

Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Центрального Алтая

С. В. ДОЛГОВЫХ, И. Н. БОГОМОЛОВА, С. Г. ЛИВАНОВ, Л. Г. ВАРТАПЕТОВ,
К. В. ТОРОПОВ, Ю. П. МАЛКОВ, М. А. ГРАБОВСКИЙ

*Горно-Алтайский университет
659700 Горно-Алтайск, ул. Ленкина, 1*

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

АННОТАЦИЯ

На основании результатов учетов проведен анализ пространственной неоднородности населения мелких млекопитающих Центрального Алтая. Выполнена иерархическая классификация сообществ, выявлены их пространственно-типологическая структура и определяющие ее факторы среды. Оценена сила и общность связи изменчивости населения и структурообразующих факторов среды.

Под пространственно-типологической структурой животного населения мы понимаем основные направления изменений сообществ в факторном пространстве. Пространственно-типологической организацией населения считается его структура и определяющие ее факторы [1].

Работы, характеризующие население мелких млекопитающих Алтая, охватывают преимущественно его северо-восточную и северную части [2, 3]. Остальные провинции обследованы поверхностно, в основном при кратковременных экспедиционных поездках, при этом значительное количество материала собрано только давилками. Такие данные достаточно надежно характеризуют изменчивость населения грызунов, но не насекомоядных [4]. Результаты наших исследований населения мелких млекопитающих, полученные отловами в канавки в доминирующих ландшафтных урочищах Центрального Алтая, дополняют имеющиеся представления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы собраны в 1977–1979, 1988–1989 и 1996 гг. в период с 16 июля по 31 августа. Отлов мелких млекопитающих проведен на ключевых участках, расположенных на хребтах Иолго, Тонгош, Семинский, Куминский и Теректинский. Большая часть насекомоядных и грызунов отловлена в 50-метровые канавки или заборчики из полиэтиленовой пленки с пятью цилиндрами. Иногда вместо цилиндров вкапывались конуса, залитые на одну четверть 4%-м раствором формалина. В этом случае отлов конусами и цилиндрами дает сопоставимые результаты. Данные по сибирскому кроту и серой крысе нельзя считать представительными, так как этот способ учета для них не вполне пригоден. Учеты в населенных пунктах проводились вне строений, поэтому не полностью отражают население поселков.

Плотность, общее количество и число фоновых видов, суммарная биомасса и энергетические затраты населения мелких млекопитающих по высотным поясам Центрального (I) (16.07–31.08 1977–1979; 1988; 1989 и 1996 гг.), Северного (II) (16.07–31.08 1979–1982 гг.) и Северо-Восточного Алтая (III) (16.07–31.08 1961–1963 гг.)

Пояс (группа ландшафтов)	Плотность населения, особей/100 ц-с			Всего видов		
	I	II	III	I	II	III
Гольцовый	59	116	79	19	11	7
Подгольцовый	56	133	153	12	15	11
Лесной	68	145	100/105	26	24	19/13
Лесостепной	32	33/69	41	24	19/24	14
Степной	10	–	–	19	–	–
В с е г о ...	43	103	103	29	28	24

Названия видов приводятся согласно Каталогу млекопитающих СССР [5] и М. В. Охотиной [6].

Всего проанализировано 72 варианта населения мелких млекопитающих, при этом зарегистрировано 29 видов. Все варианты усреднены по выделам карты "Экосистемы Республики Алтай", составленной В. П. Седельниковым. В результате получено 18 средних вариантов сообществ млекопитающих пяти высотных поясов.

Классификация населения проведена с использованием одного из методов кластерного анализа (факторной классификации) – качественного аналога метода главных компонент [7] по коэффициентам сходства Жаккара [8] для количественных признаков [9]. На матрице коэффициентов межклассового сходства методом корреляционных плеяд построен граф основных изменений населения и выявлены градиенты среды, коррелирующие с территориальной неоднородностью сообществ.

Лидерами считались первые 5 видов по обилию, фоновыми – обилие которых составляло не менее 1 особи/100 цилиндрико-суток (ц-с) [10].

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ ПО ВЫСОТНЫМ ПОЯСАМ

Максимальная плотность летнего населения мелких млекопитающих в Центральном Алтае свойственна лесному поясу – 68 особей/100 ц-с (табл. 1). Несколько меньше зверьков в гольцах и подгольцовье и существенно меньше – в лесостепи и степи. Различия связаны с изменением в продуктивности и увлажнении на разных абсолютных высотах.

Наибольшее количество видов встречается в лесном и лесостепном поясах (24–26). Несколько меньше их в гольцовом и степном поясах (по 19), и минимальное число отмечено в подгольцовье (12). Максимальное число фоновых видов зарегистрировано в лесном поясе (14). Немного ниже этот показатель для гольцов (13), лесостепи и подгольцовья (10 и 8), а минимум отмечен в степном поясе (4). Доля фоновых от общего числа видов с увеличением высоты возрастает (от 21 до 68 %). Таким образом, в целом в Центральном Алтае число видов, плотность и фоновое богатство населения мелких млекопитающих вверх и вниз от лесного пояса уменьшаются, но в гольцах вновь увеличиваются. Так же изменяются показатели биомассы и количества трансформируемой энергии.

Средняя бурозубка – первый лидер по обилию во всех поясах. Второе место в гольцах и подгольцовье занимает равнозубая бурозубка, а в лесостепном и степном поясах – обыкновенная полевка. В лесном поясе второй лидер – красно-серая полевка. Она же выходит на третье место в подгольцовом и степном поясах, в гольцах и лесостепи ее место занимает тундряная бурозубка, а в лесном поясе – красная полевка. Четвертое место в гольцах и лесостепи принадлежит обыкновенной бурозубке, в подгольцовье – полевке-экономке, в лесном поясе – тундряной бурозубке, а в степном – лесной мыши, которая вне связи со своим названием предпочитает обычно степные местообитания [11, 12]. Итак, списки лидеров во всех поясах весьма сходны, и везде их начинает средняя бурозубка. Затем в них появляются виды, наибо-

Фоновых видов			Суммарная биомасса, кг/100 ц-с			Трансформируемая энергия, ккал/сут 100 ц-с		
I	II	III	I	II	III	I	II	III
13	9	7	1,0	0,9	1,5	385	429	538
8	12	9	0,9	1,5	2,4	352	669	972
14	13	14/7	1,4	1,8	1,8/1,4	512	747	688/586
10	9/14	13	0,6	0,8/1	0,6	229	298/412	242
4	–	–	0,2	–	–	73	–	–
12	14	10	0,8	1,3	1,6	312	553	647

П р и м е ч а н и е. В Северном Алтае различают две лесостепные группы ландшафтов (предгорных и горных), а в Северо-Восточном – две лесные (низко- и среднегорные). В табл.1 и 2 показатели по ним приводятся соответственно в числителе и в знаменателе.

лее характерные для отдельных или близких поясов. В менее характерных для них местообитаниях они могут занимать третье–четвертое места, это, скорее всего, связано с взаимопроникновением и территориальной близостью друг к другу различных поясов. В числе лидеров бурозубок на треть больше, чем грызунов.

По числу видов наиболее велико участие в населении представителей сибирского типа фауны. Европейский тип занимает второе место, и лишь в подгольцовье доли их равны. Третье место обычно за транспалеарктами или тундро-лесостепными реликтами. По обилию наибольшая доля в гольцовом, подгольцовом и лесном поясах приходится на сибирский тип фауны, в лесостепном – на европейский, в степном – на транспалеарктов. Второе место в гольцах, подгольцовье и лесостепном поясе занимают транспалеаркты, в лесном и степном – европейский тип фауны. Третье место в гольцах и лесостепи принадлежит тундро-лесостепным реликтам, в лесном поясе – транспалеарктам, в степном – сибирскому, в подгольцовье – тундро-лесостепным реликтам и европейскому типу фауны.

Как уже отмечено, в Северном Алтае выделяют две лесостепные группы ландшафтов – предгорные и горные [3], а в Северо-Восточном – два лесных подпояса – нижний (лиственных и смешанных лесов) и верхний (тайги) [13]*. Во всех

*Далее по тексту все сведения по Северному Алтаю даны по работе С. М. Цыбулина, И. Н. Богомоловой [3], по Северо-Восточному – И. В. Лукьяновой [2], А. С. Давыдовой [13], В. И. Шадринной [14], по Западно-Сибирской равнине – по работе Ю. С. Равкина, И. Н. Богомоловой, Л. Н. Ермакова и др. [15]. В дальнейшем ссылки на эти публикации опущены.

трех провинциях наиболее богаты по числу отмеченных видов лесные пояса. Вверх и вниз от них показатели уменьшаются, лишь в Центральном Алтае гольцовому поясу свойственно некоторое увеличение численности, а в Северном в лесостепных горных ландшафтах видов столько же, сколько в лесных. По поясам изменяется и число фоновых видов, правда, в Северном Алтае в лесостепных горных ландшафтах отмечено на один вид больше, чем в лесных. Кроме того, в таежном подпоясе Северо-Восточного Алтая количество фоновых видов меньше, чем в нижнем лесном, и такое же, как в гольцах. Различие в плотности населения по поясам заключается в том, что в Северном и Центральном Алтае наибольшие значения приходятся на группу лесных ландшафтов с оптимальным гидротермическим режимом. Вверх и вниз от них количество мелких млекопитающих уменьшается, правда, в Центральном Алтае в гольцах оно несколько увеличивается. В Северо-Восточном Алтае максимальная плотность населения свойственна подгольцовью, вверх и вниз от которого идет уменьшение суммарного обилия. Причина последнего, скорее всего, в том, что в лесных местообитаниях часть вариантов населения обеднена (в сосновых и при неурожае семян кедра в кедровых и елово-кедровых лесах). Травяной покров в этих сообществах не развит из-за сухости или затененности. В подгольцовых редколесьях из-за разреженности насаждений развиваются субальпийские луга, которые благоприятны для зеленоядных видов.

Так же изменяются показатели биомассы и количества трансформируемой энергии. Только в Северо-Восточном Алтае, в низкогорье, отме-

Фаунистический состав населения мелких млекопитающих Центрального (I) (16.07–31.08 1977–1979; 1988; 1989 и 1996 гг.), Северного (II) (16.07–31.08 1979–1982 гг.) и Северо-Восточного Алтая (III) (16.07–31.08 1961–1963 гг.).

Пояс (группа ландшафтов)	Лидирующие типы фауны					
	по видам			по обилию		
	I	II	III	I	II	III
<i>Первый лидер</i>						
Гольцовый	Сибирский	Европейский	Сибирский	Сибирский	Транспалеаркты	Европейский
Подгольцовый	» Европейский	Сибирский Европейский	»	»	»	Сибирский
Лесной	Сибирский	Сибирский	» »	»	»	» » Европейский
Лесостепной	»	» » Сибирский	Европейский	Европейский	Европейский »	»
Степной	»	–	–	Транспалеаркты	–	–
<i>Второй лидер</i>						
Гольцовый	Европейский Тундро-лесостепные реликты	Сибирский	Европейский Транспалеаркты Тундро-лесостепные реликты	»	Тундро-лесостепные реликты	Транспалеаркты
Подгольцовый	Сибирский Европейский	» Европейский	Европейский Транспалеаркты	»	Сибирский	Европейский
Лесной	»	»	Европейский Транспалеаркты Тундро-лесостепные реликты	Европейский	»	Транспалеаркты Сибирский, Европейский
Лесостепной	»	» Сибирский Европейский	Сибирский Тундро-лесостепные реликты	Транспалеаркты	Транспалеаркты Средиземноморский	Тундро-лесостепные реликты
Степной	»	–	–	Европейский	–	–
<i>Третий лидер</i>						
Гольцовый	» Тундро-лесостепные реликты	Тундро-лесостепные реликты	Европейский Транспалеаркты Тундро-лесостепные реликты	Тундро-лесостепные реликты	Сибирский	Сибирский
Подгольцовый	Транспалеаркты	Тундро-лесостепные реликты	Европейский, Транспалеаркты	Европейский Тундро-лесостепные реликты	Тундро-лесостепные реликты	Транспалеаркты
Лесной	Тундро-лесостепные реликты	То же Средиземноморский	Европейский Транспалеаркты Тундро-лесостепные реликты Транспалеаркты	Транспалеаркты	Европейский Тундро-лесостепные реликты	Европейский Транспалеаркты
Лесостепной	Транспалеаркты Тундро-лесостепные реликты	Тундро-лесостепные реликты То же	Сибирский Тундро-лесостепные реликты	Тундро-лесостепные реликты	То же »	Сибирский
Степной	Транспалеаркты	–	–	Сибирский	–	–

чено некоторое увеличение значений за счет богатых высокотравных черневых лесов.

В Северном Алтае лидер по обилию – средняя бурозубка, только в лесостепных предгорьях ее место занимает обыкновенная полевка. В Северо-Восточном лидер – обыкновенная бурозубка, лишь в лесостепном поясе – тундряная бурозубка, а в таежном – средняя. Во всех трех провинциях землероек в числе первых пяти лидеров по обилию на треть больше, чем грызунов.

По числу видов первое место во всех трех провинциях в лесных поясах занимает сибирский тип фауны (табл. 2). Вверх и вниз от их уровня происходит постепенное уменьшение доли этого типа. Так, в Северном Алтае со снижением абсолютных высот местности в горной лесостепи сохраняется преобладание сибирского типа фауны, а в предгорной доли его и европейского типа равны. В подгольцовье участие сибирского и европейского типов одинаково, а в гольцах участие европейских видов больше. В Северо-Восточном Алтае в лесных поясах сибирский тип фауны занимает первое место. При повышении абсолютных высот он сохраняет свое лидерство, а со снижением – уступает первенство европейскому типу. В Центральном Алтае сибирский тип фауны лидирует везде, кроме подгольцовья, где доли его и европейского типа одинаковы. Второе место, как правило, принадлежит европейским видам. В том случае, если они выходят на первое место, второе обычно занимает сибирский тип. Третье место остается за транспалеарктами или тундро-лесостепными реликтами.

По обилию во всех трех провинциях в лесостепных ландшафтах больше всего европейского типа фауны, в остальных поясах – транспалеарктов (Северная провинция) или представителей сибирского типа (отчасти Центральный и Северо-Восточный Алтай). В Северо-Восточном доли особой сибирского и европейского типов в нижнем лесном поясе одинаковы, а в гольцах преобладают европейские виды. В Центральной провинции в степном поясе на первом месте транспалеаркты. Второе место занимают представители одного из трех упомянутых типов. В Центральном и Северо-Восточном Алтае это обычно транспалеаркты, а в Северном – чаще представители сибирского типа. Реже это место принадлежит тунд-

ро-лесостепным реликтам (в лесостепи Северо-Восточного Алтая и гольцах Северного). В Центральной и Северной провинциях они чаще стоят на третьем месте. В Северо-Восточном Алтае это место у одного из типов основной тройки – сибирского или европейского или транспалеарктов, причем у того из них, который не занимает в данном поясе первое или второе место.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОВИНЦИАЛЬНЫХ ОТЛИЧИЙ НАСЕЛЕНИЯ

Средневзвешенные данные по трем наиболее изученным провинциям рассчитаны по числу проб в каждом поясе, но без учета соотношения площадей, занимаемых местообитаниями. В среднем плотности населения в Северном и Северо-Восточном Алтае равны, в Центральном – вдвое ниже. Наибольшее видовое богатство мелких млекопитающих в естественных ландшафтах свойственно Центральной провинции (29), на один вид меньше – в Северном Алтае и минимальное – в Северо-Восточном (24). Число фоновых видов больше всего в Северном Алтае, на два вида меньше – в Центральном и еще меньше – в Северо-Восточном.

Показатели биомассы и количества трансформируемой энергии по средневзвешенным показателям наиболее велики в Северо-Восточном Алтае (см. табл. 1), меньше – в Северном и минимальны – в Центральном, а суммарное обилие одинаково в Северном и в Северо-Восточном и минимально в Центральном. Несовпадение изменений плотности населения, биомассы и количества трансформируемой энергии в Северном и Северо-Восточном Алтае связано с большей численностью в последнем крупных полевок – красной и экономки (26 и 19 % от общей биомассы).

Первый лидирующий по обилию вид в Центральном и Северном Алтае – средняя бурозубка, а в Северо-Восточном – обыкновенная бурозубка.

По числу видов во всех трех провинциях на первое место выходит сибирский тип фауны, на второе – европейский, на третье – тундро-лесостепные реликты, в Северном Алтае третье мес-

то они делят с представителями средиземноморского типа фауны.

По обилию первое место в Северо-Восточном и Центральном Алтае занимает сибирский тип фауны, в Северном он опускается на второе место, а на первое выходят транспалеаркты. На втором месте в Северо-Восточной провинции – европейский тип, в Центральной – транспалеаркты, а на третьем в Центральном и Северном Алтае европейский типа фауны, в Северо-Восточном – транспалеаркты.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Классификация населения мелких млекопитающих Центрального Алтая включает два типа сообществ – субгумидных и гумидных территорий. Териокомплексы первого типа, как правило, занимают степной пояс этой провинции, второго – все остальные пояса. Население субгумидных территорий крайне обеднено как по плотности населения, так и по общему числу и количеству фоновых видов. Население гумидных местообитаний разнообразнее и делится на большее число подтипов, в отличие от сообществ субгумидных местообитаний. Полная классификация с характеристиками приводится ниже.

1. Тип населения гумидных местообитаний (лидируют средняя бурозубка – 19 %, красно-серая полевка – 10 %, тундряная и равнозубая бурозубки – 9 и 7 %, красная полевка – 7 %; плотность населения 60 особей/100 ц-с; отмечено 28 видов, из них 12 – фоновых; по числу особей преобладают представители сибирского типа фауны – 30 %, транспалеарктов – 26 % и европейского типа – 24 %*).

Подтипы населения

1.1 – влажных травянистых и ерниковых тундр и болот (средняя, тундряная и равнозубая бурозубки – 16; 15 и 11 %, красно-серая и узкочерепная полевки – по 10%; 57; 19/14; си-

бирского типа фауны – 36 %, тундро-лесостепных реликтов – 26 %, транспалеарктов – 22 %);

1.2 – субальпийских редколесий в сочетании с лугами (полевка-экономка – 50 %, обыкновенная и средняя бурозубки – по 25 %; 13; 3/3; транспалеарктов – 75 %, европейского типа – 25 %);

1.3 – ерниковых относительно сухих тундр, редколесий с ерниками, кедровых и таежных лиственничных лесов верхнего среднегорья (средняя и равнозубая бурозубки – 33 и 19 %, красная и красно-серая полевки – по 12 %, полевка-экономка – 6 %; 80; 21/8; сибирского типа фауна – 45 %, транспалеарктов – 39 %, тундро-лесостепных реликтов – 7 %);

1.4 – темнохвойно-таежных и травянистых лиственничных лесов нижнего среднегорья, мелколиственных лесов и речных пойм (средняя бурозубка – 33 %, красно-серая полевка – 10%, тундряная бурозубка – 16 %, темная и обыкновенная полевки – 9 и 8 %; 62; 26/15; европейского типа – 31 %, сибирского – 27 %, транспалеарктов – 21 %);

1.5 – березово-сосновых и сосновых долинных лесов (обыкновенная бурозубка – 26 %, обыкновенная полевка – 21 %, средняя, тундряная и плоскочерепная бурозубки – 16; по 5 %; 38; 10/10; европейского типа – 63 %, сибирского и транспалеарктов – по 16 %);

1.6 – лиственничной лесостепи (средняя и тундряная бурозубки – 37 и 9 %, обыкновенная полевка – 9 %, обыкновенная бурозубка и лесная мышь – по 7 %; 31; 21/7; транспалеарктов – 39 %, европейского типа – 21 %, сибирского – 12 %);

1.7 – березово-осиновой лесостепи (обыкновенная полевка – 35 %, малая бурозубка – 9 %, полевая мышь и темная полевка – по 7 %, обыкновенная бурозубка – 6 %; 51; 18/18; европейского типа – 60 %, средиземноморско-китайского – 9 %, сибирского типа и тундро-лесостепных реликтов – по 8 %).

2. Тип населения субгумидных местообитаний (обыкновенная и красно-серая полевки – 23 и 19 %, лесная мышь и средняя бурозубка – по 13 %, восточно-азиатская мышь – 7 %; 7; 21/2; европейского типа фауны – 30 %, сибирского – 22 % и транспалеарктов – 16 %).

*Далее все эти показатели приведены простым перечислением.

Подтипы населения

2.1 – степей (обыкновенная и красно-серая полевки – 27 и 23 %, лесная и восточно-азиатская мыши – 14 и 7 %, средняя бурозубка – 7 %; 8; 16/3; европейского типа – 33 %, сибирского – 26 %, средиземноморского – 14 %);

2.2 – полей (средняя бурозубка – 40 %, обыкновенная и красно-серая полевки – 11 и 7 %, тундряная бурозубка и лесная мышь – по 6 %; 8; 15/1; транспалеарктов – 43 %, европейского типа – 22 %, сибирского – 10 %);

2.3 – поселков (лесная, домовая и восточно-азиатская мыши – 29; 20 и 11 %, средняя и тундряная бурозубки – 9 и 6 %; 3; 10/0; средиземноморского типа – 49 %, транспалеарктов – 20 %, сибирско-китайского типа – 11 %).

Итак, в населении мелких млекопитающих по сходству можно выделить два типа сообществ гумидных и субгумидных территорий. В первом типе плотность населения в 9 раз, а число фоновых видов в 6 раз выше; общее видовое богатство больше на треть, а биомасса и трансформируемая энергия в 8 раз больше. Доли вегетативных частей растений в питании у мелких млекопитающих обоих типов сообществ равны, но доля потребления беспозвоночных в гумидных местообитаниях в 2,5 раза выше, а семян – во столько же ниже. Это связано с большей долей насекомоядных в первом типе, а грызунов – во втором.

В типе населения гумидных местообитаний первый лидер – средняя бурозубка, а в субгумидных – обыкновенная полевка. В целом в числе первых пяти видов в гумидных сообществах чаще встречаются землеройки и реже – полевки, а в субгумидных преобладают полевки и мыши. В гумидных местообитаниях выше всего плотность населения на территориях с темнохвойными лесами и влажными тундрами (57–80) и меньше – в лесостепи, сосновых лесах и их производных (31–51). Минимальное суммарное обилие в гумидных местообитаниях зарегистрировано в субальпийских редколесьях с лугами (13). В субгумидных сообществах мелких млекопитающих еще меньше (3–8). Та же тенденция наблюдается в показателях биомассы и энергетики, и только для березово-осиновой лесостепи отмечены значения, близкие к максимальным. Это связано с доминированием на данной территории полевков, в том числе таких крупных, как водяная и экономка.

Все варианты населения по первому лидеру и его обилию можно разделить на шесть групп. В большинстве местообитаний это средняя бурозубка, реже (в степях и березово-осиновой лесостепи) – обыкновенная полевка. В субальпийских редколесьях преобладает полевка-экономка, в березово-сосновых и сосновых долинных лесах первое по обилию место принадлежит обыкновенной бурозубке, а в поселках – лесной мыши. Правда, если бы учеты проводились здесь и в строениях, то, видимо, преобладала бы домовая мышь (20 %).

В обоих типах населения по числу видов лидируют сибирские и европейские виды, а также транспалеаркты, при этом соотношения их почти одинаковы. Однако в гумидных местообитаниях четвертое место по числу видов занимают тундро-лесостепные реликты, а в субгумидных – средиземноморские формы.

По числу особей в гумидных местообитаниях больше представителей сибирского типа фауны, транспалеарктов и европейского типа, а в субгумидных – тех же типов, но европейский тип по доле выходит на первое место, а сибирский – на второе.

По фаунистическому составу (по числу видов) население представлено четырьмя группами. В большей части сообществ лидируют сибирские виды; только в сосновых лесах, березово-осиновой лесостепи и полях – европейские, а в субальпийских редколесьях и поселках – транспалеаркты. В лиственничной лесостепи доли сибирских и европейских видов одинаковы. По числу особей преобладают сообщества с преимущественным участием европейского типа фауны, лишь в тундрах, таежных лиственничных и темнохвойных лесах – сибирского, а в субальпийских редколесьях, лиственничной лесостепи и полях – транспалеарктов. Весьма своеобразен фаунистический состав населения поселков. В них больше представителей средиземноморского типа.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Основные изменения населения мелких млекопитающих в Центральном Алтае связаны с поясностью, абсолютными высотами местнос-

ти, теплообеспеченностью и увлажнением. С увеличением абсолютных высот местности теплообеспеченность уменьшается, а увлажнение возрастает, хотя соотношение тепла и влаги зависит и от экспозиции склонов. Оптимальность их сочетания (гидротермического режима) определяет степень облесенности и поясность. В соответствии с этим изменяется и население, что отображено вертикальной сменой на графе сходства сообществ (см. рисунок; классы 1–2, 4 и 6). Отклонения от вертикали связаны с уменьшением увлажнения на тех же высотах

(классы 3 и 5), а также с антропогенным влиянием (распашкой и застройкой; классы 7 и 8).

Наибольшее суммарное обилие мелких млекопитающих в основном ряду изменений свойственно несосновым лесам и редколесьям с ерниками и уменьшается с увеличением абсолютных высот местности во влажных тундрах и редколесьях с лугами (на треть) и с уменьшением высот в лесостепных и степных ландшафтах (соответственно на треть и в 9 раз). Так же меняется и видовое богатство (27 видов в несо-

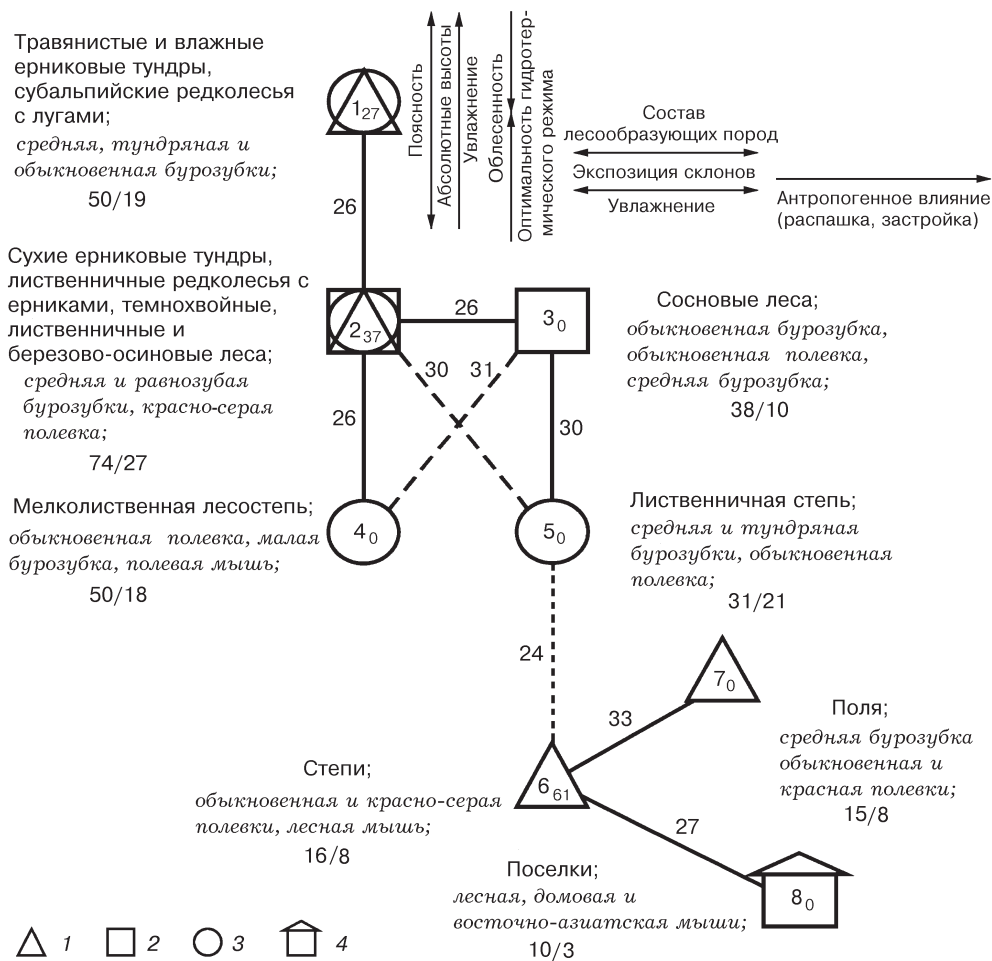


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения мелких млекопитающих Центрального Алтая

Население мелких млекопитающих: 1 – открытых пространств; 2 – лесов; 3 – территорий, где чередуются участки лесов и открытых пространств; 4 – поселков. Если в класс входит больше одного варианта, то индекс возле номера показывает среднее сходство проб, вошедших в этот класс. Рядом приведены три первых по обилию вида, а также плотность населения / общее число встреченных видов. Стрелками показаны направления изменений факторов среды, определяющие основные отличия сообществ. Схема составлена в обратном масштабе – чем больше сходство между классами, тем ближе они на рисунке. Пунктиром показаны заповоговые связи, прерывистой чертой – внемасштабные.

Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения мелких млекопитающих Центрального Алтая (16.07–31.08 1977–1979; 1988; 1989; 1996 гг.) и Западно-Сибирской равнины (16.07–31.08 1963–1995 гг.)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	Центральный Алтай	Западно-Сибирская равнина
Поясность, зональность	25	31
Увлажнение	21	3
Облесенность	13	22
Состав лесобразующих пород	12	19
Абсолютные высоты, мезорельеф	6	1
Антропогенное влияние, в том числе:	6	2
распашка	5	1
застроенность	5	0,4
Закустаренность	2	–
Все факторы	41	45
Природные режимы по классификации	28	–
Природные режимы по структуре	28	–
Все режимы	–	27
В с е г о ...	44	47

сновых лесах и редколесьях с ерниками, вверх и вниз меньше на 8, 9 и 11 видов).

Уменьшение увлажнения приводит к снижению плотности населения почти вдвое в сосновых лесах по сравнению с несосновыми и в 1,6 раза – в лиственничной лесостепи по сравнению к мелколиственной. Распашка не приводит к снижению суммарного обилия, а при застройке прослеживается уменьшение значений почти втрое по обилию и примерно в 1,5 раза по числу отмеченных видов.

В гольцах и редколесьях с лугами среди первых трех лидирующих по обилию видов отмечены только землеройки, в степях – лишь полевки и лесная мышь, а в поселках – только мыши. В классах, образованных сообществами лесных и мозаичных местообитаний, а также в полях в число лидеров входят как бурозубки, так и полевки.

Структурные изменения населения мелких млекопитающих Центрального, Северного [3] и Северо-Восточного [14] Алтая в общем сходны как по структурообразующим факторам среды, так и по изменениям плотности населения вдоль основных градиентов. Основное направление изменений сообществ связано с увеличением абсолютных высот местности. В Северной и Центральной провинции эта тенденция осложняется ярко выраженной неравно-

мерностью распределения тепла и влаги на склонах разной экспозиции, а в Северо-Восточном, из-за значительной увлажненности территории, этот фактор незначим. Во всех трех провинциях минимальные численность и видовой состав населения свойственны нижним поясам. С увеличением абсолютных высот местности показатели возрастают и достигают максимальных значений при оптимальном гидротермическом режиме. С повышением высот значения вновь уменьшаются. Плотность населения максимальна в Северном Алтае в лесных среднегорных ландшафтах, в Центральном, как уже говорилось, в несосновых лесах, редколесьях и ерниках, а в Северо-Восточном – в черном низкогорье (в отдельные годы – в субальпийском редколесье). Необходимо отметить, что в агроценозах Северного Алтая плотность населения зверьков выше, чем в естественных местообитаниях, а в Центральном остается на прежнем уровне.

Пространственно-типологические структуры населения Центрального Алтая и Западно-Сибирской равнины [15] похожи, хотя основные изменения на равнине связаны с широтными отличиями, а в горах – с их высотными аналогами. Тренды населения имеют общую направленность, связанную с зональностью (поясностью), увлажнением, облесенностью, составом лесобразующих пород, но в Центра-

льном Алтае не прослеживается влияние половодий на население. Общее число встреченных видов и максимальная плотность териокомплексов свойственны лесному поясу или типу. Вверх и вниз или к северу и к югу от них показатели уменьшаются. Некоторое уменьшение плотности населения прослеживается в светлых лесах, что связано с произрастанием их в более засушливых местах по сравнению с другими лесами, а на равнине – с переувлажнением, распашкой и заливанием в половодье.

Общими для равнины и Центрального Алтая в равнинных и горных аналогах среди лидеров в тундре и лесотундре (редколесьях) следует считать среднюю и тундряную бурозубок, в лесном типе – среднюю и обыкновенную бурозубок, в лесостепи – полевую мышшь, тундряную и малую бурозубок, а также обыкновенную полевку, в степи – обыкновенную полевку.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

В Центральном Алтае наиболее велики сила и общность связи неоднородности населения и поясности (25 %, табл. 3) и несколько меньше – увлажнения. Почти вдвое меньшие значения свойственны облесенности и составу лесообразующих пород. С абсолютными высотами и антропогенным влиянием можно связать всего по 6 % дисперсии, а с распашкой и застроенностью – по 5 %. Менее всего неоднородность населения зависит от закустаренности.

Множественная оценка связи всех выявленных факторов составляет 41 % дисперсии. Природными режимами по структуре и классификации можно объяснить по 28 %, а сочетанием факторов и режимов – 44 % дисперсии населения.

В пространственной организации териокомплексов Западно-Сибирской равнины [15] и Центрального Алтая наиболее значимы соответственно широтная зональность и высотная поясность, хотя влияние зональности в 1,2 раза больше, чем поясности. Второе место на равнине принадлежит облесенности (22 %), в Центрально-Алтайской провинции этот фактор на третьем месте (13 %). Оценки влияния состава лесообразующих пород сходны (19 и 12 %). Значительна разница на этих территориях в

роли увлажнения. В Центральном Алтае показатель в 7 раз выше, чем на Западно-Сибирской равнине, поскольку контраст по этому признаку в более влажной и в значительной степени заболоченной Западной Сибири существенно меньше. Антропогенное влияние также имеет большее значение (втрое), а составляющие ее факторы – распашка и застроенность – в Центральном Алтае играют большую роль (в 5 и 12 раз). Однако эти различия связаны с тем, что на равнине при выборке учитывалось соотношение площадей, а по Центральному Алтаю – нет. Это привело к тому, что в последнем случае доля проб по застроенной и распаханной территориям и соответственно роли этих факторов в формировании неоднородности населения завышены. Абсолютные высоты имеют в 6 раз большее значение в Центрально-Алтайской провинции, чем мезорельеф на равнине. Связи выделенных природных режимов и неоднородности населения мелких млекопитающих на равнине и в Центральном Алтае имеют примерно равное значение, так же как сочетание всех учтенных факторов и режимов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из трех наиболее изученных провинций Алтая видовое богатство в среднем выше всего в центральной части, суммарное обилие имеет равные значения в Северном и Северо-Восточном Алтае, а показатели биомассы и количества трансформируемой энергии – в Северо-Восточном. Средняя бурозубка – как правило, первый лидирующий по обилию вид в Центральном и Северном Алтае. В Северо-Восточной провинции – это обыкновенная бурозубка, хотя она иногда и уступает лидерство другим видам.

В фаунистическом составе по числу видов во всех трех провинциях на первое место выходит сибирский тип фауны, на второе – европейский, на третье – тундро-лесостепные реликты, и только в Северном Алтае это место они делят с представителями средиземноморского типа фауны. По обилию в Северо-Восточном и Центральном Алтае преобладают представители сибирского типа фауны, в Северном они перемещаются на второе место, а на первое выходят транспалеаркты. На втором месте в Северо-Восточной провинции – европейский тип

фауны, в Центральной – транспалеаркты; на третьем в Центральном и Северном Алтае – европейский тип фауны, в Северо-Восточном – транспалеаркты.

В населении мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству можно выделить два типа сообществ – гумидных и субгумидных территорий. В первых плотность населения в 9 раз, а число фоновых видов в 6 раз выше; общее видовое богатство больше на треть, а биомасса и количество трансформируемой энергии в 8 раз больше. Доли вегетативных частей растений в питании мелких млекопитающих обоих типов населения равны, но потребление беспозвоночных в гумидных местообитаниях в 2,5 раза выше, а семян во столько же раз ниже, что связано с большим количеством насекомых в первом типе, а грызунов – во втором.

Неоднородность населения мелких млекопитающих Центрально-Алтайской провинции определяется в основном поясностью и коррелирующими с ней факторами – увлажнением, облесенностью и составом лесообразующих пород. Лесной пояс оптимален по тепло- и влагообеспеченности, здесь отмечается наибольшая плотность населения, наиболее богат видовой и фоновый состав. Вверх и вниз от этого пояса все показатели убывают, хотя в гольцах они вновь несколько увеличиваются. В степи, где постоянен дефицит влаги при избытке тепла, население наиболее обеднено.

Структурные графы сходства населения мелких млекопитающих Центрального, Северного и Северо-Восточного Алтая и Западно-Сибирской равнины похожи, но основные изменения на равнине связаны с широтными отличиями, а в горах – с их высотными аналогами. Тренды населения имеют общую направленность, связанную с зональностью (поясностью), увлажнением, облесенностью, составом лесообразующих пород, но на Алтае не прослежи-

вается влияние на население половодий. Общее число встреченных видов и максимальная плотность териокомплексов свойственны лесному поясу или типу, вверх и вниз или к северу и к югу от них показатели уменьшаются.

Проведенные исследования частично финансировались по госбюджетной теме "Кадастры животного мира Республики Алтай".

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
2. И. В. Лукьянова, Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 255–273.
3. С. М. Цыбулин, И. Н. Богомолова, Пространственно-временная динамика животного населения, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985, 188–197.
4. Ю. П. Малков, Пространственная структура и кадастровая характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного, Северного и Центрального Алтая, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1989.
5. Каталог млекопитающих СССР, М., 1981.
6. М. В. Охотина, *Зоол. журн.*, 1983, **62**: 3, 409–417.
7. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных. Л., 1980, 113–115.
8. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69–130.
9. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
10. А. П. Кузякин, Ученые записки Московского областного педагогического института, 1962, т. 109, 3–182.
11. Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, Л. Н. Ермаков и др., *Сиб. экол. журн.*, 1996, **3**: 3–4, 307–317.
12. С. В. Долговых, И. Н. Богомолова, С. Г. Ливанов и др., Доклады на международном симпозиуме "Модели устойчивого социально-экономического развития Республики Алтай и стран Алтае-Саянского региона", Горно-Алтайск, 1997, 57–79.
13. А. С. Давыдова, Ученые записки Московского областного педагогического института, 1969, т. 224, вып. 7, 18–33.
14. В. И. Шадрин, Фауна и экология позвоночных Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 79–88.
15. Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, Л. Н. Ермаков и др., *Сиб. экол. журн.*, 1997, **4**: 6, 738–755.

Spatial Typological Structure and Organization of Small Mammal Populations of the Central Altai

S. V. DOLGOVYKH, I. N. BOGOMOLOVA, S. G. LIVANOV, L. G. VARTAPETOV,
K. V. TOROPOV, YU. P. MALKOV, M. A. GRABOVSKY

The Gorno-Altaiisk University

*Institute of Animal Systematics and Ecology
Siberian Branch of the Russian Acad. Sci.*

Based on results of censuses, an analysis of spatial non-uniformity of small mammal populations in the Central Altai was carried out. A hierarchical classification of communities was drawn up, their spatial typological structure and its environmental factors were elucidated. The strength and commonness of constraint of the population variability with structure – determining environmental factors were estimated.