

РОССИЙСКИЙ ГУМАНИТАРНЫЙ НАУЧНЫЙ ФОНД  
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ, ОБРАЗОВАНИЯ  
И КУЛЬТУРЫ МОНГОЛИИ  
ГОРНО-АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ХОВДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИНСТИТУТ ФИЛОСОФИИ И ПРАВА СО РАН

# **ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ, ИСТОРИЯ И КУЛЬТУРА ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ РЕГИОНОВ**

*(Материалы VIII международной конференции,  
г. Горно-Алтайск, 19-23 сентября 2007 года)*

**ТОМ II**

частности, на Алтае сохранялись реликты третичного периода, причем многие из них хорошо приспособились к современным условиям черневой тайги Алтая и проявляют значительную экологическую пластичность.

Распределение неморальных реликтов на территории Южной Сибири позволяет предполагать, что центром автохтонного развития лесной флоры на юге Сибири в неогене был низкогорный пояс Алтая. Алтай является, видимо, не только крупным рефугиумом третичной лесной флоры, но и основным центром ее автохтонного развития в третичное время.

#### Литература

1. Вульф Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии. - В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. - М., 1941. - Вып. 1. - С. 28-56.
2. Хлонов Ю. П. Липа и липняки Западной Сибири. - Новосибирск, 1965. - 154 с.
3. Лавренко Е. М. Лесные реликтовые центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. бот. об-ва, 1930. - Т. 15. - № 4. - С. 351-363.
4. Ильин М. М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. - В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1941. - Т. 1. - С. 257-292.
5. Клепов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. - В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Л., 1941. - Т. 1. - С. 183-256.
6. Куминова А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. -Л., 1963. - Вып. 4. - С. 438-461.
7. Теплякова Г. Е. О географический связях видов неморального флористического комплекса Алтая // Вестник ленгр. ун-та., 1983. - № 21. - С. 36 - 40.
8. Девяткин Е. В. О третичных отложениях Джулукульской котловины (Восточный Алтай). - Докл. АН СССР, 1960. - Т. 135. - № 6. - с. 1475-1460.
9. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1935. - Вып. 8. - С. 1935-1936.
10. Ильин М. М. Реликтовые элементы широколиственных лесов во флоре Сибири и их возможное происхождение. - Сов. ботаника, 1938. - № 2. - С. 54-55.
11. Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М., 1938. - С. 235-293.
12. Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. - Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. - 158 с.

**С. М. Пономарева, П. Ю. Малков**  
(Горно-Алтайск),

**В. В. Дубатов, С. Э. Чернышов**  
**А. В. Баркалов, А. А. Легалов, Д. В. Лагунов, Г. Н. Азаркина**  
(Новосибирск)

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

### АННОТАЦИЯ

По материалам многолетних учетов выявлены основные пространственные изменения сообществ беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая, и факторы, определяющие эти изменения. Оценены сила и общность связи неоднородности населения и среды.

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение пространственной организации сообществ на основе анализа данных о численности и распределении животных – одно из перспективных направлений зоогеографических исследований [1]. В рамках данного направления изучения животного населения, получившего название факторной зоогеографии [2] на протяжении нескольких десятков лет на территории Северо-Восточного Алтая проводятся комплексные ландшафтно-зоогеографические исследования различных систематических групп животных [3-5], в том числе и беспозвоночных [6-10]. Изучение населения беспозвоночных животных – обитателей травяного яруса растительности (хортобионтов) на этой территории ранее не проводилось. Между тем, хортобионты как важный компонент биоценозов издавна привлекают к себе внимание зоологов. Выбор этой группы беспозвоночных в качестве объекта зоогеографических исследований обусловлен также сравнительной простотой методов их количественных учетов и возможностью сравнения данных, полученных разными учетчиками.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учеты хортобионтов проведены в июне-августе 1998-99 гг. В 1998 г. исследованиями охвачена предгорно-низкогорная часть провинции, в 1999 г. – среднегорно-высокогорная. Во всех высотных поясах в пределах провинции обследовано 30 местообитаний (в ранге ландшафтного урочища). Учеты проведены методом кошения энтомологическим сачком. В каждом местообитании делали по 5 укусов сериями по 50 взмахов, при этом в выборе мест для укусов учитывали разнообразие биотопических условий, связанное с неоднородностью рельефа, разной степенью затенения, увлажнения и антропогенного воздействия. Укусы повторены через каждые две недели. Собранных беспозвоночных определяли до семейства. Обилие хортобионтов рассчитано на 50 взмахов сачка. Полученные данные усреднены за сезон. По средним показателям вычислены коэффициенты Жаккара [11] в модификации Р. Л. Наумова [12] и проведена факторная классификация [13]. На основе матрицы коэффициентов сходства выделенных при этом групп методом корреляционных плеяд [14] построен структурный граф, отражающий основные изменения населения хортобионтов и определяющие эти отличия факторы среды. Однако при сопоставлении данных по обилию хортобионтов разных высотных поясов выяснилось, что обилие в наиболее оптимальных предгорных и низкогорных ландшафтах значительно ниже, чем в среднегорных и высокогорных. Такое высотно-поясное распределение не соответствовало имеющимся представлениям и шло вразрез с полученными ранее данными для других групп животных. Поэтому для проверки данных в 2005-06 гг. проведены повторные учеты в наиболее типичных урочищах разных высотных поясов. Определение таксономической принадлежности беспозвоночных в этих сборах произведено до уровня отряда, а данные о суммарном обилии впоследствии экстраполированы на семейства посредством переводных коэффициентов. Последние рассчитаны на основе новых данных при сравнении их с прежними и данными 1998-99 гг. По этим коэффициентам посчитаны условные показатели обилия в 2005-06 гг. Затем рассчитаны средние показатели обилия между первоначальными данными и полученными в результате пересчета. На основе этих средних при помощи перечисленных выше методов проведена факторная классификация и построен новый структурный граф, выявлены факторы среды, коррелирующие с неоднородностью сообществ хортобионтов.

Для оценки силы и общности связи пространственных изменений факторов среды и населения использована программа линейной качественной аппроксимации [15]. При анализе суммарного обилия хортобионтов использовано понятие фоновых семейств, выделенных по аналогии с фоновыми видами. Таковыми считали семейства, обилие которых выше 1 особи на единицу пересчета [16]. Доминирующими, по аналогии с доминирующими видами [17] считали семейства, на долю которых приходится более 10 % от суммарного обилия. Лидирующими названы три первые по обилию семейства.

Проведенные исследования ещё раз показали желательность осуществления подобных работ в течение одного сезона, что продиктовано значительными межгодовыми колебаниями численности, особенно ярко проявляющимися у беспозвоночных и обусловленными воздействием различных абиотических и биотических факторов, в том числе и погодных условий. Известен ряд случаев, когда под влиянием экстремально высоких температур в последующий за этим год происходили вспышки численности лесных насекомых [18]. Возможно и в нашем случае сложилась подобная ситуация. Так, в 1998 г. наблюдались необычно высокие для Северо-Восточного Алтая летние температуры и низкое количество осадков. А в следующем 1999 г., когда были проведены укусы в среднегорно-высокогорной части провинции, их результаты оказались значительно выше, чем в предгорно-низкогорной части. К выводу о том, что именно данные среднегорно-высокогорной части завышены (а не наоборот занижены для предгорно-низкогорной части), мы пришли после того, как результаты укусов 2005 г. в предгорно-низкогорной части дали сходные значения с первичными данными для этой территории. В 2006 г. укусы проведены одновременно в низкогорных, среднегорных и высокогорных ландшафтах. И снова обилие хортобионтов в низкогорной части оказалось близким к предыдущим значениям, а в среднегорье и высокогорье заметно ниже, чем в 1999 г. Поэтому все расчеты выполнены по значениям условно средним за 1998, 1999, 2005 и 2006 гг., при этом данные за последние два года рассчитаны по уровню обилия в эти годы, по долям семейств за 1998 и 1999 гг.

## ВЫСОТНО-ПОЯСНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Изменение средних показателей суммарного обилия хортобионтов по поясам происходит с резкими перепадами значений (рис. 1). При переходе от предгорного лесостепного пояса к низкогорному лесному оно сначала увеличивается вдвое, приобретая здесь максимальное значение, затем при подъеме вверх неуклонно снижается при переходе к среднегорному лесному поясу вдвое, а к подгольцовому - в 5 раз. Различие в значениях обилия в подгольцовом и гольцовом поясах незначитель-

но. Такой тип распределения, то есть с максимальным обилием в одном из лесных подпоясов и уменьшением значения с продвижением вверх и вниз от него, получил название ромбовидного [19]. Максимум обилия здесь обусловлен оптимальным сочетанием условий, особенно теплообеспеченности и увлажнения, обеспечивающих высокую продуктивность биоценозов. Ромбовидный облик изменения обилия характерен также для других групп животных, обследованных в пределах данной провинции, в частности для дневных чешуекрылых, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Для ряда беспозвоночных - обитателей напочвенного яруса (иксодовые клещи и блохи мелких млекопитающих, муравьи, жужелицы), а также земноводных характерен пирамидальный тип, то есть с максимальными значениями обилия в предгорном лесостепном поясе и более или менее постепенным их уменьшением по мере увеличения абсолютных высот. Вероятно, такой характер изменений показателей связан с уменьшением теплообеспеченности и отчасти с увеличением затененности, что более значимо для этих групп животных, чем для позвоночных. Высотно-поясные изменения видового богатства всех анализируемых групп животных, кроме жужелиц, носят ромбовидный характер. Строго пирамидальный облик изменений видового богатства жужелиц связан с большей чувствительностью карабид к выше названным факторам среды.

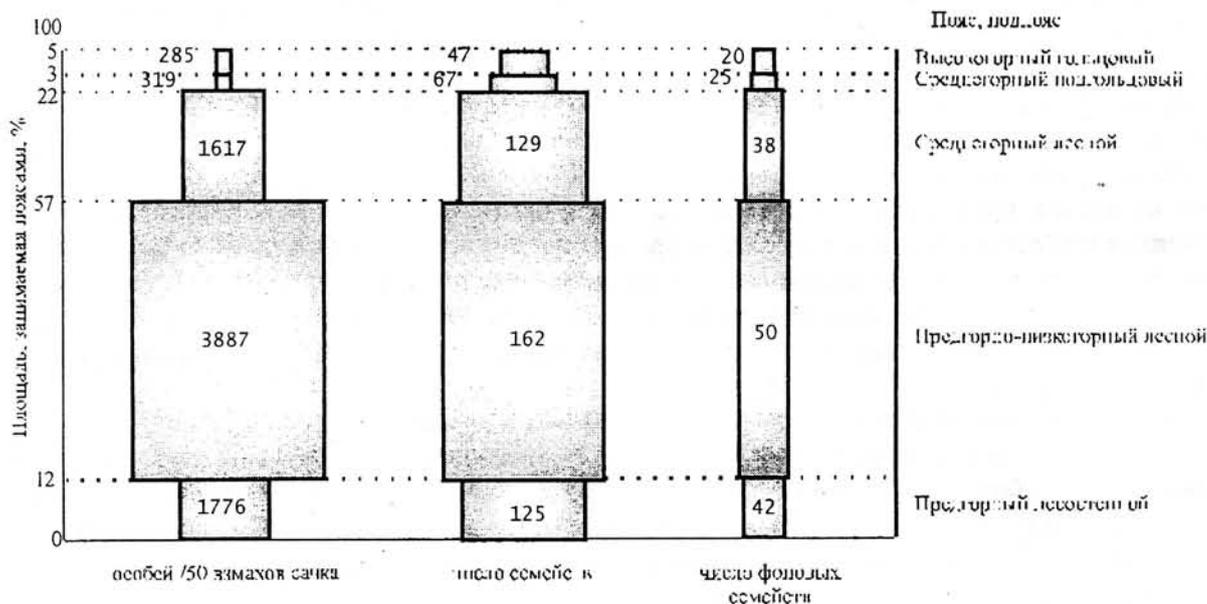


Рис. 1. Высотно-поясные изменения суммарного обилия и таксономического богатства населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая

В лесостепном поясе в число лидеров вошли типичные представители открытых местообитаний – саранчовые, однако их доля здесь сравнительно невелика (5 %). В отличие от них мухциветочницы лидируют также в низкогорном лесном подпоясе, правда, их доля от суммарного обилия при этом значительно снижается (с 19 % до 9 %). Сходным образом изменяется обилие клопов-слепняков, но они как лидеры поднимаются уже до среднегорного лесного подпояса. Непременный лидер всех высотных поясов, кроме лесостепного – настоящие цикадки. Их участие особенно велико в среднегорном лесном подпоясе и в высокогорном гольцовом поясе, где они абсолютно доминируют (31 и 38 %). Высокое увлажнение в среднегорном лесном подпоясе определяет лидерование гигрофильных пенниц. При подъеме в среднегорный подгольцовый пояс в числе лидеров наряду с настоящими цикадками появляются листоеды и наездники. Этот же состав сохраняется и в высокогорном гольцовом поясе.

Изменение таксономического богатства по поясам происходит сходным образом. При переходе от лесостепного пояса, где отмечено 125 семейств, к низкогорному лесному подпоясу число семейств увеличивается до 162, затем в среднегорном лесном подпоясе снова снижается (129 семейств). С подъемом в подгольцовье оно уменьшается вдвое (67). Наименьшее число семейств характерно для высокогорного гольцового пояса (47).

Фоновое богатство по поясам в общих чертах изменяется так же, как суммарное обилие. Различие заключается в характерных для изменения фонового богатства меньших перепадах значений при переходе от одного пояса к другому.

В целом, в изменении обилия и таксономического богатства по высотным поясам прослеживается общая тенденция. По мере увеличения абсолютных высот происходит снижение сравниваемых

показателей. Особенно четко это проявляется при подъеме к среднегорному подгольцовому и высокогорному гольцовому поясам. Максимальные значения свойственны низкогорному лесному подполю, что связано с оптимальным сочетанием здесь теплообеспеченности и увлажнения.

## КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Предлагаемая иерархическая классификационная схема, построенная на основе групп сообществ, полученных в результате автоматической классификации, идеализированна и отражает общие закономерности изменения населения хортобионтов. После первого разбиения получено 12 групп населения, 5 из которых составлены несколькими вариантами и 7 единичными пробами. При идеализации, в соответствии с принятым объяснением выделенных групп, сообщество среднегорных редколесий с ерниками по скалам, выделившееся отдельно и имеющее сходство только с населением каменистых тундр и кедровой тайги, включено в единую с ним группу. Затем в состав группы, объединившей сообщества хортобионтов предгорных и низкогорных светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, включен вариант населения березово-сосновых предгорных долинных лесов, имевший равнозначные связи с этой группой и населением низкогорных хвойных лесов и более слабую связь с сообществом низкогорных болот. Кроме этого, в самостоятельную группу выделен вариант населения низкогорных поселков, ранее входивший в группу, образованную сообществами низкогорных хвойных лесов. После всех произведенных изменений осталось 11 классов. В скобках после названия типа населения приведены три лидирующих по обилию семейства, средние показатели суммарного обилия, общее таксономическое и фоновое богатство.

1. **Предгорно-низкогорный тип населения** (клопы-слепняки, мухи-цветочницы, настоящие цикадки; 283; 174; 53).

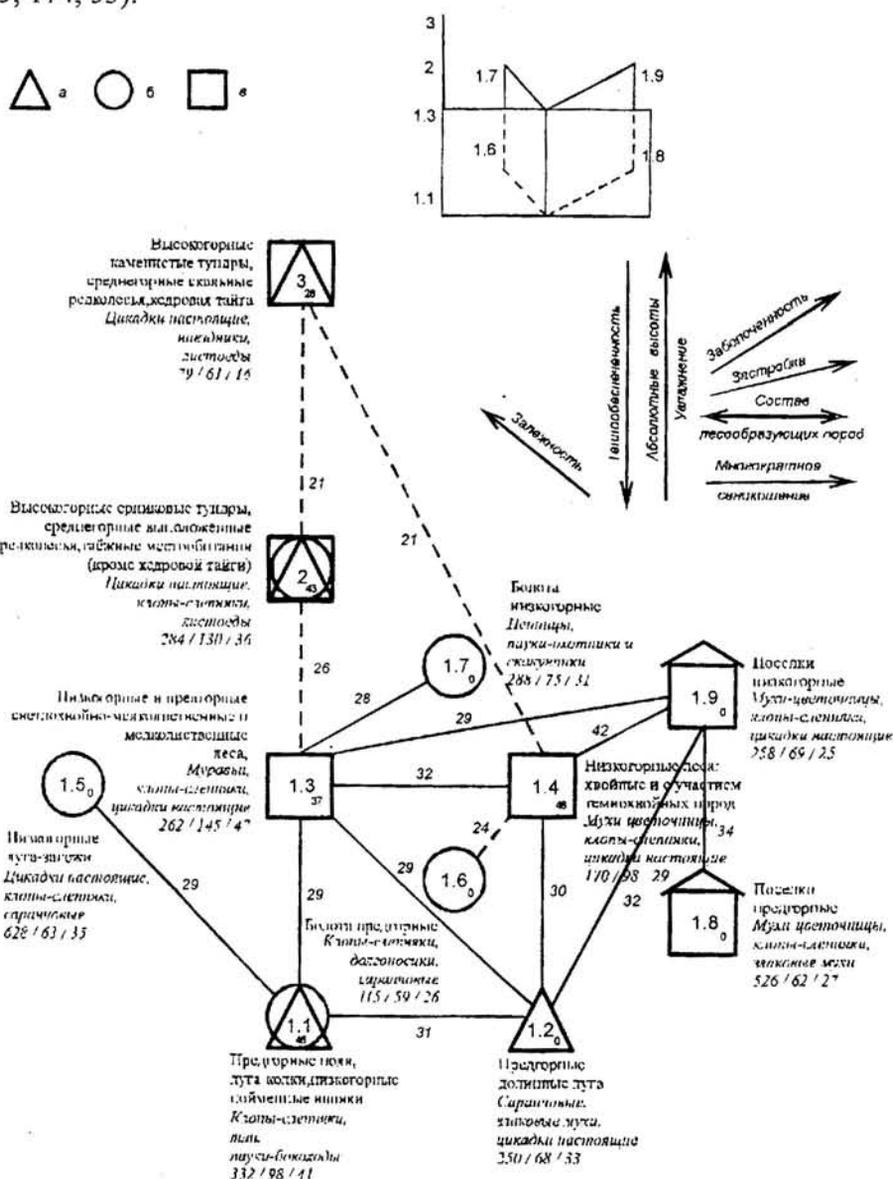


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая

Условные обозначения: население: 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. Значки, соединенные сплошной линией, имеют сходство сверхпороговое, прерывистой – запороговое. Цифры около этих линий – 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 семейства, суммарное обилие (особей / 50 взмахов сачка), число отмеченных семейств и число фоновых семейств.

Классы населения:

- 1.1 - низкогорных пойменных ивняков, предгорных лугов-перелесков и полей (клопы-слепняки, тли, пауки-бокоходы; 332; 98; 41);
- 1.2 - предгорных долинных лугов (саранчовые, злаковые мухи, настоящие цикадки; 250; 68; 33);
- 1.3 - низкогорных и предгорных светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов (муравьи, клопы-слепняки, настоящие цикадки; 262; 145; 47);
- 1.4 - низкогорных лесов: хвойных и с участием темнохвойных пород (мухи-цветоноски, клопы-слепняки, настоящие цикадки; 170; 98; 29);
- 1.5 - низкогорных лугов-залежей (настоящие цикадки, клопы-слепняки, саранчовые; 628; 63; 35);
- 1.6 - предгорных болот (клопы-слепняки, долгоносики, саранчовые; 115; 59; 26);
- 1.7 - низкогорных болот (пенницы, пауки-охотники, пауки-скакуны; 288; 75; 31);
- 1.8 - предгорных поселков (мухи-цветоноски, клопы-слепняки, злаковые мухи; 526; 62; 27);
- 1.9 - низкогорных поселков (мухи-цветоноски, клопы-слепняки, настоящие цикадки; 258; 69; 25).

2. **Среднегорный тип населения** (с проникновением в высокогорья по ерниковым тундрам; занимает среднегорные выположенные редколесья и прочее среднегорье, кроме кедровой тайги; настоящие цикадки, клопы-слепняки, листоеды; 284; 130; 36)

3. **Высокогорный тип населения** (каменистых тундр с проникновением в среднегорные редколесья по скалам и кедровой тайги; настоящие цикадки, наездники, листоеды; 79; 61; 16).

Типы населений отражают связь неоднородности населения хортобионтов с абсолютными высотами местности. Деление предгорно-низкогорного типа на классы связано с влиянием состава лесообразующих пород, заболоченности и антропогенного воздействия.

На карте населения хортобионтов (рис. 2) видно, что около 2/3 территории провинции занимает сложно дифференцированный предгорно-низкогорный тип населения, остальную часть делят среднегорный и высокогорный типы. При этом границы типов совпадают с делением провинции на предгорно-низкогорную и среднегорно-таежную части, в чем проявляется сходство с пространственной неоднородностью населения муравьев [20]. Последнее обусловлено влиянием разницы в теплообеспеченности местообитаний, более значимой для этих групп животных, чем для позвоночных. Деление на классы внутри предгорно-низкогорного типа у хортобионтов в какой-то мере отражает ландшафтную структуру этой части провинции. Однородность населения в среднегорно-таежной части связана с низкой теплообеспеченностью, имеющей здесь определяющее значение. Сравнение классификации населения хортобионтов с классификациями других обследованных групп животных показало самую низкую среди всех групп степень дифференциации населения хортобионтов. Вероятно, это объясняется более высоким, в таксономическом плане, уровнем рассмотрения, позволившем выявить лишь самые общие различия в облике населения.

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных изменений, выявленный по морфологическому сходству сообществ, без учета их сопряженности на местности [15].

На структурном графе, построенном при пороге значимости в 28 единиц сходства (рис. 3), вертикальный ряд, составленный из классов 1.1; 1.3; 2 и 3, иллюстрирует основной тренд в изменении облика населения, связанный с сочетанием теплообеспеченности и увлажнения, определяемыми абсолютными высотами местности. Остальные классы представляют собой отклонения от основного тренда вследствие изменения состава лесообразующих пород, заболоченности и антропогенного воздействия в виде застроенности, залежности и многократного сенокоса. В трехмерном факторном пространстве тренды расположены в трех пересекающихся плоскостях. Основной тренд и отклонения от него, выделившиеся в результате воздействия залежности, состава лесообразующих пород и мно-

гократного сенокосения отражены на плоскости, перпендикулярной взору читателя, в пересекающихся её под разными углами двух других плоскостях размещены варианты населений болот и поселков.

Наибольшее обилие особей по основному тренду характерно для класса 1.1, который составлен населением предгорных полей, лугов-перелесков и низкогорных пойменных ивняков. Сравнительно высокое обилие хортобионтов обусловлено здесь высокой теплообеспеченностью и освещенностью, а также характерным для открытых местообитаний значительным объемом фитомассы травостоя. В то же время агроценозам, вошедшим в состав этого класса, свойственна монокультурность и относительная биотопическая однородность, что стало причиной сравнительно невысокого таксономического богатства.

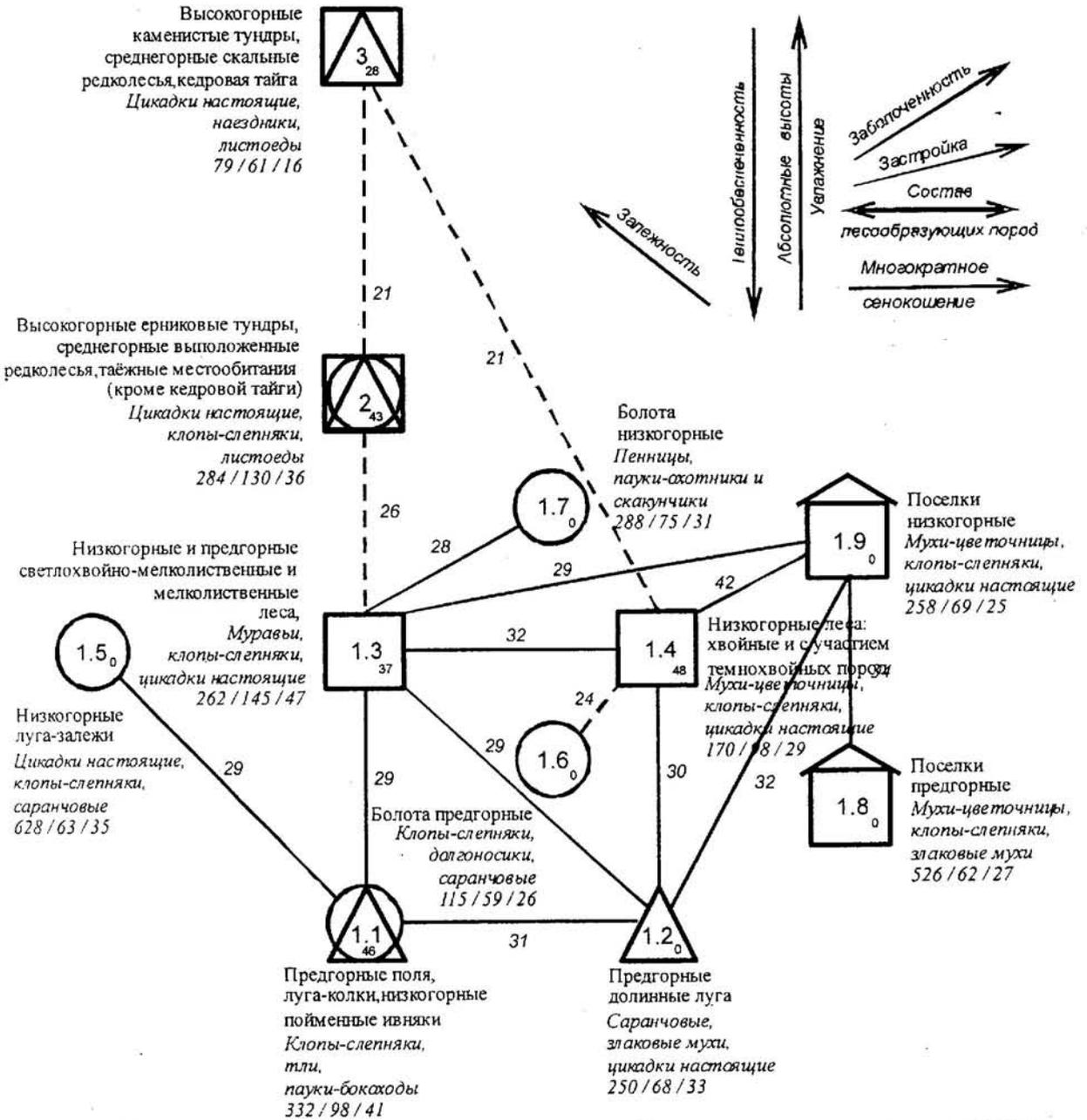
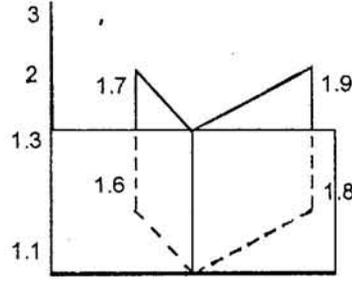
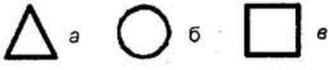


Рис. 3. Пространственно-гипогеогическая структура беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая (по данным 1998-99 гг.)

Принятые обозначения населения хортобионтов, те же, что и на рис. 2.

Незначительное снижение обилия хортобионтов отмечено при переходе к следующему классу предгорно-низкогорного типа (1.3), объединившему население светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов низкогорий и предгорий, что, вероятно, связано с затенением кронами деревьев и некоторой разреженностью травяного покрова. В целом благоприятные гидротермические условия, многообразие объединившихся в класс сообществ (8) и мозаичность местообитаний обусловили наибольшие среди всех классов таксономическое богатство.

С подъемом к сообществам таежных местообитаний среднегорного типа населения обилие хортобионтов незначительно увеличивается по сравнению с предыдущим классом. Это обусловлено высокой продуктивностью фитоценозов нижней части таежного среднегорья (елово-березовые, осиново-березовые леса и вырубки на месте пихтово-кедровой тайги), где высокое увлажнение в сочетании с низким затенением обеспечивает хорошую прогреваемость приземного яруса. Таксономическое разнообразие здесь несколько снижено, но, вследствие перечисленных причин, остается на достаточно высоком уровне.

Резкое снижение обилия и таксономического богатства происходит при переходе к высокогорному типу населения, объединившему сообщества высокогорных каменистых тундр, среднегорных редколесий по скалам и кедровой тайги. Низкая теплообеспеченность и каменистые почвы в этих местообитаниях обусловили угнетение и разреженность травяного покрова, что значительно сократило обилие и таксономическое разнообразие хортобионтов.

Таким образом, в описанном ряду четко прослеживается влияние высотной поясности. Величина суммарного обилия зависит от теплообеспеченности в сочетании с увлажнением и затенения, связанного с облесенностью. Таксономическое богатство определяется разнообразием фитоценозов и мозаичностью урочищ, сообщества которых входят в состав таксона.

Отклонение от основного тренда сообщества предгорных долинных лугов (класс 1.2) связано с влиянием многократного сенокосения, которое снижает обилие и таксономическое богатство по сравнению с сообществами физиономически сходных биотопов предгорных полей, лугов-перелесков и низкогорных пойменных ивняков (класс 1.1).

Влияние состава лесообразующих пород сказывается на облике населения низкогорных сосновых, пихтово-сосново-березовых лесов и черневой тайги (класс 1.4). Высокое затенение за счет хвойных обусловили специфичный состав и низкое разнообразие травяного покрова этих урочищ. Так, например, в сосновом лесу основная масса травостоя представлена папоротниками. Следует заметить, что эти местообитания расположены недалеко от поселка и травостой в них в какой-то мере подвергается вытаптыванию и выеданию скотом, что также не могло не сказаться на обилии и разнообразии хортобионтов. Вероятно, близость поселка оказала влияние и на таксономический состав. Так, первое по обилию семейство в сообществе этого класса – мухи-цветочницы, – более характерные для антропогенных ландшафтов.

Другое направление в изменении населения хортобионтов, обусловленное влиянием залежности, прослеживается при переходе от предгорных открытых и мозаичных местообитаний (класс 1.1) к низкогорным лугам-залежам (класс 1.5), которые представляют собой сильно деградированные луга, возникшие на месте заброшенных полей. Как и в прочих агроценозах здесь низкое таксономическое разнообразие и высокое обилие хортобионтов, достигаемое в основном за счет участия двух семейств – настоящие цикадки и клопы-слепняки.

К обеднению сообществ хортобионтов болот (классы 1.6 и 1.7) привело влияние заболоченности, сказавшееся на их таксономическом разнообразии. Сочетание заболоченности с облесенностью обусловили различие в облике населений предгорных и низкогорных болот, образующих самостоятельные классы, не имеющие значимой связи. Для закустаренных предгорных болот (класс 1.6) характерны своеобразный гидротермический режим, связанный с высокой инсоляцией, а также наличие в составе растительности луговых трав, что привело к преобладанию здесь мезофильных беспозвоночных (клопы-слепняки, долгоносики, саранчовые) над гигрофильными. Хотя в целом ни для тех, ни для других такие условия обитания не оптимальны, что отражается на суммарном обилии и таксономическом богатстве, которые здесь ниже, чем в других классах предгорно-низкогорного типа населения. Гидротермический режим облесенных низкогорных болот за счет меньшей теплообеспеченности и большего затенения создает оптимальные условия для гигрофильных беспозвоночных (пенницы, пауки-охотники и скакунчики).

Влияние застроенности обусловило изменение облика населения поселков (классы 1.8 и 1.9). Для них, как и для прочих отклоняющихся от основного тренда сообществ, характерно низкое таксономическое богатство. Суммарное обилие в предгорных поселках, больших по площади, едва ли не самое высокое среди всех вариантов населения, но более половины его составляют представители

одного семейства – мух-цветочниц. В низкогорных поселках при сходном составе лидеров суммарное обилие вдвое ниже, видимо, за счет снижения теплообеспеченности

Таким образом, на характер пространственной неоднородности населения беспозвоночных травяного покрова оказывают влияние, в первую очередь, теплообеспеченность и увлажнение, определяемые абсолютными высотами местности. Это четко прослеживается в уменьшении обилия и разнообразия хортобионтов от предгорий к высокогорьям в основном ряду графа. Причем, в среднегорно-высокогорной части провинции значение этих факторов настолько велико, что влияние других почти не прослеживается. В предгорно-низкогорной части неоднородность населения определяется также составом лесообразующих пород, заболоченностью и антропогенным воздействием. Последнее обуславливает уменьшение таксономического разнообразия и процветание лишь отдельных семейств.

Сравнительный анализ пространственных структур, полученных по всем данным и материалам, собранным в 1998-99 гг., показал, что флуктуации численности беспозвоночных повлияли лишь на дробность вычленения пространственных изменений сообществ. Основной тренд, скоррелированный с изменением абсолютных высот, а также наиболее резкие отклонения от него выявляются независимо от отличий данных собранных в разные годы. Так, структура, полученная на основе первоначальных данных (рис. 4), состояла из трех трендов, обусловленных изменением абсолютных высот, сопряженной с ними теплообеспеченности, и влиянием заболоченности и застроенности. Сообщества среднегорных и высокогорных ландшафтов объединены в те же группы, что и по всем данным. Сообщества предгорно-низкогорной части провинции разделены на шесть классов, два из которых стали составной частью основного тренда, а четыре отражают отклонения от него. Отличие вариантов связаны с влиянием состава лесообразующих пород, залежности и сенокосения значимо только по объединенным данным, а низкогорных лесов по берегам Телецкого озера только по первым годам наблюдений.

### **ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ**

Под пространственно-типологической организацией населения животных понимается общий характер его территориальной неоднородности (пространственная структура), а также набор и взаимосвязь факторов среды, которые её определяют [21]. Проведенные расчеты показали, что наибольшее влияние на дифференциацию населения хортобионтов оказывают абсолютные высоты и состав лесообразующих пород (соответственно 29 % и 21 % учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства сообществ). Значительно уступают им влияние заболоченности (4 %) и застроенности (3 %). Последний по значимости фактор – залежность – учитывает всего 2% дисперсии. Всеми факторами можно объяснить 46 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Со всеми факторами и режимами связано 67 % дисперсии (коэффициент множественной корреляции – 0,82).

Список основных факторов среды, влияющих на неоднородность населения хортобионтов, весьма сходен с таковым по остальным группам животных. Наиболее значимые из них – теплообеспеченность и скоррелированные с ней факторы (абсолютные высоты, затененность), а также состав лесообразующих пород [19]. Из специфичных черт организации можно отметить влияние на неоднородность населения хортобионтов залежности.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы.

1. Высотно-поясные изменения суммарного обилия, таксономического и фонового богатства хортобионтов носят ромбовидный характер, то есть их значения сначала возрастают с увеличением абсолютных высот местности до низкогорий, а потом уменьшаются вплоть до высокогорных тундр.

2. Пространственная неоднородность населения хортобионтов в наибольшей степени обусловлена влиянием скоррелированных факторов: абсолютных высот местности, теплообеспеченности и увлажнения, которые, в свою очередь, определяют высотную поясность растительности. Кроме того, значительное влияние на дифференциацию населения хортобионтов оказывает состав лесообразующих пород. Его действие проявляется через затенение и специфичность видового состава травяного покрова. Менее значимо влияние заболоченности и антропогенного воздействия (застроенность, залежность и многократное сенокосение).

3. Набор выявленных факторов и режимов можно считать достаточно полным, так как информативность представлений о структурообразующих факторах среды и природно-антропогенных режимах в целом составила 67 % дисперсии населения, что соответствует множественному коэффициенту корреляции, равному 0,82.

Исследования, послужившие основой для написания статьи, поддержаны по междисциплинарному интеграционному гранту СО РАН № 56 и по ведомственной целевой программе «Высшая школа 2006-2008 гг.» (РНП.2.11.5218).

Авторы выражают глубокую признательность У. Ю. Веряскиной, О. П. Возничук и К. В. Торопову за помощь в сборах материала, Л. В. Писаревской и И. Н. Богомоловой за математическую обработку данных по программам банка данных ИСиЭЖ СО РАН и Ю. С. Равкину, участвовавшему в интерпретации результатов обработки, а также С. В. Чесноковой за помощь в создании карты населения.

#### Литература

1. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биogeография материков. – М.: Просвещение, 1974.
2. Равкин Ю.С. VII Всесоюз. зоогеогр. конф. – М.: Наука, 1989. – С. 264 - 267.
3. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. – Новосибирск: Наука, 1973.
4. Лукьянова И.В. Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 255 - 273.
5. Граждан К.В., Торопов К.В., Веряскина У.Ю. Животный мир Алтае-Саянской горной страны. – Горно-Алтайск, 1999. – С. 43-50.
6. Дроздова Ю.В. Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1967. – С. 21-30.
7. Сапегина В.Ф. Там же. – С. 38-46.
8. Малков П.Ю. Пространственно-временная организация населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северо-Восточного Алтая: автореф. дис. ...: канд. биол. наук. – Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, 2002.
9. Чеснокова С.В., Омельченко Л.В. Сиб. экол. журн., 2004. – С. 11, 4, 481 – 492.
10. Иванов С.Б. Пространственно-временная организация населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая: автореф. дис. ...: канд. биол. наук. – Институт систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск, 2007.
11. Jaccard P., Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat., 1902, 38, 69, 130.
12. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ...: канд. биол. наук. – Моск. обл. пед. ин-т. – М., 1964.
13. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Количественные методы в экологии животных. – Л., 1980. – С. 113 – 115.
14. Терентьев В.П. Вестник Ленинград. ун-та, 1959. – Вып. 9. – С. 137-141.
15. Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). – Новосибирск: Наука, 1984.
16. Кузякин А.П., Учен. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской, М., 1962, 109, 1, 3 – 182.
17. Беклемишев В.Н. Биoценологические основы сравнительной паразитологии. – М.: Наука, 1952.
18. Метелева М.К. Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сибирской зоол. конференции). 20-24 сентября 2006 г. – Новосибирск, 2006. – С. 363-365.
19. Равкин Ю.С., Чеснокова С.В., Юдкин В.А. и др. Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас). (в печати).
20. Равкин Ю.С., Чеснокова С.В., Юдкин В.А. и др. Сиб. экол. журн., 2005, 12, 6, 955 – 972.
21. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А., в кн. Ю.С. Равкина Птицы лесной зоны Приобья. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 253 – 269.