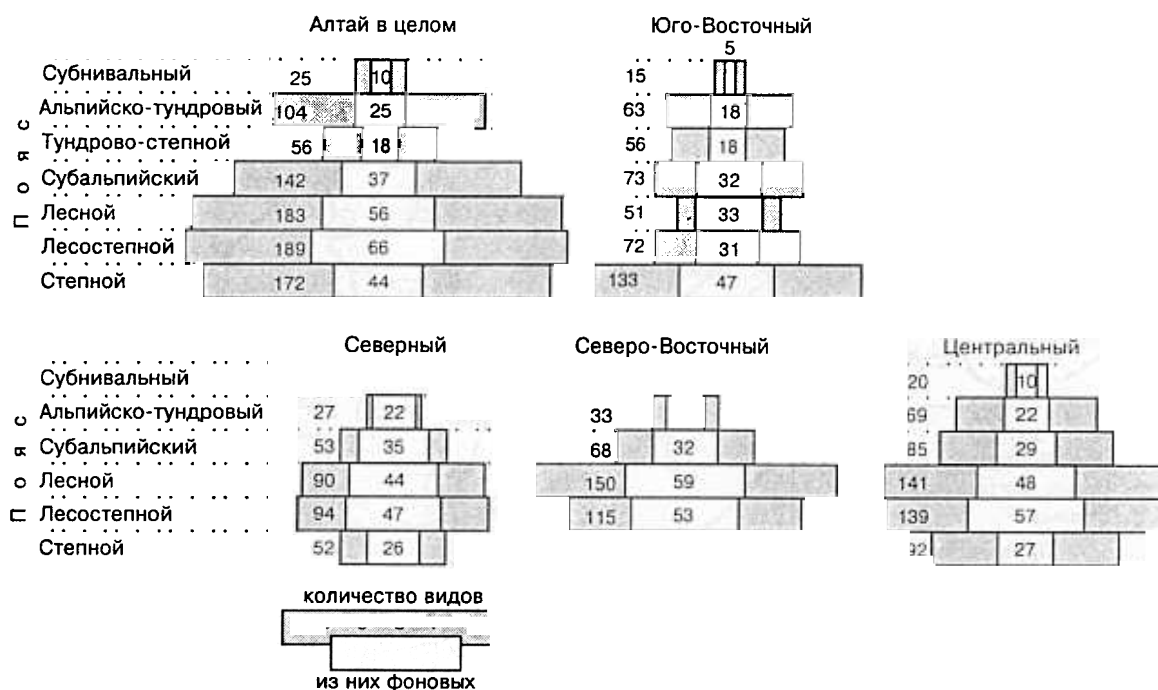


Рис. 3. Высотно-поясная изменчивость видового и фонового богатства летнего населения птиц Алтая.

здесь выше всего доля крупных птиц (кряква, большой крохаль, канюк, черная ворона). По величине трансформируемой энергии самые заметные отклонения приходятся на лесостепной пояс Центрального Алтая и на степной Юго-Восточного. В первом случае рассчитанное значение оказалось несколько большим, чем в лесном поясе, а во втором – хотя и ниже, чем в лесном, но существенно превысило отмеченное для лесостепного пояса.

Видовое богатство населения

В первой половине лета население птиц Алтая представлено 277 видами. По видовому богатству, в отличие от плотности населения, не так резко выражен контраст между синантропными и всеми прочими сообществами. Общее количество видов, составляющих орнитокомплексы алтайских поселков, достигает 112, в том числе 41 фоновый вид. При этом в поселках Северо-Восточного Алтая (всего 74 вида, фоновых – 35) их заметно больше, чем в Северном (54 и 34), Центральном (57 и 32) и особенно Юго-Восточном (33 и 15). Водно-околоводное население по величине видового и фонового богатства (74 и 30) ближе всего к обедненным сообществам высокогорий с альпийско-тундровыми и тундрово-степными ландшафтами, а

различия между реками (55 и 24) и озерами (51 и 14) по этим показателям сравнительно невелики. Видовое и фоновое богатство населения по высотным поясам изменяется так же, как и другие ранее рассмотренные показатели (рис. 3), но с характерным смещением максимума из лесного пояса в лесостепной. Лишь по Северо-Восточному и отчасти (по общему количеству видов) Центральному Алтаю такого смещения не прослеживается. А на Юго-Восточном Алтае максимум видового богатства приходится на степной пояс.

Лидирующие по обилию виды

Полный список лидеров, т. е. птиц, занимающих 1–5-е места по обилию в рассматриваемых вариантах населения, усредненных в каждой ландшафтной провинции по высотным поясам и отдельно по населенным пунктам, рекам и озерам, включает 60 видов (табл. 2). Это более 20 % от общего количества видов, встречающихся на рассматриваемой территории в первой половине лета. Наряду с высотно-поясными хорошо заметны и провинциальные изменения в составе лидеров. На Западно-Сибирской равнине, где провинциальность орнитокомплексов выражена очень слабо, всего лишь 23 вида птиц входят в число лидеров, а на Вос-

Т а б л и ц а 2

Птицы Алтая, лидирующие по обилию в первой половине лета, %

Вид	Пояс						Населенные пункты	Реки	Озера
	степной	лесостепной	лесной	субальпийский	тундровый	тундрово-степной			
Рогатый жаворонок	15	-	-	-	4	16	-	-	-
Каменка-плясунья	11	-	-	-	-	-	-	-	-
Каменка	6	5	-	-	3	20	-	-	-
Полевой жаворонок	6	-	-	-	-	-	-	-	-
Полевой конек	4	-	-	-	-	-	-	-	-
Лесной конек	-	10	-	7	-	-	-	-	-
Чечевица	-	7	9	11	-	-	-	-	-
Теньковка	-	5	10	-	-	-	-	-	-
Зеленая пеночка	-	4	7	6	-	-	-	-	-
Пухляк	-	-	11	-	-	-	-	-	-
Зарничка	-	-	5	9	-	-	-	-	-
Садовая камышевка	-	-	-	16	-	-	-	-	-
Горный конек	-	-	-	-	36	14	-	-	-
Варакушка	-	-	-	-	13	9	-	-	-
Бурая пеночка	-	-	-	-	5	-	-	-	-
Каменный воробей	-	-	-	-	-	5	-	-	-
Гималайская завирушка	-	-	-	-	-	-	29	-	-
Гималайский вьюрок	-	-	-	-	-	-	11	-	-
Сибирский горный вьюрок	-	-	-	-	-	-	10	-	-
Горихвостка-чернушка	-	-	-	-	-	-	7	-	-
Домовый воробей	-	-	-	-	-	-	-	39	-
Полевой воробей	-	-	-	-	-	-	-	19	-
Сизый голубь	-	-	-	-	-	-	-	18	-
Белая трясогузка	-	-	-	-	-	-	-	4	-
Скворец	-	-	-	-	-	-	-	3	-
Горная трясогузка	-	-	-	-	-	-	-	-	22
Перевозчик	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Сорока	-	-	-	-	-	-	-	-	10
Береговая ласточка	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Черная ворона	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Горбоносый турпан	-	-	-	-	-	-	-	-	33
Гоголь	-	-	-	-	-	-	-	-	12
Хохлатая чернеть	-	-	-	-	-	-	-	-	8
Красноголовый нырок	-	-	-	-	-	-	-	-	6

точно-Европейской равнине – 25 [13, 14]. При этом не следует забывать, что обе равнины, охватывающие огромные пространства от южных границ степной зоны до арктических тундр, многократно превосходят Алтайскую горную область по занимаемой площади. Если рассматривать Алтай в целом, игнорируя провинциальные различия, то список лидеров сократится до 34 видов. Основная часть их (25 видов) численно лидирует в каком-либо одном из высотных поясов или приравненных к ним по рангу внепоясных типов местообитаний. Еще четыре вида характерны для двух, причем, как правило, смежных поясов. Например, теньковка – для

лесостепного и лесного, зарничка – лесного и субальпийского, варакушка – альпийско-тундрового и тундрово-степного, а лесной конек – для лесостепного и субальпийского. Такое же количество видов лидирует в трех и тоже в основном смежных поясах: так, чечевица и зеленая пеночка – от лесостепного до субальпийского включительно, горный конек – от тундрово-степного до субнивального, а рогатый жаворонок – в степном поясе, а также в тундрово-степном и альпийско-тундровом. И только каменка в качестве лидера по обилию занимает одновременно четыре высотных пояса: по два в нижнем и верхнем ярусе гор. Таким образом, в

любом поясе присутствуют от одного до трех видов-лидеров, свойственных также выше- и нижележащим поясам, так что высотно-поясная смена состава лидирующих птиц происходит плавно. Иное дело – населенные пункты и водоемы, имеющие совершенно специфичные наборы лидеров. Причем даже между реками и озерами сходство по этому признаку невелико, так как, кроме горной трясогузки, у них нет общих видов.

Провинциальная изменчивость состава лидирующих по обилию птиц выражена повсюду, хотя и в разной мере. Например, в степном поясе (на Северо-Восточном Алтае отсутствует) выделяется две не перекрывающиеся группы лидеров. Одна характерна для Северного Алтая, а другая – для Центрального вместе с Юго-Восточным. Общими для этих двух провинций являются каменка-плясунья, каменка и полевой жаворонок, и по два вида специфичны для каждой из них. В данном случае можно считать, что различия в составе лидирующих видов птиц вполне соответствуют уровню различий в растительном покрове, потому что на Северном Алтае степной пояс образован в основном низкогорными остепненными лугами, луговыми степями и пахотными землями на их месте, а в Центральном и Юго-Восточном Алтае представлен преимущественно среднегорными, горно-долинными и межгорно-котловинными ландшафтами с преобладанием настоящих и опустыненных степей.

В лесостепном поясе провинциальные различия по лидирующим видам сглажены. За исключением Северо-Восточного и Юго-Восточного Алтая, не имеющих ни одного общего для них лидера, для каждой пары провинций непременно находится хотя бы один такой вид. Особенно велико сходство Северного Алтая с Северо-Восточным, обусловленное тремя общими для них видами. К тому же за счет серой славки и черноголового чекана выявляется значительная общность между лесостепным поясом Северо-Восточного Алтая и степным Северного. Центральный и Юго-Восточный Алтай, объединяемые лидирующими здесь лесным коньком и зеленой пеночкой, более сходны между собой, чем с северными провинциями.

В лесном поясе изменчивость состава лидеров заметно меньше, поэтому их список включает всего восемь видов. Из них два вида – теньковка

и пухляк – распространены в этом качестве по всему региону, а чечевица и зарничка – в трех провинциях из четырех. Как и по предыдущим поясам, Юго-Восточный Алтай сильнее отличается от остальных провинций, имеющих высокое сходство между собой.

В субальпийском поясе редколесий с лугами и ерниками состав лидирующих птиц наиболее разнообразен и включает 15 видов. Среди них нет ни одного, в равной мере характерного для всех провинций. И только лесной конек в качестве лидера отмечен везде, кроме Юго-Восточного Алтая. При этом Северный, Северо-Восточный и Центральный Алтай более сходны между собой, чем каждый из них с Юго-Восточным, но по сравнению с нижележащим лесным поясом степень их общности заметно меньше.

В тундрово-степном поясе Юго-Восточного Алтая первое и второе места по обилию занимают соответственно каменка и рогатый жаворонок, не менее характерные и для степного пояса той же провинции. Далее по убыванию их доли в населении следуют горный конек и варакушка – виды, численно преобладающие и во всех тундровых сообществах птиц Алтая. На последнем месте стоит каменный воробей – единственный лидер, специфичный для этого пояса.

По всему альпийско-тундровому поясу лидируют горный конек, составляющий по обилию от 1/3 до половины населения, и варакушка, доля которой колеблется от 3 до 17 %, возрастая по направлению с севера к югу. Кроме них сходство между тундровыми сообществами Северо-Восточного и Центрального Алтая усиливают бурая пеночка и белая куропатка, а Северного с Северо-Восточным – зарничка, которая типична для лесного пояса почти повсеместно и в среднем по всему Алтаю. В северных провинциях ее проникновение в качестве лидера в альпийско-тундровый и субальпийский пояса с их относительно бедным населением, очевидно, обусловлено близким соседством этих поясов с лесным поясом вследствие их фрагментарности и незначительной площади.

В субнивальном поясе, характерном лишь для наиболее высоких хребтов Центрального и Юго-Восточного Алтая, среди лидирующих птиц повсеместно встречаются гималайский выюрок и горихвостка-чернушка. Еще по три

вида отмечены в каждой из этих провинций. Однако в данном случае говорить о провинциальных особенностях, по-видимому, мало оснований, так как объем выборки по этому поясу невелик, а сообщества птиц отличаются крайней бедностью и нестабильностью, что явно увеличивает элемент случайности.

Наиболее стабилен видовой состав лидирующих птиц в населенных пунктах. В него непременно входят домовый и полевой воробьи, а в большинстве провинций, кроме того, сизый голубь, скворец и маскированная трясогузка. Лишь в Северо-Восточном Алтае сизого голубя опережает по обилию деревенская ласточка, на Центральном Алтае скворца замещает каменка, а вместо маскированной трясогузки на Юго-Восточном Алтае зарегистрирована клушица.

Гораздо ярче выражена провинциальная смена лидеров в речном населении, имеющем один вид, общий для всего региона (перевозчик), и другой – для большинства провинций, исключая Юго-Восточную (горная трясогузка). Сходство североалтайских речных сообществ со всеми прочими этим и ограничивается. В остальных же провинциях общность списка лидеров выше за счет маскированной трясогузки. Кроме того, Центральный Алтай сближает с Северо-Восточным еще и оляпка, а с Юго-Восточным – береговая ласточка. Заметим, что число лидеров, специфичных для какой-либо одной из провинций, явно уменьшается от периферии горной области к ее центру. Для Центрального Алтая такие виды вовсе не характерны, на Северо-Восточном отмечен один, на Юго-Восточном – два, а на Северном – три.

По видам, лидирующим в озерных сообществах птиц, степень схождения-различия между Северо-Восточным, Центральным и Юго-Восточным Алтаем примерно одинакова. А для Северного Алтая озера не характерны, и наличие здесь нескольких малых озер скорее представляется исключением, нежели закономерностью. При попарном сопоставлении провинциальных списков лидирующих птиц в каждой провинции обнаруживается по два специфичных для нее вида и по столько же общих. И только гоголь как лидер по обилию встречается повсюду.

В среднем по территории Алтая население птиц и по обилию, и по количеству видов примерно на треть состоит из транспалеарктов. Помимо них преобладают представители европейского, монгольского, сибирского и тибетского типов фауны (по Б. К. Штегману [15]), на долю которых приходится от 18 до 12 %. При этом отчетливо выражена высотно-поясная изменчивость фаунистического состава сообществ. Так, в степном поясе помимо транспалеарктов (24 и 30 % соответственно по количеству особей и видов) доминируют монгольские (48 и 21 %) и европейские (13 и 22 %) виды, а отчасти (только по числу видов) и сибирские (12 %). Население птиц лесостепного пояса разнообразнее, в нем хорошо представлено большинство из характерных для Палеарктики типов фауны. Чаще всего встречаются европейские формы (42 и 26 %), меньше транспалеарктических (19 и 28 %), сибирских (14 и 18 %) и особенно монгольских (10 и 14 %), а по количеству особей весьма заметно участие китайских (13 %). В лесном поясе по соотношению видов, представляющих основные типы фауны, состав населения почти такой же, как в лесостепном. Но по их суммарному обилию он существенно отличается и может быть охарактеризован как сибирско-европейский (32 и 43 %) со значительной долей видов китайского происхождения (16 %). Для субальпийского редколесно-лугового пояса также свойственно преобладание птиц европейского (31 и 20 %) и сибирского (24 и 23 %) типов фауны; транспалеарктов (12 и 25 %), в меньшей степени – китайского (19 % по обилию) и монгольского (18 % по видам) типов. Более резкие изменения в составе населения наблюдаются при переходе к тундрово-степному поясу, специфичному для Юго-Восточной Алтайской провинции. Население этого пояса на треть состоит из транспалеарктов (40 и 32 %), немного меньше монгольских форм (29 и 27 %), и сравнительно велика доля тибетских (19 и 13 %). Из представителей прочих типов фауны заметную роль играют только европейские, и то лишь по количеству видов (16 %). В альпийско-тундровом поясе примерно четверть населения составляют транспалеаркты (23 и 26 %). Кроме того, здесь хорошо представлены по числу особей и видов

тибетский (42 и 11 %) и монгольский (13 и 20 %) типы фауны, а по количеству видов также сибирский и европейский (16 и 13 %). Субнивальный пояс выделяется безусловным доминированием тибетского (65 и 32 %) и монгольского (14 и 24 %) типов фауны при значительной доле видов с транспалеарктическим распространением (16 %).

В населенных пунктах, на реках и озерах, как правило, доминируют транспалеаркты (32–68 %), а также птицы, относящиеся к европейскому (до 33 %) и сибирскому (до 15 %) типам фауны.

Таким образом, в смене фаунистического состава сообществ по высотным поясам усматриваются следующие тенденции. Доля птиц сибирского, европейского и китайского типов фауны нарастает от степного пояса к лесостепному и далее вплоть до лесного. Вместе взятые они представляют здесь не менее 90 % населения по суммарному обилию и более половины – по общему количеству видов. В вышележащих поясах они постепенно замещаются монгольскими и тибетскими формами. Так что их участие в населении неуклонно сокращается от пояса к поясу, но особенно резко – при переходе к тундрово-степному, а еще выше, в субнивальном поясе, где господствует тибетский тип фауны, уже малозначимо. Доля представителей монгольского типа фауны, напротив, минимальна в лесном поясе и увеличивается не только по направлению вверх, но также от лесного пояса через лесостепной к степному. И только транспалеарктов сравнительно много во всех поясах, кроме субнивального.

Провинциальные различия в фаунистическом составе населения по сравнению с высотно-поясными выражены несравненно слабее и проявляются в основном в степном поясе. Так, на Центральном и Юго-Восточном Алтае в степном поясе, характеризующемся преобладанием среднегорных, горно-долинных и межгорно-котловинных ландшафтов настоящих и опустыненных степей, население птиц наполовину состоит из монгольских форм. А в низкогорных луговых степях и остепненных лугах, образующих степной пояс Северного Алтая, их заменяют представители европейского типа фауны.

Обобщенный результат классификации летнего населения птиц Алтая представлен ниже в виде четырехступенчатых (тип – подтип – класс – подкласс) классификационных схем, составленных для каждой из трех выделяемых систем населения: природных и полевых сообществ суши, синантропных сообществ, а также водно-околоводных. Выделение самих систем населения обусловлено тем, что внутреннее сходство объединяемых ими сообществ гораздо выше, чем между ними. И, кроме того, каждой системе в той или иной степени свойственна высотно-поясная (на равнинах – зональная [13, 14]) изменчивость сообществ птиц, так что относящиеся к ней варианты населения обычно образуют свои высотно-поясные (зональные) ряды по изменению сходства. Правда, по синантропной и водно-околоводной системам населения птиц Алтая это менее заметно, чем на равнинах, поскольку на Алтае населенные пункты, а также крупные и средние по величине реки характерны только для нижних поясов.

1. СИСТЕМА ПРИРОДНЫХ И ПОЛЕВЫХ СООБЩЕСТВ СУШИ

1. Степной тип населения (степей, остепненных лугов, полей, а также открытых и закустаренных низинных болот в степном и лесостепном поясах)

*Лидеры по обилию, %: рогатый и полевой жаворонки (11 и 7), каменка-плясунья (10), каменка (9), садовая овсянка (6); плотность населения/биомасса – 287 особей/км²/16 кг/км²; всего видов/фоновых видов – 190/45; доля по количеству особей, %: монгольского типа фауны – 43, транспалеарктов – 28, европейского – 16.**

1.1. Гумидный (лугово-степной) подтип (луговых степей и остепненных лугов, открытых и закустаренных низинных болот, полей, в том числе – на месте настоящих степей или с небольшими перелесками)

Полевой жаворонек (17), черноголовый чекан (13), садовая овсянка (8), лесной и степ-

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

ной коньки (5 и 4); 261/18; 135/46; транспалеарктов – 49, монгольского типа фауны – 15, европейского – 25.

1.1.1. Предгорно-низкогорный класс населения (полосы лугово-степных предгорий и низкогорий вдоль северной окраины Алтая)

Черноголовый чекан (15), серая славка и лесной конек (по 8), певчий сверчок (6), чечевица (4); 294/21; 90/47; европейского типа фауны – 38, транспалеарктов – 33, монгольского – 11.

Подклассы:

1.1.1.1. Северо-Алтайский

Черноголовый чекан (17), серая славка (14), лесной и степной коньки (10 и 6), сорока (8); 244/20; 52/26; европейского типа фауны – 51, транспалеарктов – 34.

1.1.1.2. Северо-Восточно-Алтайский

Черноголовый чекан (13), певчий и пятнистый сверчки (11 и 6), лесной конек (6), чечевица (5); 344/23; 84/45; транспалеарктов – 32, европейского типа фауны – 28, монгольского – 14, сибирского – 12, китайского – 10.

1.1.2. Долинно-межгорно-котловинный класс населения

Полевой жаворонок (24), черноголовый чекан (12), садовая овсянка (10), каменка-плясунья (5), степной конек (4); 248/17; 99/35; транспалеарктов – 56, европейского типа фауны – 19, монгольского – 16.

Подклассы:

1.1.2.1. Центрально-Алтайский

Полевой жаворонок (23), черноголовый чекан (13), садовая овсянка (11), степной и лесной коньки (5 и 4); 233/16; 88/32; транспалеарктов – 58, европейского типа фауны – 20, монгольского – 14.

1.1.2.2. Юго-Восточно-Алтайский

Полевой жаворонок (27), каменка-плясунья (12), коноплянка (8), черноголовый чекан и садовая овсянка (по 7); 348/19; 37/23; транспалеарктов – 49, европейского типа фауны – 27, монгольского – 16.

1.2. Аридный (сухостепной) подтип (настоящих и опустыненных степей)

Рогатый жаворонок (16), каменка-плясунья (12), каменка (11), плешанка (8), садовая овсянка (5); 299/15; 148/37; монгольского типа фауны – 55, транспалеарктов – 20, европейского – 13.

1.2.1. Крутосклонный класс населения (степей среди крутосклонных среднегорий, а также по бортам террас и V-образных долин)

Каменка (15), плешанка (11), рогатый жаворонок (7), овсянки Годлевского и садовая (по 6); 364/16; 122/45; монгольского типа фауны – 44, транспалеарктов – 21, европейского – 17.

Подклассы:

1.2.1.1. Центрально-Алтайский

Плешанка (18), каменка (16), овсянки садовая, Годлевского и длиннохвостая (9, 8 и 4); 388/14; 98/40; монгольского типа фауны – 34, европейского и транспалеарктов – по 24.

1.2.1.2. Юго-Восточно-Алтайский

Рогатый жаворонок (18), каменка (16), горная коноплянка (12), пустынная каменка и каменка-плясунья (по 5); 305/17; 67/31; монгольского типа фауны – 60, транспалеарктов – 20.

1.2.2. Пологосклонный класс населения (степей межгорных котловин, пологосклонных и холмисто-увалистых среднегорий, а также выложенных участков горных долин и террас)

Рогатый и полевой жаворонок (26 и 6), каменка-плясунья (22), полевой конек и каменка (по 8); 250/13; 117/22; монгольского типа фауны – 67, транспалеарктов – 19.

Подклассы:

1.2.2.1. Центрально-Алтайский

Каменка-плясунья (26), рогатый и полевой жаворонок (12 и 7), полевой конек (11), каменка (9); 336/18; 76/26; монгольского типа фауны – 59, транспалеарктов – 23, европейского – 12.

1.2.2.2. Юго-Восточно-Алтайский

Рогатый жаворонок (45), каменка-плясунья (16), монгольский земляной воробей (7), каменка и полевой жаворонок (по 5); 182/10; 83/16; монгольского типа фауны – 79, транспалеарктов – 13.

2. Лесной тип населения (лесов, вырубок, гарей, редколесий, в том числе субальпийских, а также облесенных участков в нелесных ландшафтах)

Пухляк (10), теньковка (9), зеленая пичока (8), лесной конек и чечевица (по 7); 491/19; 226/62; европейского типа фауны – 38, сибирского – 33, китайского – 17.

2.1. Лесо-лугово-степной подтип (горно-долинных лесо-лугово-степных ландшаф-

тов, слабооблесенных местообитаний в лесостепи: луговых степей и остепненных лугов, чередующихся с перелесками и т. п., облесенных низинных болот, а также приречных лесов в пределах степного пояса)

Чечевица (8), лесной конек (7), садовая овсянка и черноголовый чекан (по 6), зеленая пеночка (5); 442/31; 161/65; европейского типа фауны – 46, транспалеарктов – 21, китайского – 19, сибирского – 11.

2.1.1. Предгорно-горно-долинный класс населения

Лесной конек (10), чечевица (9), черноголовый чекан (7), обыкновенная овсянка (6), серая славка (5); 413/25; 139/53; европейского типа фауны – 46, транспалеарктов – 20, китайского – 14, сибирского – 11.

Подклассы:

2.1.1.1. Северо-Алтайский

Лесной конек (19), чечевица и обыкновенная овсянка (по 8), серая славка (7), черноголовый чекан (6); 430/28; 74/43; европейского типа фауны – 58, транспалеарктов – 19, китайского – 10.

2.1.1.2. Северо-Восточно-Алтайский

Черноголовый чекан (11), чечевица (10), дубровник и рябинник (по 6), обыкновенная овсянка (5); 522/36; 118/54; европейского типа фауны – 40, транспалеарктов – 24, китайского – 17, сибирского – 16.

2.1.1.3. Центрально-Алтайский

Чечевица (10), садовая овсянка (9), овсянка Годлевского (8), большая синица (7), полевой воробей (6); 286/11; 63/32; европейского типа фауны – 41, китайского и монгольского – по 17, транспалеарктов – 16.

2.1.2. Долинно-межгорно-котловинный Юго-Восточно-Алтайский класс населения

Зеленая пеночка и садовая овсянка (по 10), бормотушка, теньковка и чечевица (по 7); 485/41; 83/46; европейского типа фауны – 31, китайского – 25, транспалеарктов – 22, сибирского – 11.

2.2. Таежно-подтаежно-лесостепной подтип (лесов, вырубков, гарей и редколесий в лесном и лесостепном поясах, исключая среднегорную темнохвойную тайгу)

Пухляк, чечевица и теньковка (по 9), зеленая пеночка (7), лесной конек (6); 668/23; 187/61; европейского типа фауны – 46, сибирского – 28, китайского – 17.

2.2.1. Предгорно-низкогорно-лесостепной класс населения

Рябинник (16), чечевица (11), серая славка (7), зяблик и лесной конек (по 6); 496/37; 82/38; европейского типа фауны – 51, сибирского – 29, китайского – 11.

Подклассы:

2.2.1.1. Северо-Алтайский

Рябинник (17), чечевица (13), серая славка (11), рябчик (8), лесной конек (7); 485/44; 43/32; европейского типа фауны – 48, сибирского – 31, китайского – 13.

2.2.1.2. Северо-Восточно-Алтайский

Рябинник (12), садовая камышевка (10), обыкновенная овсянка (7), теньковка и чечевица (по 6); 517/24; 75/45; европейского типа фауны – 58, сибирского – 25, транспалеарктов – 10.

2.2.2. Среднегорно-лесостепной класс населения

Лесной конек (19), зеленая пеночка и чечевица (по 9), теньковка (8), серая славка (7); 646/20; 108/48; европейского типа фауны – 51, китайского и сибирского – по 19.

Подклассы:

2.2.2.1. Северо-Алтайский

Лесной конек (18), зарничка и чечевица (по 9), серая славка и пухляк (по 6); 480/19; 75/39; европейского типа фауны – 55, сибирского – 23, китайского и транспалеарктов – по 10.

2.2.2.2. Центрально-Алтайский

Лесной конек (20), зеленая пеночка (10), чечевица (9), теньковка (8), серая славка (7); 667/20; 90/46; европейского типа фауны – 51, китайского – 20, сибирского – 18.

2.2.3. Подтаежно-нетемнохвойно-таежный класс населения (лесных ландшафтов всех провинций, исключая распаханное пространство)

Пухляк и теньковка (по 10), чечевица (9), зеленая пеночка (7), зарничка (5); 681/23; 178/60; европейского типа фауны – 45, сибирского – 30, китайского – 17.

Подклассы:

2.2.3.1. Северо-Алтайский

Чечевица (13), теньковка (9), зарничка и пухляк (по 8), садовая камышевка (7); 543/19; 91/43; европейского типа фауны – 46, сибирского – 30, китайского – 19.

2.2.3.2. Северо-Восточно-Алтайский

Пухляк (14), чечевича (8), лесной конек и теньковка (по 6), садовая камышевка (5); 732/31; 141/59; европейского типа фауны – 44, сибирского – 36, китайского – 10.

2.2.3.3. Центрально-Алтайский

Теньковка (13), зеленая пеночка (11), чечевича (9), пухляк (8), зарничка (6); 710/21; 143/51; европейского типа фауны – 45, сибирского – 26, китайского – 20.

2.2.3.4. Юго-Восточно-Алтайский

Зарничка (20), зеленая пеночка (18), теньковка (16), пухляк (10), чечевича (6); 545/13; 19/16; сибирского типа фауны – 38, европейского – 37, китайского – 24.

2.3. Темнохвойно-таежный подтип (среднегорной темнохвойной тайги)

Пухляк (30), теньковка (16), поползень (11), зеленая пеночка (5), певчий дрозд (4); 415/14; 79/34; сибирского типа фауны – 58, европейского – 30.

Классы населения:

2.3.1. Среднегорный Северо-Восточно-Алтайский

Пухляк (27), поползень (13), теньковка (11), московка (7), зеленая пеночка (6); 354/14; 75/31; сибирского типа фауны – 60, европейского – 26, китайского – 10.

2.3.2. Среднегорный Центрально-Алтайский

Пухляк (32), теньковка (21), поползень (9), певчий дрозд (6), зеленая пеночка (4); 496/13; 40/29; сибирского типа фауны – 56, европейского – 33.

2.4. Субальпийско-редколесный подтип (субальпийских редколесий с лугами и ерниками)

Зарничка (14), зеленая пеночка (12), лесной конек (11), чечевича (6), пухляк (4); 332/12; 122/33; сибирского типа фауны – 36, европейского – 22, китайского – 21.

2.4.1. Гумидный класс населения

Зарничка (14), лесной конек (11), чечевича и зеленая пеночка (по 8), чернозобый дрозд (5); 325/12; 106/32; сибирского типа фауны – 38, европейского – 24, китайского – 19.

Подклассы:

2.4.1.1. Северо-Алтайский

Зарничка (20), лесной конек (10), зеленый конек (8), теньковка и пухляк (по 6); 439/15; 53/35; сибирского типа фауны – 46, европейского – 27, китайского – 15.

2.4.1.2. Северо-Восточно-Алтайский
Зарничка (30), бурая пеночка (11), чечевича (8), чернозобый дрозд (6), лесной конек (5); 397/14; 68/32; сибирского типа фауны – 51, китайского и монгольского – по 13, европейского – 12.

2.4.1.3. Центрально-Алтайский

Лесной конек и зеленая пеночка (по 13), чечевича (10), чернозобый дрозд (7), бурая пеночка (5); 272/11; 80/30; сибирского типа фауны – 28, европейского – 27, китайского – 23.

2.4.2. Аридный Юго-Восточно-Алтайский класс населения

Зеленая пеночка (22), зарничка (15), лесной конек (11), краснозобый дрозд (8), варакушка (7); 347/12; 73/32; сибирского типа фауны – 34, китайского – 25, европейского – 19, транспалеарктов – 12.

3. Субальпийско-луговой тип населения (субальпийских высокогорных лугов и кустарников Центрального Алтая)

Садовая камышевка (55), чечевича (23), серая славка (6), горный конек (4), черноголовый чекан (3); 444/9; 27/13; европейского типа фауны – 67, монгольского – 23.

4. Альпийско-тундровый тип населения (горных тундр, тундростепей, а также низкотравных субальпийских и альпийских остепненных или заболоченных лугов)

Горный конек (29), варакушка (11), каменка (8), желтоголовая трясогузка и рогатый жаворонок (по 6); 193/11; 123/28; тибетского типа фауны – 38, транспалеарктов – 30, монгольского – 15.

4.1. Гумидный подтип (мохово-лишайниковых, ерниковых и травянистых тундр в гумидных провинциях или районах провинций)

Горный конек (41), варакушка (12), бурая пеночка (7), белая куропатка и зарничка (по 4); 165/10; 93/21; тибетского типа фауны – 45, транспалеарктов – 17, сибирского – 11, монгольского – 10.

Классы населения:

4.1.1. Северо-Алтайский

Горный конек (54), зарничка (10), лесной конек (8), чернозобый дрозд (6), варакушка (3); 255/9; 27/22; тибетского типа фауны – 57, сибирского – 19.

4.1.2. Северо-Восточно-Алтайский

Горный конек (39), зарничка (13), бурая пеночка (6), варакушка и белая куропатка (по 5); 163/11; 33/19; тибетского типа фауны – 43, сибирского – 26.

4.1.3. Центрально-Алтайский

Горный конек (39), варакушка (11), бурая пеночка (10), белая куропатка (5), чечевица (4); 190/11; 69/22; тибетского типа фауны – 42, транспалеарктов – 16, монгольского – 13.

4.1.4. Юго-Восточно-Алтайский

Горный конек (38), варакушка (22), гималайский вьюрок (6), белая куропатка и каменка (по 4); 103/8; 42/14; тибетского типа фауны – 51, транспалеарктов – 30.

4.2. Аридный Юго-Восточно-Алтайский подтип населения

Горный конек (18), каменка (15), желтоголовая трясогузка и рогатый жаворонок (по 12), варакушка (10); 226/12; 81/23; транспалеарктов – 42, тибетского типа фауны – 32, монгольского – 20.

Классы:

4.2.1. Тундростепной (злаково-кобрезиевых тундростепей и луговых кобрезиевых тундр)

Горный конек (19), рогатый жаворонок и каменка (по 16), варакушка (11), желтоголовая трясогузка (5); 196/11; 66/19; транспалеарктов – 39, тибетского типа фауны – 27, монгольского – 26.

4.2.2. Альпийско-субальпийско-луговой (низкотравных остепненных и заболоченных лугов)

Желтоголовая трясогузка (25), горный конек (16), каменка (13), перевозчик (11), белая трясогузка (10); 335/18; 48/21; тибетского типа фауны – 48, монгольского – 43.

5. Субнивальный тип населения (высокогорий с редким мохово-лишайниковым покровом, каменистыми россыпями, скалами, снежниками и ледниками)

Гималайская завирушка (29), горный конек (13), гималайский вьюрок (11), сибирский горный вьюрок (10), горихвостка-чернушка (7); 37/4; 25/10; тибетского типа фауны – 65, монгольского – 14.

5.1. Центрально-Алтайский подтип

Гималайская завирушка (33), горный конек (15), сибирский горный вьюрок (11), гималайский вьюрок (10), горихвостка-чернушка

(6); 63/8; 20/10; тибетского типа фауны – 67, монгольского – 10.

5.2. Юго-Восточно-Алтайский подтип

Краснобрюхая горихвостка (21), горихвостка-чернушка и гималайский вьюрок (по 14), конек. Годлевского и жемчужный горный вьюрок (по 12); 11/1; 15/5; тибетского типа фауны – 59, монгольского – 36.

II. СИСТЕМА СИНАНТРОПНЫХ СООБЩЕСТВ

6. Синантропный тип населения (постоянных и временных населенных пунктов)

Домовый и полевой воробьи (39 и 19), сизый голубь (18), маскированная трясогузка (4), скворец (3); 1193/103; 112/41; транспалеарктов – 68, средиземноморского типа фауны – 18, европейского – 10.

6.1. Поселковый подтип

Домовый и полевой воробьи (39 и 19), сизый голубь (18), маскированная трясогузка (4), скворец (3); 1295/112; 103/40; транспалеарктов – 69, средиземноморского типа фауны – 18, европейского – 10.

6.1.1. Предгорный класс населения (поселков северной предгорно-низкогорной лугово-степной окраины Алтая)

Домовый и полевой воробьи (36 и 22), скворец (11), деревенская ласточка и сизый голубь (по 5); 1130/67; 81/38; транспалеарктов – 70, европейского типа фауны – 24.

Подклассы:

6.1.1.1. Северо-Алтайский

Домовый и полевой воробьи (47 и 21), сизый голубь (5), скворец (4), сорока (3); 1126/60; 441/35; транспалеарктов – 74, европейского типа фауны – 18.

6.1.1.2. Северо-Восточно-Алтайский

Домовый и полевой воробьи (25 и 23), скворец (18), деревенская ласточка (9), сизый голубь (4); 1134/74; 55/34; транспалеарктов – 65, европейского типа фауны – 29.

6.1.2. Горно-долинный класс населения

Домовый и полевой воробьи (38 и 19), сизый голубь (22), маскированная трясогузка (5), черноголовый чекан (1); 1429/133; 80/39; транспалеарктов – 68, средиземноморского типа фауны – 22.

Подклассы:

6.1.2.1. Северо-Алтайский

Домовый и полевой воробьи (42 и 11), сизый голубь (24), черноголовый чекан и галка (по 3); 1704/168; 42/35; транспалеарктов – 66, средиземноморского типа фауны – 24.

6.1.2.2. Северо-Восточно-Алтайский

Полевой и домовый воробьи (24 и 19), маскированная трясогузка (13), деревенская ласточка (12), черноголовый чекан (4); 984/35; 51/31; транспалеарктов – 74, европейского типа фауны – 15.

6.1.2.3. Центрально-Алтайский

Домовый и полевой воробьи (39 и 23), сизый голубь (24), маскированная трясогузка (4), каменка (1); 1408/139; 57/32; транспалеарктов – 68, средиземноморского типа фауны – 24.

6.1.3. Межгорно-котловинный Юго-Восточно-Алтайский класс населения

Домовый и полевой воробьи (69 и 8), скворец (14), черный коршун и сизый голубь (по 2); 553/31; 16/11; транспалеарктов – 82, европейского типа фауны – 15.

6.2. Стойбищный подтип (пастушеских стойбищ и зимовий Юго-Восточного Алтая)

Полевой, снежный и каменный воробьи (22, 13 и 10), клушица (13), сизый голубь (9); 69/6; 22/10; монгольского типа фауны – 35, транспалеарктов – 30, средиземноморского – 19, тибетского – 14.

III. СИСТЕМА ВОДНО-ОКОЛОВОДНЫХ СООБЩЕСТВ

7. Озерно-речной тип населения

Горная трясогузка (21), перевозчик (17), сорока (10), береговая ласточка (9), черная ворона (8); 524/108; 55/24; транспалеарктов – 63, европейского – 24.

7.1. Речной подтип

Горная трясогузка (22), перевозчик (18), сорока (10), береговая ласточка и черная ворона (по 9); 655/112; 55/24; транспалеарктов – 65, европейского – 25.

7.1.1. Класс населения крупных рек (Бии и Катуни)

Береговая ласточка (64), перевозчик (14), маскированная и горная трясогузки (по 8), черная ворона (1); 241/15; 47/7; транспалеарктов – 97.

Подклассы:

7.1.1.1. Предгорный

Береговая ласточка (64), перевозчик (14), маскированная и горная трясогузки (по 8), черная ворона (1); 15/3; 24/3; транспалеарктов – 90.

7.1.1.2. Горный

Перевозчик (31), маскированная и горная трясогузки (28 и 27 %), черная ворона (4), чирок-свистунок (1); 286/17; 39/8; транспалеарктов – 97.

7.1.2. Класс населения малых и средних рек

Горная и маскированная трясогузки (23 и 6), перевозчик (18), сорока (11), черная ворона (10); 820/150; 36/25; транспалеарктов – 61, европейского – 28.

Подклассы:

7.1.2.1. Предгорный

Сорока (27), черная ворона (21), рябинник (12), желтоголовая трясогузка (10), зимородок (8); 5200/1436; 12/12; европейского типа фауны – 63, транспалеарктов – 15, сибирского – 12, тибетского – 10.

7.1.2.2. Горный

Горная и маскированная трясогузки (41 и 7), перевозчик (30), береговая ласточка (5), оляпка (3); 508/58; 31/19; транспалеарктов – 94.

7.2 Озерный подтип населения

Горбоносый турпан (33), гоголь (12), хохлатая чернеть и горная трясогузка (по 8), красноголовый нырок (6); 131/98; 51/14; транспалеарктов – 35, голарктов – 33, сибирского типа фауны – 15.

Классы:

7.2.1. Крупных озер (Телецкого озера)

Гоголь (23), большой крохаль (22), горная трясогузка (16), кряква (12), перевозчик (5); 2/2; 35/0; транспалеарктов – 68, сибирского типа фауны – 28.

7.2.2. Малых и средних озер

Горбоносый турпан (33), гоголь (12), хохлатая чернеть и горная трясогузка (по 8), красноголовый нырок (6); 153/114; 37/14; транспалеарктов – 35, голарктов – 33, сибирского типа фауны – 15.

Подклассы:

7.2.2.1. Северо-Восточно-Алтайский

Гоголь (28), горная трясогузка (25), красноголовый нырок (18), черныш (10), хохлатая чернеть (9); 165/89; 10/9; транспалеарктов – 52, сибирского типа фауны – 30, европейского – 18.

7.2.2.2. Центрально-Алтайский

Горбоносый турпан (73), горная трясогузка (11), перевозчик (5), свиязь и гоголь (по 2); 107/99; 16/8; голарктов – 73, транспалеарктов – 22.

7.2.2.3. Юго-Восточно-Алтайский

Горбоносый турпан (16), хохлатая чернеть (13), гоголь (12), травник и красношейная поганка (по 11); 215/149; 31/18; транспалеарктов – 38, голарктов и сибирского типа фауны – по 16, европейского – 11.

В первой системе населения – самой представительной как по количеству объединяемых вариантов, так и по общей площади занимаемой ими территории, хорошо заметна высотнопоясная дифференциация сообществ, т. е. различия между типами населения соответствуют высотнопоясной дифференциации местообитаний птиц по количеству и соотношению получаемого тепла и влаги и, соответственно, по типу растительного покрова, определяемого гидротермическим режимом. Однако полного совпадения между высотнопоясными типами и даже подтипами ландшафта (и растительности) и границами распространения соответствующих таксонов населения, как правило, не наблюдается. Так, степной тип населения объединяет сообщества птиц степей, остепненных лугов, полей, с включением небольших участков открытых и закустаренных низинных болот в пределах степного и лесостепного поясов. За исключением упомянутых болот, это местообитания, испытывающие дефицит влаги, так как в условиях сравнительно высокой теплообеспеченности испаряемость превышает годовую сумму осадков и величину фактического испарения. Лесной тип населения включает орнитокомплексы всего спектра лесных местообитаний и редколесий, а также облесенных участков в нелесных ландшафтах. Необходимым условием его формирования является наличие древесной растительности, существование которой возможно лишь при отсутствии значительного дефицита тепла и влаги, когда годовая сумма осадков примерно соответствует их испаряемости. Этот тип населения отличается самыми высокими показателями суммарного обилия птиц и видового богатства. Субальпийско-луговой тип населения характерен только для Центрального Алтая, где значительные площади заняты высокотравными субальпийскими лугами и кус-

тарниками. Он формируется в условиях пониженной теплообеспеченности и повышенного увлажнения, исключающих произрастание древесных пород. По видовому богатству этот тип населения многократно уступает лесному, хотя средний уровень обилия птиц ненамного меньше. Альпийско-тундровый тип населения включает сообщества птиц горных тундр всех провинций, а также специфичных для Юго-Восточного Алтая тундростепей, низкотравных субальпийских и альпийских остепненных и заболоченных лугов. Все эти местообитания характеризуются большим дефицитом тепла при отрицательной среднегодовой температуре воздуха, а годовая сумма осадков колеблется от 600 до 1600 мм. Плотность и видовое богатство населения по сравнению с предыдущими типами в 2–3 раза ниже. Субнивальный тип населения объединяет сообщества птиц высокогорий с редким мохово-лишайниковым покровом, каменистыми россыпями, скалами, снежниками и ледниками. Теплообеспеченность таких местообитаний настолько мала, что здесь практически отсутствуют высшие растения. Плотность и видовое богатство населения минимальны. Тесная связь между пространственной изменчивостью населения птиц, гидротермического режима и растительного покрова местообитаний отчетливо прослеживается и на последующих таксономических ступенях. При этом пространственные различия по тепло- и влагообеспеченности, вызываемые уже иными, более локальными факторами, постепенно сглаживаются. Так, если при делении лесного типа населения на подтипы, как и при выделении типов, по-прежнему доминирует высотнопоясная обусловленность различий по количеству поступающего тепла и влаги, то для остальных типов населения деление на подтипы определяется в основном положением местообитаний в гумидном или аридном секторе увлажнения. На уровне классов населения решающее значение имеют различия, обусловленные геоморфологическими факторами, а подклассов – провинциальной спецификой.

Представленной классификацией аппроксимируется 64 % дисперсии коэффициентов сходства между рассматриваемыми сообществами птиц. Наиболее информативно по этому показателю деление на типы населения, учиты-

Т а б л и ц а 3
Информативность классификаций
летнего населения птиц Алтая

Таксон	II	
	Учтенная дисперсия, %	
Система	12	
Тип	53	34
Подтип	43	23
Класс	35	
Подкласс	18	
	64	36

П р и м е ч а н и е. I – классификация, разработанная авторами статьи; II – классификация В. В. Брунова, А. К. Даниленко, В. Г. Каплина и А. М. Чельцова-Бебутова [8].

вающее 53 % дисперсии. Для сравнения нами выполнена аналогичная оценка информативности классификации населения птиц Алтая, разработанной В. В. Бруновым с соавторами для орнитогеографической карты [8]. Расчеты проведены тем же самым методом качественной линейной аппроксимации, а необходимые для этого данные взяты из легенды вышеупомянутой карты. При этом получены следующие результаты. По всей совокупности таксонов эта классификация снимает 36 % общей дисперсии коэффициентов сходства сообществ птиц. На высшей таксономической ступени, разделяющей орнитокомплексы Горного Алтая, прилегающих равнин и Салаирского кряжа, ею учитывается всего лишь 0,2 %, а на последующих, аналогичных типу и подтипу населения в нашем понимании – соответственно 34 и 23 % (табл. 3).

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Общий характер и основные направления территориальной изменчивости населения, т. е. его пространственно-типологическую структуру [17, 18], схематически отображает структурный граф, построенный методом корреляционных плеяд [19] по матрице средних коэффициентов сходства между сообществами птиц в ранге типа населения (рис. 4). Сплошными линиями на схеме изображены все межтиповые связи, составляющие не менее трех единиц сходства. При отсутствии таковых пунктиром внемасштабно показана максимальная из имеющихся запороговых связей. Сама схема составлена в обратном масштабе, т. е. чем больше сходство между типами населения, тем ближе

друг к другу они расположены, а конкретная величина сходства обозначена цифрами около линий связи. При невозможности провести значимую связь в соответствии с выбранным масштабом использована штриховая линия. Номера типов, заключенные внутри условных фигур, соответствуют их нумерации в приведенной выше классификации населения, а нижним цифровым индексом обозначена средняя величина сходства всех сообществ, относящихся к данному типу. Под названиями типов населения приведена их краткая характеристика по следующему плану: первые пять видов птиц, лидирующих по обилию и далее – плотность/биомасса населения; общее количество/число фоновых видов. Стрелками показаны основные направления сопряженной пространственной изменчивости сообществ птиц и факторов среды (на уровне тенденций).

На схеме отчетливо видно, что сильнее всего отличается озерно-речное население, обладающее небогатым и весьма специфичным видовым составом птиц при сравнительно высоком уровне их суммарного обилия. Слабее выражены различия между населением птиц застроенных и незастроенных территорий. Это вызвано тем, что синантропное сообщество включает также орнитокомплексы временных поселений человека (пастушьих стоянок и зимовий), выступающие своего рода “промежуточным звеном” в силу их заметного сходства с населением птиц окружающих естественных ландшафтов.

В наиболее представительной группировке, объединяющей все типы населения птиц природных и полевых местообитаний суши, четко видны две основные линии трендов в факторном пространстве: вертикальная и горизонтальная. Первая отображает изменчивость сходства сообществ птиц, сопряженную главным образом с уменьшением теплообеспеченности местообитаний по мере возрастания их высоты над уровнем моря: от лесного типа населения к субальпийско-луговому, затем альпийско-тундровому и, наконец, субнивальному. В том же направлении одновременно увеличивается и влагообеспеченность, достигая максимума в пределах альпийско-тундрового пояса. Интегральным влиянием этих факторов, при ведущей роли первого, предопределено и соответст-

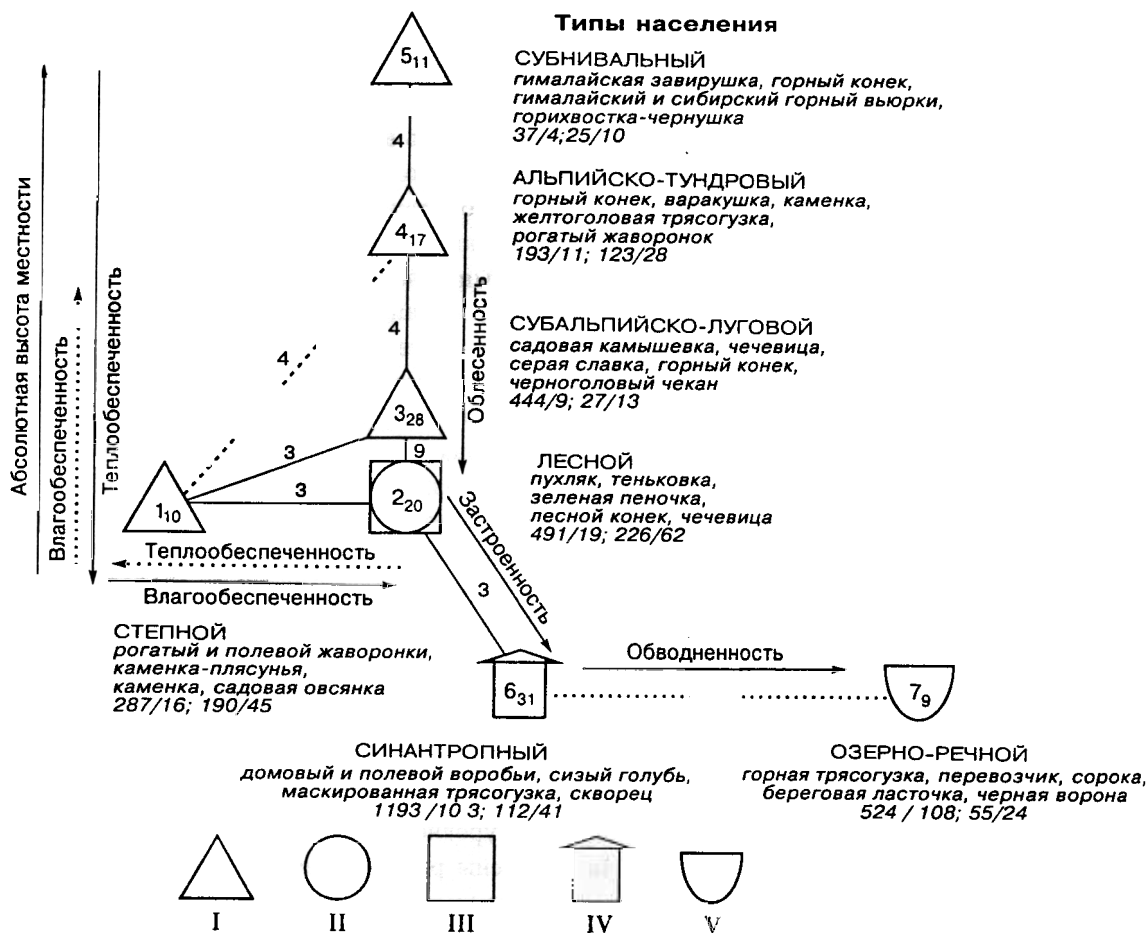


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Алтая (на уровне типов населения).

Типы населения объединяют сообщества птиц территориальных выделов: I – безлесных; II – слабо облесенных; III – лесных; IV – населенных пунктов; V – рек и озер.

вующее уменьшение облесенности. Аналогичное явление прослеживается и в горизонтальном направлении, обуславливая отличие степного типа населения от всех остальных, в том числе и от лесного, занимающего территориальные выделы такого же гипсометрического уровня. Но в данном случае изменение тепло- и влагообеспеченности не связано с абсолютной высотой, а определяется региональными и провинциальными особенностями в распределении тепла и влаги в зависимости от рельефа. Основную роль при этом играют различия по влагообеспеченности.

Таким образом, анализ пространственной структуры, выявленной для типов населения, показывает тесную сопряженность изменчивости орнитокомплексов и гидротермического режима местообитаний, определяющего формирование высотно-поясных типов ландшафта.

Информативность такого представления о пространственной структуре населения, оцененная по доле учтенной дисперсии коэффициентов сходства между всеми исходными (не усредненными) вариантами населения, достигает 54 %.

Более сложное, но вместе с тем и более информативное (63 %) представление о пространственно-типологической структуре населения птиц складывается по результатам анализа аналогичного графа на подтиповом уровне и пороге значимости межклассовых связей в 7 единиц (рис. 5). При таком укрупнении масштаба детализируются все ранее выявленные главные тренды и дополнительно проявляются менее сильные, отражающие в основном провинциальную специфику. Например, в системе водно-околоводного населения на передний план выступают различия между речными и озерными сообществами птиц, связанные с ти-

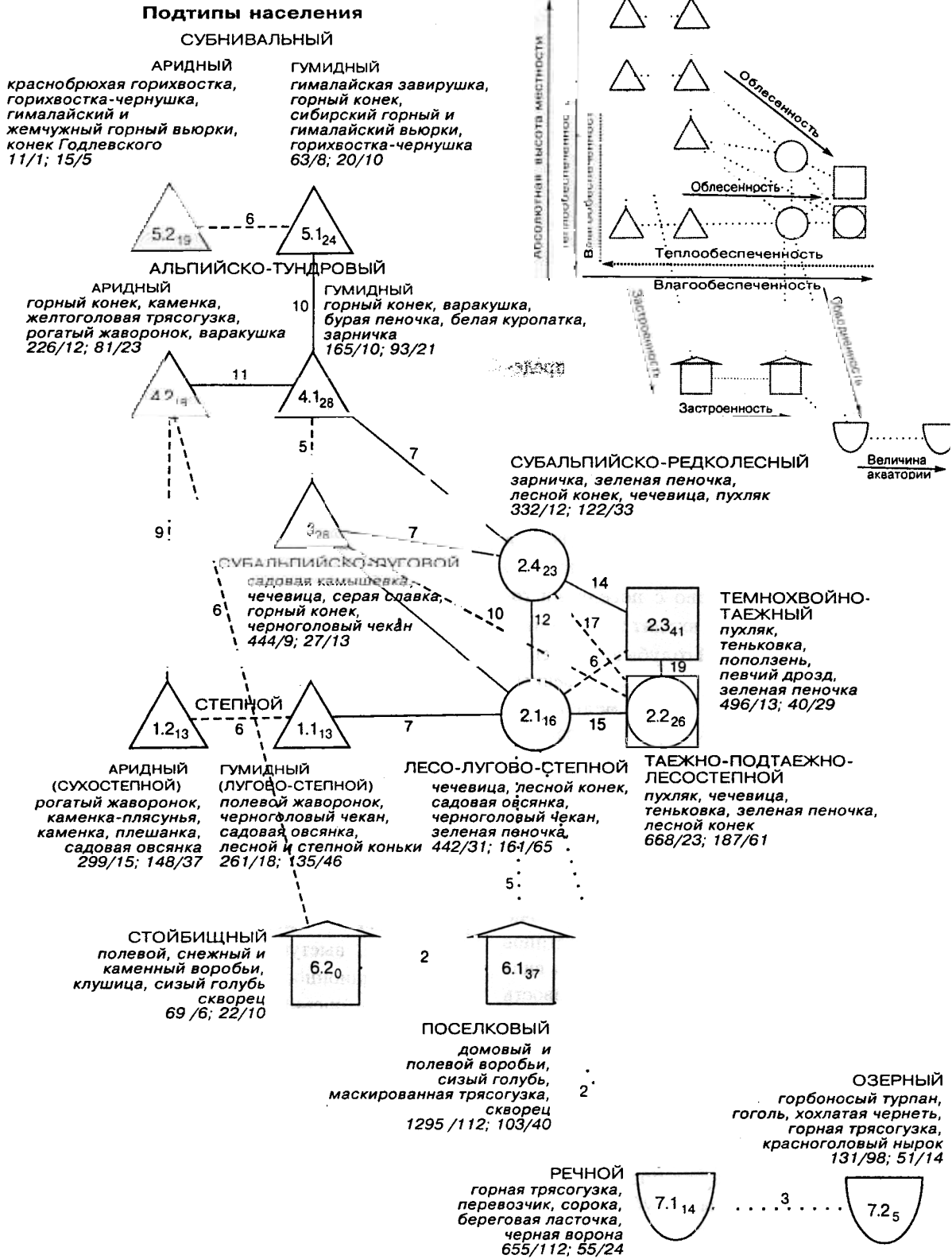


Рис. 5. Пространственно-типологическая структура летнего населения птиц Алтая (на уровне подтипов населения).

пом водоема и шириной акватории. И действительно, на реках средняя плотность населения в 5 раз выше, а лидируют по обилию преимущественно воробьиные, в то время как на озерах – пластинчатоклювые. В синантропной системе населения разделение на сообщества птиц постоянных и временных населенных пунктов также обусловлено их различием по уровню суммарного обилия (почти в 20 раз!) и в меньшей степени – видового богатства (примерно в 5 раз). Для временных населенных пунктов Алтая величина этих показателей лимитируется ограниченностью ресурсов антропогенных кормов и малой площадью застройки, определяющей наличие мест, пригодных для гнездования синантропных видов. Кроме того, на формировании таких орнитокомплексов сильнее сказывается влияние естественного окружения. В данном случае это в основном высокогорные тундрово-степные ландшафты с весьма бедным населением птиц. По составу численно лидирующих видов сходство с поселками гораздо выше, так как в него входят такие типичные синантропы, как сизый голубь и скворец.

В системе населения птиц незастроенных территорий, как и на предыдущей мелкомасштабной схеме, по-прежнему хорошо выражены основные вертикальные и горизонтальные тренды. Но при этом в вертикальном направлении (по уменьшению теплообеспеченности местообитаний по мере возрастания высоты над уровнем моря) параллельно выстраиваются два слабо связанных между собой высотно-поясных ряда сообществ. Основной ряд, включающий большинство рассматриваемых подтипов населения (от 1.1 до 5.1), в обобщенном виде демонстрирует высотно-поясную изменчивость орнитокомплексов, наблюдаемую на большей части Алтайской горной области, во всех ландшафтных провинциях и районах с климатическими режимами гумидного спектра – от избыточно до умеренно влажного. Аналогичный высотно-поясный ряд, но упрощенный и менее представительный, образуют подтипы населения птиц (1.2–5.2) аридных и субаридных районов, занимающих почти всю территорию Юго-Восточного Алтая и небольшие участки в пределах Центрального.

В горизонтальном направлении отображены изменения в населении, связанные с пространственными различиями в гидротермическом режи-

ме местообитаний в зависимости от их положения относительно форм и элементов рельефа, углов наклона поверхности, солерной и ветровой экспозиции, т. е. обусловленные преимущественно местными (провинциальными) особенностями распределения тепла и влаги. Наиболее отчетливо это видно при рассмотрении горизонтального ряда сообществ, формирующихся в разнородных местообитаниях одинакового гипсометрического уровня. Последовательность изменения их сходства, показанная на схеме в направлении от таежно-подтаежно-лесостепного подтипа населения (2.2) к лесо-лугово-степному, затем лугово-степному и, наконец, сухостепному (1.2), полностью соответствует характеру смены растительного покрова, происходящего при уменьшении влагообеспеченности и одновременном возрастании теплообеспеченности.

Таким образом, в результате классификации населения и анализа его пространственно-типологической структуры определен набор факторов среды, градиенты которых совпадают с основными направлениями пространственной изменчивости сообществ птиц. На следующем этапе исследования все выявленные факторы заданы для индивидуальной оценки силы и общности их связи с неоднородностью орнитокомплексов, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Результаты этой оценки, выполненной методом качественной линейной аппроксимации матриц связи [13], представлены в табл. 4. Судя по ним, одним из наиболее значимых факторов пространственной дифференциации населения птиц Алтая, так же как и зимой [20], выступает гидротермический режим вегетационного периода. В проведенных расчетах он оценивался по четырем параметрам: теплообеспеченности, измеряемой годовой суммой температур выше 10 °С; влагообеспеченности, выраженной годовой суммой осадков; коэффициенту увлажнения по Мезенцеву [21] и гидротермическому коэффициенту Селянинова. Сведения о средней величине первых трех показателей взяты из специальной литературы [22–24] для всех высотно-поясных типов ландшафта, дифференцированно по четырем секторам увлажнения, выделяемым в упомянутых работах для гор Южной Сибири. Коэффициент Селянинова рассчитан на основе тех же показателей и данных, приведенных в

Оценка силы и общности связи между пространственной неоднородностью факторов среды и летнего населения птиц Алтая

Фактор (режим)	Учетная дисперсия, %
Тип растительного покрова (11 градаций)	59
Гидротермический режим	56
В том числе:	
теплообеспеченность	52
влагообеспеченность	44
гидротермический коэффициент Селянинова	42
коэффициент увлажнения по Мезенцеву	32
Облесенность	49
Ландшафтная дифференциация территории	39
В том числе режимы, определяющие:	
тип ландшафта	35
подтип ландшафта	35
класс ландшафта	0,2
подкласс ландшафта	6
Провинциальность	10
Обводненность	8
Антропогенные факторы	4
В том числе:	
застроенность	3
распашка	1
Все факторы (режимы) вместе взятые	66
В с е г о (вместе с природно-антропогенными режимами по таксонам классификации населения)	71

климатическом разделе атласа Алтайского края [8].

Известно, что анализ пространственной связи между гидротермическим режимом и населением птиц сопряжен с целым рядом трудностей [2], причем оценить территориальные различия по данному режиму на таком же уровне, что и по населению птиц, т. е. по ландшафтными урочищам, практически невозможно. К тому же этот фактор влияет на птиц в основном опосредованно, через определяемый им тип растительного покрова. Все это побуждает к поиску возможностей для расчета силы связи между населением птиц и непосредственно растительностью. Такие факторы, как высотная поясность растительного покрова и близкий к нему по сути высотно-поясный тип ландшафта, весьма информативны, но и они не учитывают внутривысотных пространственных различий по растительности и, соответственно, по населению птиц, отчетливо проявляющихся на топологическом (внутриландшафтном) уровне. А эти различия могут быть весьма существенными, что легко проследить по представленной выше классификации населения птиц. Так, в среднегорных лесостепных ландшафтах, охватывающих значительную часть лесостепного пояса на Северном и Центральном Алтае, сооб-

щества птиц облесенных урочищ имеют типично лесной облик и потому отнесены к одноименному типу населения. А безлесные степные пространства в тех же ландшафтах заняты населением степного типа. Чтобы устранить указанную разномасштабность при рассмотрении связи между населением и растительностью, фактор "преобладающий тип растительности" был задан по его оценке в каждом конкретном местообитании, а не по высотно-поясным типам ландшафта и поясам, как это делали прежде. Для этого растительный покров каждого выдела, в котором проведены учеты птиц, отнесен к какой-либо одной из восьми градаций, примерно соответствующих типу растительности в традиционных классификациях: I – степному; II – лесостепному; III – лесному; IV – субальпийско-луговому; V – альпийско-тундровому; VI – болотному; VII – поселковому; VIII – водно-прибрежному. За основу при их выделении взята классификация растительности Алтая по А. В. Куминовой [25] и дополнительно введен лесостепной тип растительности, поскольку в пределах одного ландшафтного урочища в результате закономерного сочетания лесных и степных фитоценозов нередко образуются лесостепные мезокомбинации, выступающие как единое целое [26]. Следует особо

подчеркнуть, что термин “тип растительности” употребляется здесь в самом широком смысле, а используемые названия типов являются не более чем маркерами хорошо видимых и с предметной точки зрения значимых для птиц различий в растительном покрове. Поэтому выделенные градации растительности могут относиться к типологическим единицам хотя и высокого, но вовсе не обязательно одинакового ранга. Заданный в виде восьми градаций фактор “тип растительного покрова” снимает 56 % дисперсии коэффициентов сходства сообществ птиц, т. е. по своей индивидуальной информативности он не уступает гидротермическому режиму. Если же дополнительно ввести субальпийский редколесно-луговой и субнивный типы растительности, а водно-прибрежный разделить на речной и озерный, то учтенная дисперсия заметно возрастает (до 59 %). Так что для объяснения пространственной неоднородности населения птиц этот фактор по своей значимости выходит на первое место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Летнее население птиц Алтая, так же как и зимнее, отчетливо подразделяется на три слабо связанных между собой системы: природных и полевых сообществ суши, синантропную, а также водно-околоводную. Сходство между ними невелико из-за принципиальных различий в самой среде обитания. Каждой системе населения, но особенно первой, свойственна высотно-поясная и провинциальная изменчивость сообществ птиц. Орнитокомплексы разных поясов, как правило, сильно отличаются по видовому и фаунистическому составу, суммарной биомассе и обилию, видовому богатству и другим показателям, а в итоге – и по облику в целом. При этом на уровне типологических единиц высокого ранга обнаруживается значительное совпадение между пространственной неоднородностью населения птиц и растительного покрова. Изменчивость орнитокомплексов, отражающая провинциальные различия в ландшафтной и высотно-поясной структуре региона, выражена гораздо слабее. Судя по проведенным расчетам, ведущими факторами пространственной дифференциации летнего населения птиц Алтая можно считать гидротерми-

ческий режим и определяемый им тип растительности. К числу не менее сильных, но локальных факторов следует отнести режимы застроенных и заселенных человеком территорий, а также водно-околоводных пространств. Вместе взятые, эти факторы (режимы) обеспечивают в расчетах наибольший уровень объяснения дисперсии коэффициентов сходства между всеми рассмотренными сообществами птиц.

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 01-04-49682).

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Равкин, С. П. Гуреев, С. М. Цыбулин и др., Пространственно-временная динамика животного населения, Новосибирск, 1985, 131–139.
2. С. М. Цыбулин, Птицы Северного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1999.
3. Ю. В. Дроздова, Е. З. Таскаева, Б. П. Доброхотов, Орнитология, М., 1960, вып. 3, 190–199.
4. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
5. Н. П. Малков, Ю. П. Малков, Природные ресурсы Горного Алтая и их хозяйственное использование, Барнаул, 1980, 33–46.
6. Н. П. Малков, Ю. С. Равкин, Пространственно-временная динамика животного населения, Новосибирск, 1985, 115–131.
7. В. Н. Малков, Н. П. Малков, М. А. Грабовский, *Сиб. экол. журн.*, 1996, 2, 121–129.
8. Алтайский край: Атлас, М. – Барнаул, ГУТК, 1978, т. 1.
9. Г. С. Самойлова, Вопросы географии, М., 1982, сб. 121, 154–164.
10. Ю. С. Равкин, В. А. Трофимов, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
11. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69–130.
12. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
13. Ю. С. Равкин, В. Л. Куперштох, В. А. Трофимов, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, 1978, 253–269.
14. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1994, 4, 303–320.
15. Е. С. Равкин, И. И. Бышнев, С. К. Кочанов и др., Достижения и проблемы современной орнитологии Северной Евразии на рубеже веков, Казань, 2001, 212–236.
16. Б. К. Штегман, Основы орнитогеографического деления Палларктики, Фауна СССР. Птицы, М. – Л., 1938.
17. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.

18. Ю. С. Равкин, *Зоол. журн.*, 2002, 81: 9, 1166–1184.
19. П. В. Терентьев, *Вестник Ленингр. ун-та, Серия биол.*, 1959, 9, 137–141.
20. С. М. Цыбулин, О. Б. Митрофанов, Ю. С. Равкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 2001, 1, 35–52.
21. В. С. Мезенцев, И. В. Карнацевич, *Увлажненность Западно-Сибирской равнины*, Л., Гидрометеоиздат, 1969.
22. Е. А. Садовнича, *Радиационный режим горных лесов Сибири*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
23. Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова, *Климат и горные леса южной Сибири*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
24. Д. И. Назимова, И. А. Коротков, Ю. С. Чередникова, *Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири*, М., 1987, 30–64.
25. А. В. Куминова, *Растительный покров Алтая*, Новосибирск, Изд-во АН СССР, 1960.
26. Г. Н. Огуреева, *Ботаническая география Алтая*, М., Наука, 1980.

Spatial Differentiation of the Summer Bird Population in the Russian Altai: Basic Trends and Factors

S. M. TSYBULIN, K. V. TOROPOV, Yu. S. RAVKIN, E. N. BOCHKAREVA,
M. A. GRABOVSKY, S. G. LIVANOV, N. P. MALKOV, K. V. GRAZHDAN

On the material of summer censuses carried out on routes extending over about 8 000 km, the spatial non-uniformity of bird population in the mountainous Altai region was analyzed. The most pronounced altitudinal-zonal variability of bird communities is characterized by a gradual change of their species and faunistic composition, an increase of the total abundance, biomass and species abundance in the direction from the steppe to the forest zone and by subsequent continuous diminution as the altitude increases, up to the subnival zone. Provincial differences of uniform ornithocomplexes are manifested much less clearly. Classification of the summer bird population of the Altai and a quantitative estimation of force and commonness of constraint between the spatial non-uniformity of population and the environmental factors have been made.