

Пространственно-временная организация населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая

С. Б. ИВАНОВ, Р. Ю. ДУДКО

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

АННОТАЦИЯ

Учеты жужелиц в среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая с 17.05 по 31.08.2003 г. показали, что пространственная неоднородность их населения определяется теплообеспеченностью и продуктивностью биоценозов, зависящих от абсолютных высот местности. В меньшей степени территориальная неоднородность связана с составом лесообразующих пород и затененностью кронами деревьев. Проведен анализ изменения по высотам суммарного обилия, видового богатства и лидирующих видов. Составлена классификация населения жужелиц, выявлены сезонные аспекты.

На Северо-Востоке Алтая четко прослеживается высотная смена ландшафтов и связанная с этим пространственная неоднородность животного населения. Ранее на этой территории проводились работы по выявлению пространственной организации населения ряда позвоночных [1–4] и беспозвоночных животных [5–8]. По жужелицам проведен анализ фауны и встречаемости видов [9–10].

РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проводились в южной части Северо-Восточного Алтая [11]. Всего обследовано 10 ландшафтных урочищ в среднем течении р. Пыжа и на хребте Алтын-Ту. Среднегорные леса представлены тремя вариантами темнохвойной тайги, мелколиственными лесами по склонам, вырубками и березово-еловыми лесами в долинах рек. Субальпийское среднегорье составляют выположенные редколесья с лугами и ерниками и редколесья с ерниками по скалам на границе с вы-

сокогорными тундрами. Учеты жужелиц в высокогорной части проводили в ерниковых (кустарниковых) и каменистых тундрах.

Жуков собирали с 17 мая по 31 августа в почвенные ловушки (пластиковые стаканчики объемом 200 мл), на четверть заполненные 2–3 % раствором уксусной кислоты. В каждом местообитании устанавливали по 10 ловушек в линию через 2 м друг от друга. Ловушки проверяли в среднем два раза в месяц. Всего отработано 9891 ловушко-суток (л-с), собрано 7923 экз. имаго жужелиц, относящихся к 17 родам и 53 видам.

Для выявления пространственной структуры населения жужелиц по матрице коэффициентов сходства П. Жаккара в модификации Р. Л. Наумова [12] методом факторной классификации [13] проведено объединение вариантов населения в группы. После этого рассчитаны коэффициенты внутри- и межклассового сходства сообществ. Для построения классификации населения результаты кластерного анализа рассматриваемых вари-

антов населения принимались как классы. Часть классов доразбиты на подклассы, а сами классы объединены в типы. Выделенные таксоны названы по условиям среды. Структурный граф построен по межклассовым связям методом корреляционных плеяд [14]. Правильность ориентации его в факторном пространстве проверена с помощью неметрического шкалирования в Statistica 5.0. При объяснении результатов факторной классификации и анализе структурного графа выявлены факторы среды, коррелирующие с неоднородностью сообществ жужелиц. Для оценки силы и общности связи пространственных изменений факторов среды и населения использована программа линейной качественной аппроксимации [15]. Факторы для расчета заданы в качественном виде, как градации их проявления. Это и сочетания градаций по числу степеней свободы позволяют учесть нелинейность влияния факторов на население. Учетная выявленными факторами дисперсия матрицы коэффициентов сходства служит показателем информативности классификаций. Границы сезонных аспектов выявлены с использованием классификации упорядоченных объектов [16]. В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара в модификации Наумова. Вначале отдельно для каждого сообщества рассчитывали коэффициенты сходства по среднему обилию в течение всего сезона. Затем сообщество по ряду коэффициентов без права их перестановки последовательно делилось на 2, 3 и т.д.

класса таким образом, чтобы общность внутри класса была наибольшей, а сходство между ними наименьшим. По этой программе оценивалось сходство не только между пробами соседних хронологических отрезков, но и каждой пробы со всеми остальными. Это снижает вероятность проведения ошибочных границ в результате возможного резкого отличия двух соседних вариантов на фоне общего высокого сходства этой части временного ряда [17].

ВЫСОТНО-ПОЯСНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ

С увеличением абсолютных высот суммарное обилие жужелиц (экз./100 л-с) снижается (рис. 1). Нижняя и верхняя части темнохвойно-таежного среднегорья различаются по обилию почти в полтора раза. В нижней части в открытых мелколиственных лесах и вырубках теплообеспеченность выше, чем в верхней, где больше высоты местности и затененность кронами темнохвойных пород. В редколесьях обилие снижается вдвое, открытость ландшафтов не может компенсировать падения температуры с высотой, отличие же редколесий от тундр невелико – обилие снижается всего в 1,2 раза.

Изменение видового богатства носит иной характер. При переходе от нижней части темнохвойной тайги к верхней число встречаемых видов снижается почти вдвое, поскольку входящие в состав нижней части урочища более разнородны. Увеличение числа ви-

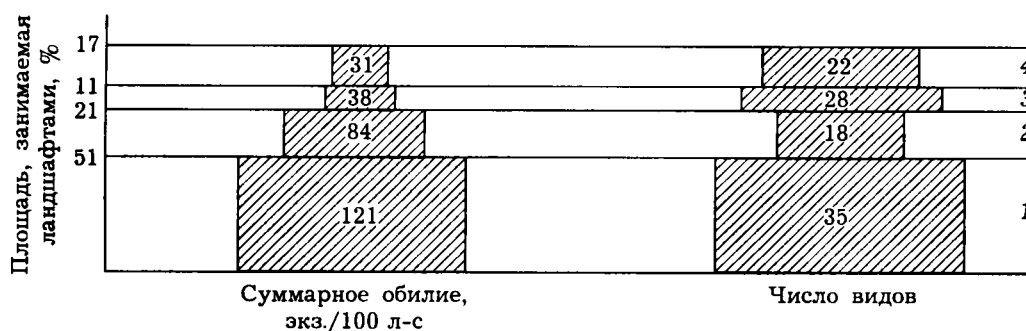


Рис. 1. Изменение обилия и видового богатства населения жужелиц на различных абсолютных высотах.

1 – нижняя часть темнохвойно-таежного среднегорья (березово-осиновые леса, вырубки по пихтово-кедровой тайге, березово-еловые долинные леса, пихтово-кедровая тайга, 900–1200 м над ур. м.), 2 – верхняя часть темнохвойно-таежного среднегорья (кедровая, елово-пихтовая и елово-пихтово-кедровая тайга, 1200–1800 м), 3 – подгольцовые редколесья (редколесья с лугами и ерниками, редколесья с ерниками по скалам, 1800–2000 м), 4 – высокогорные тундры (ерниковые тундры, каменистые тундры, 1900–2000 м).

дов в полтора раза в редколесьях объяснимо их большей мозаичностью и теплообеспеченностью. В тундрах видовое богатство снижается в 1,3 раза, что связано с их меньшей продуктивностью, но число видов здесь больше, чем в верхней части темнохвойной тайги, в 1,2 раза.

Похожая картина высотно-поясного распределения наблюдается и у некоторых других групп животного населения, ранее изученных на Северо-Восточном Алтае. В наибольшей степени характер высотно-поясных изменений населения сходен у муравьев и жуужелиц. Плотность населения и видовое богатство муравьев в редколесьях и тундрах выше, чем в верхней части темнохвойной тайги, что объясняется ее высокой затененностью [8]. У птиц во второй половине лета наблюдается увеличение видового богатства и плотности населения в редколесьях, что связано с более высокой, чем в темнохвойной тайге, продуктивностью поздно-вегетирующих лугов [1]. Для дневных бабочек характерно снижение плотности и видового богатства с высотой и подобных отклонений не отмечено.

У жуужелиц, как уже отмечено, увеличивается не плотность, а видовое богатство, что объясняется мозаичностью редколесий и тундр.

В целом, закономерности изменения обилия и видового богатства жуужелиц сходны с

другими группами животного населения. У земноводных, пресмыкающихся, мелких млекопитающих и птиц [1, 4], дневных чешуекрылых [7] и муравьев [8] наблюдается снижение плотности и числа видов с увеличением абсолютных высот местности, т. е. с уменьшением теплообеспеченности и кормности (продуктивности биоценозов).

Состав лидеров (табл. 1) меняется соответственно изменениям в ландшафте. Так, в нижней, хорошо прогреваемой и открытой части таежного ландшафта лидируют крупные карабусы (*Carabus aeruginosus* и *C. henningi*) – типичные таежные виды, а также таежно-тундровый вид *Pterostichus ehnerbergi*, в верхней же части, более холодной и затененной, лидирующими становятся более криофильные таежно-тундровые виды. В редколесьях, холодных, но открытых, остается таежно-тундровый вид и появляются таежные виды. В гольцах кроме таежно-тундровых видов в состав лидеров входит таежно-болотный вид *Agonum quinquepunctatum*. Таким образом, состав лидирующих видов в местообитаниях изменяется соответственно с изменениями условий обитания.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

При классификации после идеализации выделено два типа населения:

Т а б л и ц а 1
Лидирующие виды жуужелиц в местообитаниях среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая, 17.05–31.08.2003 г.

Местообитание	Лидер	Доля, %
Гольцы (высокогорные тундры)	<i>Pterostichus triseriatus</i> Gebler, 1847	54
	<i>Agonum quinquepunctatum</i> Motschulsky, 1844	12
	<i>Pterostichus ehnerbergi</i> Poppius, 1907	12
Подгольцовые редколесья	<i>Pterostichus triseriatus</i>	43
	<i>P. virescens</i> Gebler, 1833	14
	<i>Carabus henningi</i> Fischer von Waldheim, 1817	10
Верхняя часть темнохвойно-таежного среднегорья	<i>Pterostichus triseriatus</i>	47
	<i>P. ehnerbergi</i>	18
	<i>P. altaiensis</i> Poppius, 1906	14
Нижняя часть темнохвойно-таежного среднегорья	<i>Carabus aeruginosus</i> Fischer von Waldheim, 1822	33
	<i>C. henningi</i>	31
	<i>Pterostichus ehnerbergi</i>	11

1. Среднегорный хвойно-мелколиственнопородный тип населения (виды-лидеры: *Carabus aeruginosus*, *C. henningi*, *Pterostichus ehnerbergi*; суммарное обилие: 146 экз. на 100 л-с / всего видов 34 / из них фоновых 13).

Классы населения

1.1. Березово-осиновых лесов и вырубок (*Carabus henningi*, *C. aeruginosus*, *Pterostichus monticoloides* Shilenkov, 1995; 171/32/12);

1.2. Березово-еловых долинных лесов (*Pterostichus ehnerbergi*, *Carabus aeruginosus*, *Pterostichus triseriatus*; 122/19/9).

2. Среднегорный темнохвойно-таежный тип населения с проникновением в среднегорные редколесья и высокогорные тундры (*Pterostichus triseriatus*, *P. ehnerbergi*, *P. virescens*; 56/39/8).

Классы населения

2.1. Елово-кедровой и елово-пихтово-кедровой тайги (*Pterostichus triseriatus*, *P. ehnerbergi*, *P. altaiensis*; 123/12/7);

2.2. Пихтово-кедровой тайги, кедровой тайги, редколесий с лугами и ерниками и ерниковых тундр (*Pterostichus triseriatus*, *P. ehnerbergi*, *P. virescens*; 36/22/8);

2.3. Редколесий с ерниками по скалам (*Pterostichus virescens*, *P. triseriatus*, *Carabus henningi*; 42/26/9);

2.4. Высокогорных каменистых тундр (*Pterostichus triseriatus*, *C. aeruginosus*, *Cymindis vaporariorum* Linnaeus, 1758; 31/22/8).

Данная классификация отражает связь неоднородности населения жуужелиц с высотнопоясным градиентом, при этом границы таксонов и высотных поясов не всегда совпадают. Типовые различия населения вызваны в первую очередь абсолютными высотами и теплообеспеченностью, выделение подтипов связано с составом лесообразующих пород и мозаичностью местообитаний. Классификация населения жуужелиц весьма сходна с классификацией муравьев [8], выделение классов в которой обусловлено влиянием аналогичных факторов.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных из-

менений, выявленный по морфологическому сходству сообществ, независимо от их сопряженности на местности [18].

Анализ структурного графа (рис. 2) показал, что вертикальный ряд иллюстрирует основной тренд по градиенту абсолютных высот, теплообеспеченности и связанной с этим продуктивности биоценозов. Горизонтальный ряд представляет собой отклонения от основного тренда по продуктивности биоценозов (кормности) в пределах одного высотного пояса.

Первый класс состоит из вариантов населения березово-осиновых лесов и вырубок по пихтово-кедровой тайге. Он характеризуется самым высоким суммарным обилием и видовым богатством, связанным не только с высокой теплообеспеченностью, но и со значительной мозаичностью местообитаний. Основной вклад в обилие класса (более 75 %) составляют типичные таежные виды – *Carabus henningi* и *C. aeruginosus*. Представленный одним вариантом населения березово-еловых долинных лесов следующий класс имеет меньшие показатели обилия и видового разнообразия (в 1,4 и 1,7 раза). Затененность и низкая теплообеспеченность приводят здесь к значительным изменениям в составе лидеров, в число которых входят таежно-тундровые виды *Pterostichus triseriatus* и *P. ehnerbergi*.

Следующий класс – население елово-пихтовой и елово-пихтово-кедровой тайги – имеет сходные с предыдущим классом показатели суммарного обилия и видового разнообразия. Между этими классами прослеживается самый высокий показатель связи – 28, но список лидеров полностью состоит из таежно-тундровых видов. Класс 2.2 включает варианты населения ерниковых тундр, редколесий с лугами и ерниками, кедровой и пихтово-кедровой тайги. Объединение этих вариантов населения происходит как за счет сходного видового состава, так и низкой плотности населения в этих местообитаниях. Поэтому суммарное обилие невелико, но общее число видов высокое. Это объясняется тем, что сюда вошли физиономически разнородные урочища, каждое со своим набором видов. Составы лидирующих видов здесь и в предыдущем классе сходны. Класс 2.3 с

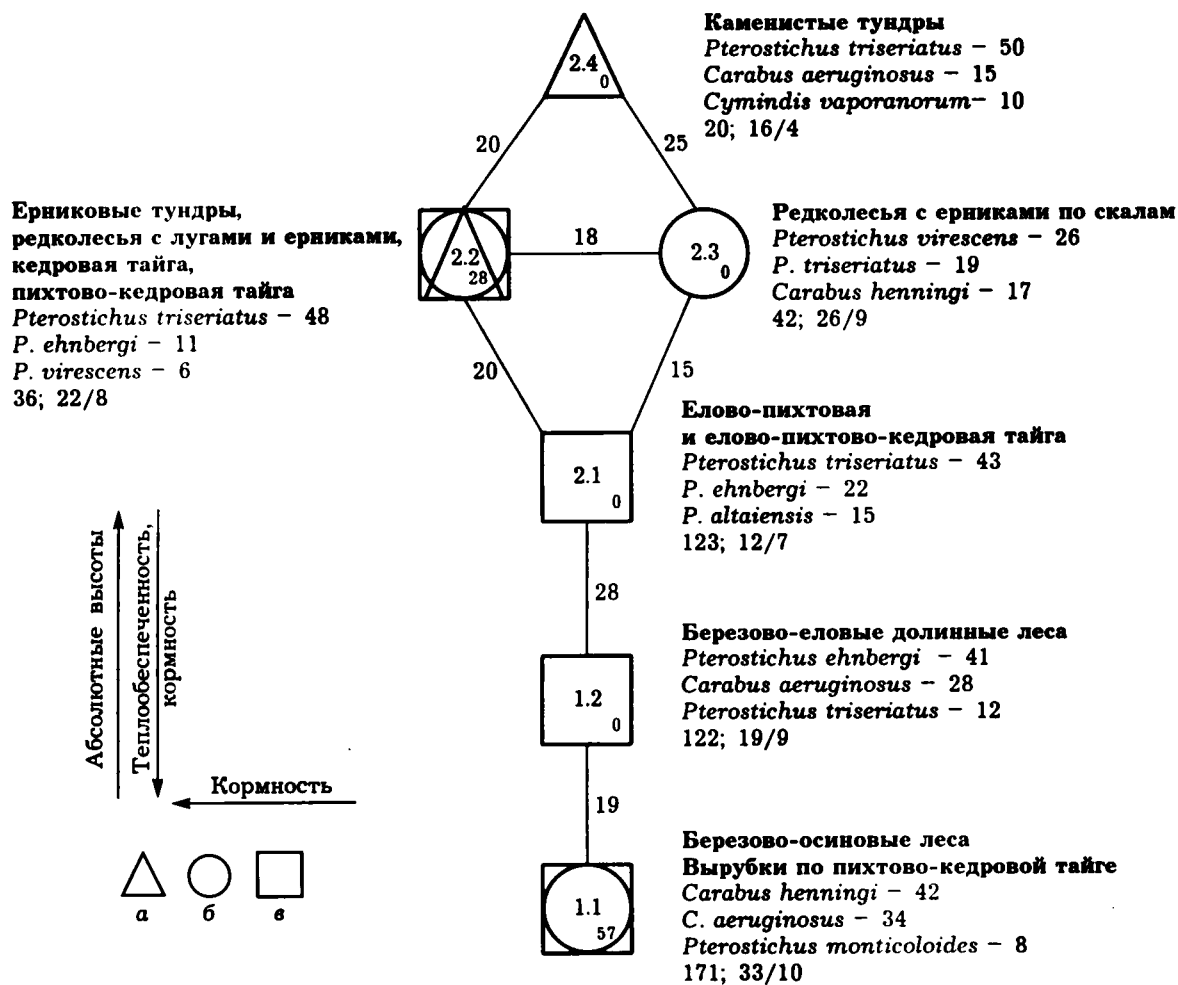


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения жуужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая.

Принятые обозначения населения жуужелиц: а – открытых низкопродуктивных местообитаний; б – местообитаний, где открытые участки чередуются с облесенными; в – лесов; внутри значков указаны номера выделенных групп, индексом около этих цифр – внутригрупповое сходство. Цифры у линий, соединяющих значки, – оценки межгруппового сходства. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления фактора среды. Рядом со значками приведен список местообитаний, население которых относится к данной группе, три первых по обилию вида и их доля в процентах, плотность населения (экз./100 л-с), общее число встреченных видов и из них число фоновых. Структурный граф построен на пороге значимости 15 единиц.

населением одного урочища (редколесьями с ерниками по скалам) представляет собой отклонение от основного тренда. Это вызвано большей продуктивностью биоценозов в связи с мозаичностью данного местообитания. Это приводит к увеличению видового богатства, оно здесь самое высокое, но обилие по сравнению с предыдущим классом почти не меняется. Лидеры представлены таежными и таежно-тундровыми видами. В последний класс вошло население каменистых тундр. Здесь самое низкое обилие и невысокое ви-

довое богатство, связанное с низкой теплообеспеченностью. В состав лидеров кроме *Pterostichus triseriatus* и *Carabus aeruginosus* входит вид, предпочитающий сухие участки высокогорий, – *Cymindis vaporariorum*.

Таким образом, пространственная неоднородность населения жуужелиц, судя по усредненным за период учетов показателям обилия, определяется влиянием теплообеспеченности, обусловленной абсолютными высотами и затененностью. При этом с уменьшением теплообеспеченности умень-

шаются суммарное обилие и видовое богатство. Отклонения от основного тренда связаны с влиянием мозаичности местообитаний, продуктивности биоценозов и влагообеспеченности.

Информативность, выраженная общей снятой дисперсией, сравнительно высока – 59 %, что связано, видимо, с небольшим количеством обследованных вариантов населения.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической организацией животного населения понимается общий характер его территориальной неоднородности, т.е. его пространственная структура, а также набор и взаимосвязь факторов среды, которые ее определяют. Пространственная структура описана ранее.

Всего по классификации выделено влияние четырех факторов: теплообеспеченности, кормности (продуктивности биоценозов), за-

тененности и состава лесообразующих пород. Наибольшее структурообразующее влияние оказывает теплообеспеченность – 58 %, кормность – 45 %. Остальные два фактора имеют меньшее влияние: затененность – 12 %, состав лесообразующих пород – 5 %. Общая учтенная дисперсия составила 92 %. Часть структурообразующих факторов среды скоррелирована, поэтому сумма индивидуальных показателей связи несколько превышает множественную оценку связи.

Набор факторов, определяющих пространственную неоднородность населения жужелиц, весьма сходен с факторами, определяющими население дневных бабочек [7] и муравьев [8], но сила их проявления различна. Например, для дневных чешуекрылых первое место занимает высотная поясность, затем – состав лесообразующих пород, теплообеспеченность и, наконец, продуктивность. На неоднородность населения муравьев большее влияние оказывают поясность и состав лесообразующих пород, облесенность и абсолютные высоты местности.

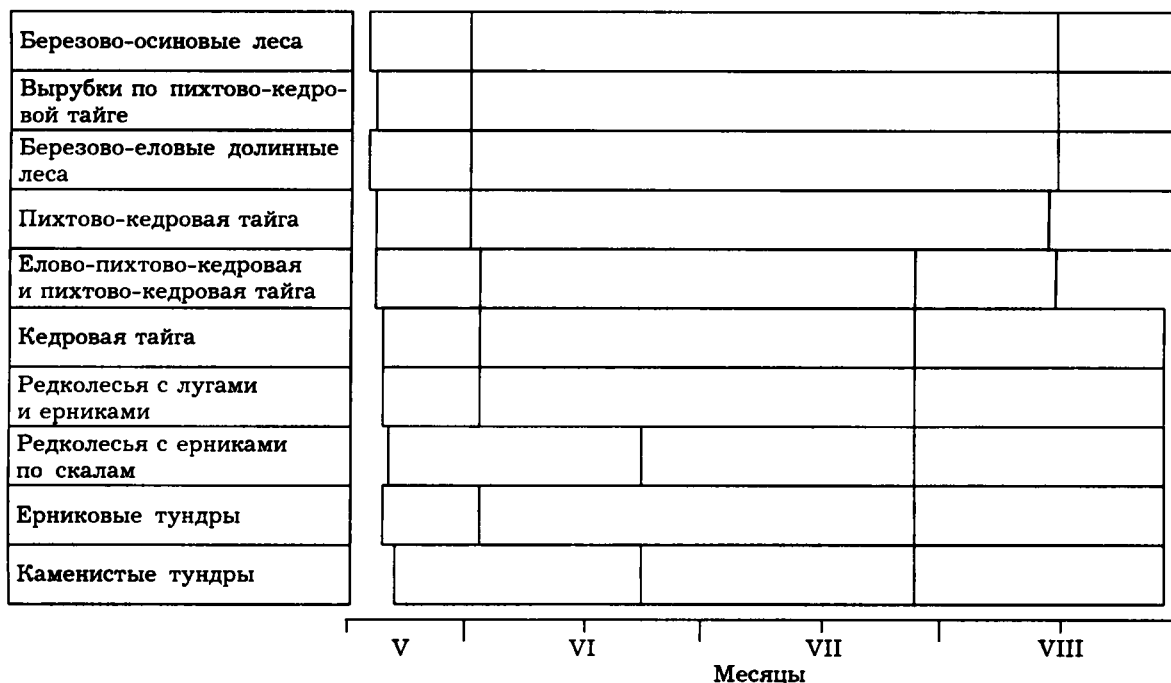


Рис. 3. Границы сезонных аспектов населения жужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая (2003 г.).

Длинные вертикальные линии в нижней части рисунка обозначают начало и окончание месяца, короткие – их половины; римские цифры (V–VIII) – собственно месяцы.

Краткая характеристика сезонных аспектов населения жуужелниц в местообитаниях среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая (виды-лидеры в среднем по аспекту; среднее суммарное обилие, экз. на 100 л.-с/общее число видов/из них фоновых)

Местообитание	Сезонный аспект населения			
	предлетний	летний	осенний	позднелетний
1	2	3	4	
Березово-осиновые леса	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Carabus henningi</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>
	<i>C. henningi</i>	<i>C. aegytinus</i>	<i>C. aegytinus</i>	<i>P. monticoloides</i>
Вырубки по пихтово-кедровой тайге	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> Fabricius, 1787 116/10/8	<i>Pterostichus monticoloides</i> 227/24/6	<i>Carabus henningi</i>	<i>Carabus aegytinus</i> 76/9/7
	<i>Carabus henningi</i>	<i>Carabus henningi</i>	<i>Carabus henningi</i>	<i>Leistus terminatus</i> Hellwig in Panzer, 1793
	<i>C. aegytinus</i>	<i>C. aegytinus</i>	<i>C. aegytinus</i>	<i>Carabus henningi</i>
	<i>Pterostichus ehnbegi</i> 129/15/11	<i>Pterostichus maurustiacus</i> Mannerheim, 1825 190/22/8	<i>Pterostichus maurustiacus</i> Mannerheim, 1825 190/22/8	<i>C. aegytinus</i> 71/9/7
Березово-еловые долинные леса	<i>Carabus henningi</i>	<i>Pterostichus ehnbegi</i>	<i>Pterostichus ehnbegi</i>	<i>Carabus aegytinus</i>
	<i>Agonum alpinum</i> Motschulsky, 1844	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>
Пихтово-кедровая тайга	<i>Pterostichus ehnbegi</i> 116/10/8	<i>Pterostichus triseriatus</i> 154/18/9	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Leistus niger</i> Gebler, 1847 7/5/2
	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>
	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Carabus aegytinus</i>	<i>Carabus aegytinus</i>
	<i>Pterostichus triseriatus</i> 11/5/4	<i>Pterostichus virescens</i> 30/11/5	<i>Pterostichus virescens</i>	-
Елово-пихтовая и елово-пихтово-кедровая тайга	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	3/2/1
	<i>Agonum alpinum</i>	<i>P. ehnbegi</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus ehnbegi</i>
Кедровая тайга	<i>Pterostichus ehnbegi</i> 84/8/7	<i>P. altaiensis</i> 162/12/8	<i>P. altaiensis</i>	<i>P. virescens</i>
	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>P. triseriatus</i>
	<i>Notiophilus reitteri</i> Spaeth, 1899	<i>P. brevicornis</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	48/7/4
	-	<i>P. virescens</i> 69/15/6	<i>P. brevicornis</i>	<i>Pterostichus virescens</i>
Редколесья с лугами и ерниками	7/2/2	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>P. virescens</i>	<i>P. ehnbegi</i>
	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>P. ehnbegi</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus ehnbegi</i>
	<i>P. ehnbegi</i>	<i>P. altaiensis</i> 54/9/4	<i>P. altaiensis</i>	<i>P. triseriatus</i>
	14/2/2			<i>P. maurustiacus</i> 5/3/2

1	2	3	4
Редколесья с ерниками по скалам	<i>Pterostichus virescens</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Carabus henningi</i>
	<i>Bembidion (Metallina) sp. n.</i>	<i>P. virescens</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>
Ерниковые тундры	<i>Amara lunicollis</i> Schiodte, 1837	<i>Carabus henningi</i>	<i>P. virescens</i>
	39/8/5	65/23/11	7/8/3
	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>
	<i>Agonum quinquepunctatum</i>	<i>P. ehnerbergi</i>	<i>P. ehnerbergi</i>
Каменистые тундры	—	<i>Agonum quinquepunctatum</i>	<i>Agonum quinquepunctatum</i>
	39/2/2	62/13/5	9/4/3
	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>	<i>Pterostichus triseriatus</i>
	<i>Carabus aeruginosus</i>	<i>Carabus aeruginosus</i>	<i>Carabus aeruginosus</i>
	<i>Cymindis vaporariorum</i>	<i>Cymindis vaporariorum</i>	<i>C. loschnikovi</i> Fischer von Waldheim, 1823
	26/5/3	29/16/7	3/5/1

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Проведение границ сезонных аспектов (рис. 3) позволяет выявить в населении всех местообитаний три основных периода: предлетний, летний и позднелетний (предосенний). Продолжительность этих периодов неодинакова. Предлетний в большинстве местообитаний включает период с 17 мая по 2 июня (первый двухнедельный отрезок). Исключение составляют редколесья по скалам и каменистые тундры, где он занимает больший период. Это объясняется более низкой теплообеспеченностью, чем в таежной зоне, и более поздним таянием снежного покрова, чем в ерниковых редколесьях и тундрах. Предлетний период характеризуется (табл. 2) невысоким показателем плотности населения жужелиц во всех местообитаниях (7–126 экз./100 л-с). Наибольшее обилие отмечено в хвойно-мелколиственных лесах, на вырубках, а также в елово-пихтовой и елово-пихтово-кедровой тайге (в среднем 124 экз./100 л-с). В редколесьях и тундрах обилие равно 30, а в пихтово-кедровой и кедровой тайге этот показатель наименьший (9) в связи с их затененностью. Видовое богатство в этот период низкое – от 2 до 15 видов, из них от 2 до 11 фоновых. Основной вклад в видовое богатство вносят фоновые виды. Наибольшее число видов и плотность населения свойственны мелколистственным лесам и вырубкам, а наименьшее – ерниковым редколесьям, тундрам и кедровой тайге. Последняя за счет затененности уступает по обилию даже редколесьям и тундрам. За счет повышенного увлажнения из-за растянутого таяния снега в редколесьях по скалам в числе лидеров появляется *Bembidion (Metallina) sp. n.* Остальные виды, входящие в число лидеров, не специфичны для этого периода и активны в течение всего сезона.

Летний аспект в нижней части темнохвойной тайги включает в себя период с начала июня до середины августа. В прочих местообитаниях он короче и заканчивается в конце июля, что объясняется резким уменьшением влагообеспеченности к началу августа. Летний период имеет самые высокие показатели плотности (от 29 до 227). Как и в предыдущем аспекте, наибольшая плотность отмечена в мелколистственных

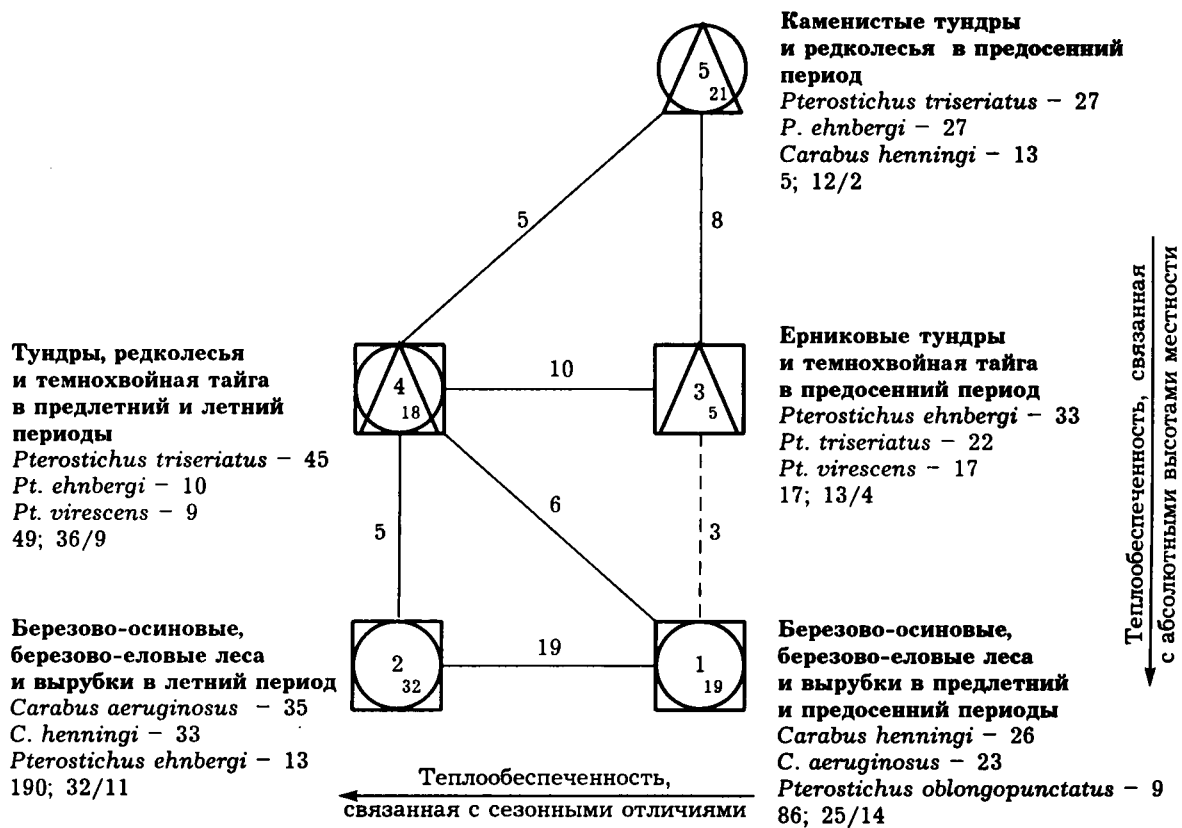


Рис. 4. Пространственно-временная структура населения жуужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая.

Условные обозначения см. на рис. 2.

лесах, на вырубках и в елово-пихтовой и елово-пихтово-кедровой тайге (в среднем 183), в кедровой тайге, редколесьях и ерниковых тундрах - 65, а наименьшая - в каменистых тундрах и пихтово-кедровой тайге (28). Видовое богатство также самое высокое (всего видов от 9 до 24, из них фоновых от 4 до 11), но в отличие от предыдущего аспекта основной вклад определяется редкими видами.

Позднелетний аспект в нижней части темнохвойной тайги занимает две недели - с середины до конца августа, а в остальных выделах он продолжается около месяца - с конца июля до конца августа. Плотность населения в этот период значительно ниже, чем в предыдущем аспекте (3-76), и даже вдвое ниже, чем в предлетний. В хвойно-мелколиственных лесах и на вырубках плотность выше, чем в остальных местообитаниях (65 и 6). Видовое богатство низкое (2-9 видов, из них фоновых 1-7), и, как в на-

чале лета, основной вклад принадлежит фоновым видам. На вырубках в составе лидеров появляется позднелетний вид - *Leistus terminatus*, здесь он достигает высокой численности. Остальные изменения в составе лидеров незначительны.

Варианты населения всех местообитаний по трем сезонным аспектам объединены в пять классов. Структурный граф построен на пороге значимости 5 единиц (рис. 4). На нем прослеживаются два тренда по теплообеспеченности: первый связан с абсолютными высотами, второй - с сезонными отличиями. Первый класс включает в себя мелколиственные леса и вырубki в предлетний и предосенний периоды. Плотность и видовое богатство населения невысоки. Переход во второй класс, состоящий из тех же вариантов населения в летний период, сопровождается ростом плотности вдвое и видового богатства в 1,3 раза. Класс 3 состоит из вариантов населения ерниковых тундр и темнохвойной тайги

в предосенний период. Здесь сравнительно низкие обилие и видовое богатство. Лидеры – характерные для темнохвойной тайги *Pterostichus ehneri*, *P. triseriatus*, *P. virescens*. Переход к классу 4, представленному вариантами населения тундр, редколесий и темнохвойной тайги в предлетний и летний периоды, сопровождается увеличением плотности населения и видового богатства более чем вдвое, но состав лидеров остается прежним. Класс 5, состоящий из вариантов населения каменистых тундр и редколесий в предосенний период, обладает самой низкой плотностью населения и видовым богатством; в состав лидеров входит таежный вид *Carabus henningi*.

Таким образом, население жужелиц среднегорно-высокогорной части четко делится на три сезонных аспекта. Основными факторами такого деления выступают теплообеспеченность, вначале нарастающая, а потом снижающаяся в течение сезона, а также различия по этому фактору в связи с нарастанием абсолютных высот местности. Заметный вклад вносит и влагообеспеченность, связанная с таянием снега.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная неоднородность населения жужелиц среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая обусловлена изменением абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности. При увеличении абсолютных высот снижаются как плотность населения, так и видовое богатство. Исключения составляют лишь мозаичные местообитания, такие как редколесья по скалам и каменистые тундры, где видовое богатство может достигать уровня нижнего пояса среднегорий.

Основными структурообразующими факторами являются теплообеспеченность и продуктивность биоценозов. Другие факторы, такие как состав лесобразующих пород и затененность кронами деревьев, в большей степени влияют не на суммарное обилие, а на состав фоновых видов.

Сезонная изменчивость населения жужелиц ниже пространственной неоднородности.

Сезонные отличия населения вызваны временными изменениями теплообеспеченности, влияние этого фактора в первую очередь вызывает различия в плотности населения и видового богатства. Структуру населения формируют в основном виды, активные в течение всего лета.

Математическая обработка данных выполнена с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Авторы признательны И. Н. Богомоловой, Л. В. Писаревской за помощь в обработке материалов, И. И. Любечанскому за помощь в проведении сборов, а также Ю.С. Равкину за участие в интерпретации результатов анализа. Работа выполнена при частичной поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № 04-04-48727 и № 04-04-48083.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
2. И. В. Лукьянова, Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 255–273.
3. К. В. Граждан, К. В. Торопов, У. Ю. Верякина, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1999, 43–50.
4. Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, С. Г. Ливанов и др., *Успехи совр. биологии*, 2003, **123**: 4, 409–420.
5. Ю. В. Дроздова, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 21–30.
6. В. Ф. Сапегина, Там же, 38–46.
7. П. Ю. Малков, Пространственно-временная организация населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2002.
8. С. В. Чеснокова, Л. В. Омельченко, *Сиб. экол. журн.*, 2004, 4, 481–492.
9. Н. Т. Хмельков, А. Н. Ковригин, Наземные и водные экосистемы, Горький, 1985, 50–60.
10. Р. Ю. Дудко, Д. Е. Ломакин, *Сиб. экол. журн.*, 1996, 2, 187–194.
11. Г. С. Самойлова, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 5–18.
12. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., Моск. обл. пед. ин-т, 1964.
13. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., Изд-во Зоол. ун-та АН СССР, 1980, 113–115.
14. П. В. Терентьев, *Вестник Ленингр. ун-та, Сер. биол.*, 1959, 9, 137–141.

15. Ю. С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.
16. В. Л. Куперштох, В. А. Трофимов, Алгоритм статистической обработки информации, Новосибирск, 1974, 88–89.
17. С. Г. Ливанов, *Сиб. экол. журн.*, 2002, 5, 549–564.
18. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.

The Spatial-Temporal Organization of Ground Beetle Population (Coleoptera, Carabidae) in the Middle and Highland Parts of the North-Eastern Altay

S. B. IVANOV, R. Yu. DUDKO

Accounts of ground beetles in the middle and highland parts of the North-Eastern Altay dated from 17.05 to 31.08.2003 showed that the spatial non-uniformity of their population is determined by thermal convenience and productivity of biocenoses depending on the absolute height of localities. To a smaller extent, the territorial non-uniformity is connected with the composition of forest-forming species and shading with tree crowns. Analysis of height-dependent changes in total abundance, species occurrence and leading species was carried out. Classification of ground beetle population is compiled, seasonal aspects are revealed.