

УДК 591.9:598.2/.9+591.526

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ ЛЕТА

© 2023 г. Е. Н. Бочкарёва^{1, 2, *}, О. Б. Митрофанов³

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

²Государственный природный заповедник “Тигирекский”
ул. Никитина, 111, Барнаул, 656049 Россия

³Государственный природный биосферный заповедник “Алтайский”
пер. Набережный, 1, а/я 91, Горно-Алтайск, 649000 Россия

*E-mail: benbirds@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2022 г.

После доработки 06.10.2022 г.

Принята к публикации 30.10.2022 г.

Проанализированы результаты маршрутных учетов птиц, усредненные за первую половину лета (16.05–15.07), на территории Восточного Алтая. Учеты проведены в 1996, 2000–2002, 2007, 2008 и 2013 гг. На основе кластерного анализа составлена иерархическая классификация населения птиц, выявлена структура и основные факторы среды, определяющие территориальную неоднородность орнитокомплексов. Показано, что их изменчивость в Восточно-Алтайской провинции и Алтайской физико-географической горной области в целом близка по своей структуре. Пространственно-типологическая структура населения птиц Восточного Алтая своей конфигурацией близка к полумесяцу.

DOI: 10.31857/S0044459622060045, EDN: RCDGLL

В последние десятилетия изучение пространственной неоднородности населения птиц получило широкое распространение. Так, население птиц большей части провинций Алтайской горной области описано достаточно полно (Цыбулин, 2009). Однако Восточный Алтай оставался неизученным до конца прошлого века. Исследования 1996–2013 гг., проведенные на территории Восточно-Алтайской физико-географической провинции, позволяют проанализировать собранные данные, а также провести ряд сопоставлений по различным провинциям Алтае-Саянской горной страны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В расчеты включены результаты маршрутных учетов птиц, проведенных на территории Восточного Алтая Алтайской горной области в пределах Алтайского заповедника и на прилегающих к нему участках долины р. Чулышман в первой половине лета (16.05–15.07) 1996, 2000–2002, 2007, 2008 и 2013 гг. Учеты проведены в светлое время суток. Как показали результаты анализа, подобное отхождение от стандартной методики учета не отразилось на общих представлениях о неоднородности населения птиц и факторах, их опре-

деляющих (Равкин, Ливанов, 2008). Суммарная протяженность маршрутов – около 1700 км, на них зарегистрировано 165 видов птиц. Всего проанализировано 160 вариантов населения. Анализ результатов учета выполнен с использованием пакета программ банка данных лаборатории зоомониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Названия птиц приведены по Е.А. Коблику и В.Ю. Архипову (2014). По исходным показателям обилия в особях на 1 км² рассчитана матрица коэффициентов сходства Жаккара (Jaccard, 1902) в модификации для количественных признаков (Наумов, 1964). Дальнейшая обработка основана на методах кластерного анализа и линейной качественной аппроксимации (Равкин, Ливанов, 2008). Для проверки правильности ориентации графа в факторном пространстве используется многомерное неметрическое шкалирование (Ефимов и др., 1978; Ефимов, Равкин, 1980).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Классификация населения птиц

В классификации для каждого таксона указаны первые пять лидирующих видов (по убыванию среднего обилия), их доля в населении (%) и ос-

новные суммарные показатели сообществ, соответственно, плотность населения (особей/км² или особей на 10 км береговой линии на водоемах и водотоках), биомасса (кг/км²), видовое и, через точку с запятой, фоновое богатство. Далее приведено соотношение преобладающих по числу особей типов фауны, представители которых составляют 10% и более от общего обилия птиц.

1. Тундровый тип населения (лидируют, %: горный конек *Anthus spinoletta* (L.) 21, варакушка *Luscinia svecica* (L.) 14, полярная овсянка *Schoeniclus pallasi* (Cab.) 13, бурая пеночка *Phylloscopus fus-catus* (Blyth) 9, белая куропатка *Lagopus lagopus* (L.) 5; 84 особи/км²; 7 кг/км²; всего встречено 58 видов; из них 15 фоновых; преобладают представители тибетского 34 и сибирского типов фауны 20, транспалеаркты 18, арктического 11 и китайского типов 10%).

Подтипы:

1.1 – каменисто-травянистых тундр (горный конек 41, гималайская завирушка *Prunella himalayana* (Blyth) 13, тундряная куропатка *Lagopus muta* (Mont.) 9, гималайский выюрок *Leucosticte nemoricola* (Hodgs.) 6, хрустан *Eudromias morinellus* (L.) 5; 74; 7; 36; 12; тибетского и арктического типов фауны 67 и 14);

1.2 – ерниковых тундр и тундростепей (варакушка и полярная овсянка по 18, бурая пеночка 14, горный конек 11, белая куропатка 8; 90; 7; 43; 11; сибирского типа фауны 28, транспалеарктов 23, тибетского, китайского и арктического типов 18, 15 и 10).

2. Лесной тип населения (пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* (Vieill.) и лесной конек *Anthus trivialis* (L.) по 10, пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus* (Blyth) 7, пухляк *Parus montanus* Bald. и азиатский черноголовый чекан *Saxicola maurus* (Pall.) по 6; 124; 7; 133; 30; европейского 33, сибирского 31 и китайского типов фауны 16, транспалеарктов 14).

Подтипы:

2.1 – среднегорных хвойных лесов и субальпийских незаболоченных редколесий (пеночка-теньковка 11, пеночка-зарничка 9, пухляк 8, лесной конек 7, зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* (Sund.) 5; 115; 6; 97; 27; сибирского 42, европейского 25 и китайского типов фауны 16, транспалеарктов 11);

2.2 – субальпийских заболоченных редколесий (лесной конек и бурая пеночка по 11, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* Pall. и пеночка-теньковка по 10, азиатский черноголовый чекан 9; 61; 3; 46; 16; сибирского 29, европейского 24 и китайского типов фауны 18, транспалеарктов 16, тибетского типа 12);

2.3 – низкогорных лиственных лесов и лесов с участием сосны (обыкновенная овсянка *Emberiza*

citrinella L. и лесной конек по 11, пеночка-теньковка 9, чечевица *Carpodacus erythrinus* (Pall.) 7, большая синица *Parus major* L. 6; 182; 15; 62; 29; европейского 59 и сибирского типов фауны 15, транспалеарктов 12, китайского типа 10);

2.4 – лесостепи (лесной конек 15, азиатский черноголовый чекан 13, чечевица 8, пеночка-теньковка 7, садовая овсянка *Emberiza hortulana* L. 6; 189; 13; 86; 34; европейского типа фауны 42, транспалеарктов 20, китайского и сибирского типов 18 и 12).

3. Степной тип населения (каменка-пleshанка *Oenanthe pleschanka* (Lepechin) 28, овсянка Годлевского *Emberiza godlewskii* Tacz. 14, бородачатая куропатка *Perdix dauurica* (Pall.) 12, горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochruros* (Gm.) 9, каменка *Oenanthe oenanthe* (L.) 5; 81; 9; 48; 16; монгольского, китайского и европейского типов фауны 56, 21 и 10).

4. Синантропный тип населения (маскированная трясогузка *Motacilla personata* Gould 16, большая синица 15, полевой воробей *Passer montanus* (L.) 14, горихвостка-чернушка 10, сизый голубь *Columba livia* Gm. 8; 123; 9; 25; 17; европейского типа фауны 33, транспалеарктов 19, монгольского типа 10).

5. Водно-околоводный тип населения (горбоносый турпан *Melanitta deglandi* (Bon.) 22, перевозчик *Actitis hypoleucos* (L.) 19, желтоголовая трясогузка 10, хохлатая чернеть *Aythya fuligula* (L.) 9, горная трясогузка *Motacilla cinerea* Tunst. 7; 75; 47; 40; 14; транспалеарктов 53, голарктов 22, сибирского типа фауны 11).

Подтипы:

5.1 – речной (первозчик 44, горная трясогузка 14, оляпка *Cinclus cinclus* (L.) 10, большой крохаль *Mergus merganser* L. и маскированная трясогузка по 7; 54; 13; 20; 10; транспалеарктов 81);

5.2 – озерный (горбоносый турпан 37, хохлатая чернеть 15, желтоголовая трясогузка 13, чернозобая гагара *Gavia arctica* (L.) 8, кряква *Anas platyrhynchos* L. 6; 2; 89; 35; 12; голарктов 38, транспалеарктов 34, сибирского и тибетского типов фауны 14 и 13).

В населении незастроенной суши, наиболее представительном как по количеству вариантов, так и по занимаемой площади, хорошо заметна высотно-пооясная дифференциация местообитаний. Лесной тип орнитокомплексов включает сообщества всех облесенных местообитаний независимо от плотности древостоя, т.е. включает редколесья, леса и лесостепь. Здесь же прослежено влияние заболоченности. Причем в заболоченных редколесьях суммарное обилие и видовое богатство ниже остальных подтипов этого типа. Влияние состава лесообразующих пород привело к выделению в отдельный подтип населения лиственных лесов, в том числе с участием сосны.

Отметим, что в лесостепи выше суммарное обилие, чем в остальных подтипах населения.

В целом на незастроенной суше уменьшение высоты местности по поясам приводит к увеличению среднего суммарного обилия и видового богатства до лесного типа, а точнее подтипа населения лесостепи. Далее общее обилие и видовое богатство уменьшаются в степном типе. Помимо высотной дифференциации, на незастроенной суше прослежено влияние облесенности. В водно-околоводном типе населения четко прослеживается связь с проточностью, что привело к разделению речного и озерного подтипов населения.

Итак, судя по классификации населения птиц, неоднородность орнитокомплексов в наибольшей степени обуславливают застроенность и обводненность, на незастроенной суше – высотная поясность, облесенность, состав лесообразующих пород и увлажнение. В водно-околоводных сообществах очевидна связь с проточностью. Представленной классификацией аппроксимируется 50% дисперсии коэффициентов сходства рассматриваемых сообществ (коэффициент корреляции – 0.71; табл. 1). Наиболее информативно по этому показателю деление на типы населения.

Пространственная структура и организация населения птиц

Граф пространственно-типологической структуры населения птиц построен на уровне подтипов, порог значимости сходства 6 единиц и представим в виде полумесяца (рис. 1). Такая конфигурация отражает дугообразное изменение отличий в основном ряду, что обусловлено сходством населения тундровых ландшафтов с лесостепными и степными, которое определяется широким распространением азиатского черноголового чекана и чечевицы. Отметим, что подобное сходство проявилось лишь на исходной матрице коэффициентов сходства. Неметрическое шкалирование на уровне подтипов и типов классификации этого не выявило, что связано, видимо, с усреднением данных.

Схема ориентирована по пяти трендам: высотной поясности, теплообеспеченности, облесенности, обводненности и застроенности. Влияние высотной поясности и связанной с ней теплообеспеченностью приводит к увеличению среднего суммарного обилия и видового богатства от тундр до низкогорных лесов и лесостепи. Уменьшение облесенности ландшафтов в ряду “низкогорные леса–лесостепь–степь” сопровождается увеличением в лесостепи и затем снижением в степи плотности населения и видового богатства. В водно-околоводных сообществах плотность населения и число встреченных видов в целом

Таблица 1. Информативность классификации населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета

Таксон	Учтенная дисперсия, %
Тип	43
Подтип	33
Всего	50

меньше, чем на суше. Здесь заметно влияние проточности.

Отдельный тренд, связанный с застроенностью, представлен орнитокомплексами малых поселков. Это отличие сопровождается уменьшением суммарного обилия и числа видов от естественных лесных к нарушенным местообитаниям суши. Информативность структурных представлений о населении птиц первой половины лета составляет 51% учтенной дисперсии (коэффициент корреляции – 0.71).

Таким образом, в результате классификации орнитокомплексов и анализа их пространственно-типологической структуры выявлен набор факторов среды, градиенты которых совпадают с основными направлениями пространственной изменчивости сообществ птиц. На следующем этапе исследования все выявленные факторы заданы для оценки силы и общности связи с неоднородностью орнитокомплексов, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Наиболее значимо пространственную неоднородность населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета определяет кормность (табл. 2). К следующей группе по значимости следует отнести развитие травяного покрова, закустаренность, состав лесообразующих пород и облесенность. Несколько меньше значение увлажнения. Влияние рельефа, обводненности, проточности и высотной поясности еще меньше. Корреляция с отличиями в абсолютной высоте местности, и тем более застроенности, невелика. Всего выявленными факторами и режимами по структуре и классификации учитывается 58% дисперсии (коэффициент корреляции – 0.76).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как и в большинстве провинций гор юга Сибири (Равкин, 1984; Цыбулин, 1999; Бочкарёва, Ливанов, 2013; Бочкарёва, 2021), граф пространственных изменений орнитокомплексов Восточного Алтая в первой половине лета представим в виде полумесяца. Подобное изменение определяется существованием общих видов в открытых местообитаниях нижних поясов и высокогорий.

Наборы факторов среды, определяющих пространственную неоднородность орнитокомплексов, во всех обследованных провинциях Алтай-

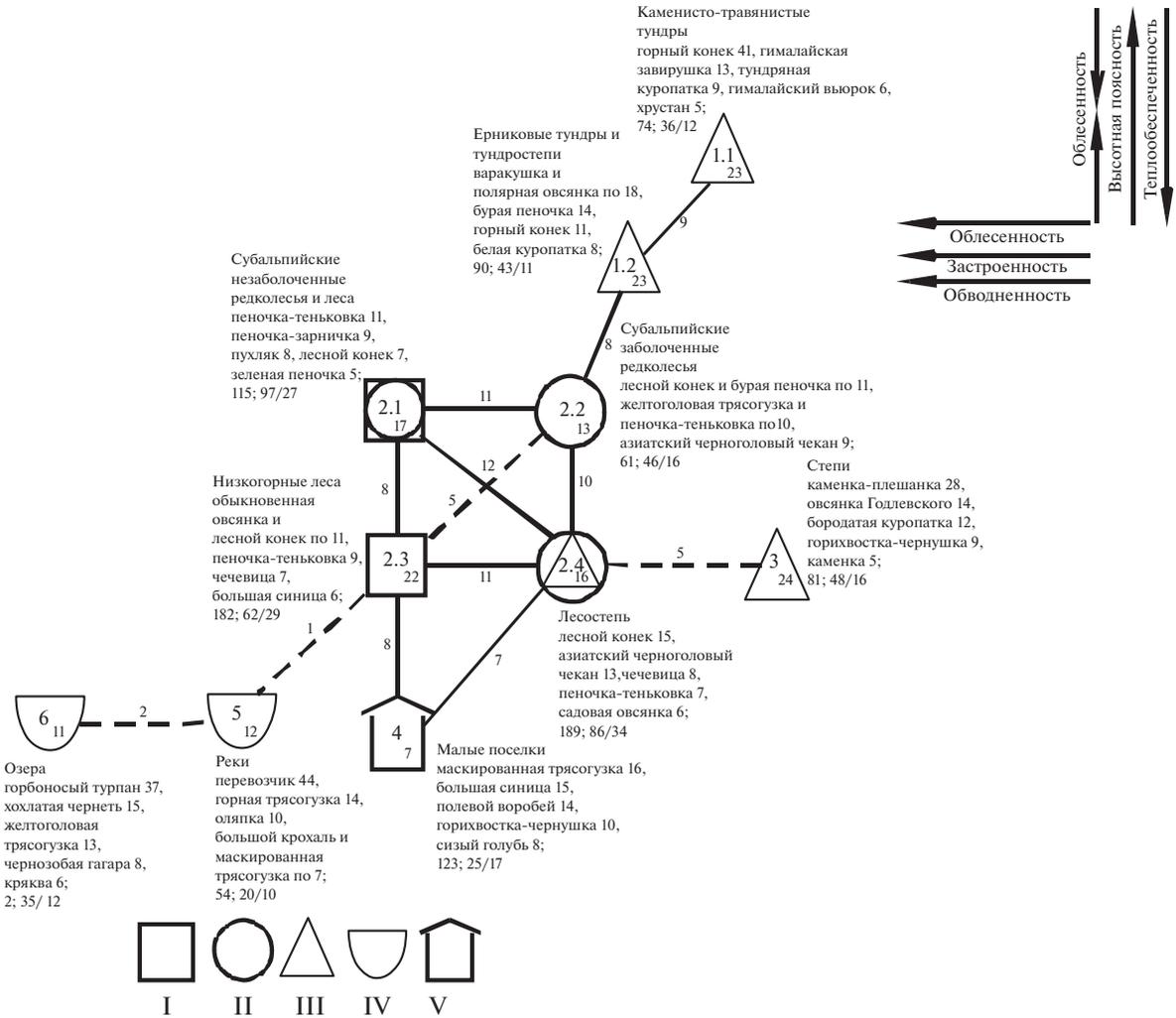


Рис. 1. Пространственная структура населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета. Население местообитаний: I – лесов нормальной полноты, II – мозаичных лесов, III – низкопродуктивных открытых, IV – водно-околоводных, V – поселков. Цифры внутри фигур соответствуют номерам подтипов или типов населения по классификации, а нижний индекс обозначает внутригрупповое сходство, цифры между ними – межгрупповое. Сплошной линией обозначено сходство выше принятого порога значимости, а при отсутствии таковой, прерывистой линией или точками – максимальное сходство ниже порога. Рядом с названием класса приведено пять лидирующих видов; плотность населения (особей/км² или на 10 км береговой линии на водоемах и водотоках) и число видов (встреченных; фоновых). Стрелками указаны направления основных структурообразующих градиентов среды.

ской горной области почти одинаковы (Равкин, 1973; Цыбулин, 1999; Торопов, Граждан, 2010; Бочкарёва, Ливанов, 2013; Бочкарёва, 2021). При этом в Восточном Алтае, по сравнению с Северо-Западным, отмечена меньшая значимость закусаренности. Одной из особенностей последней из названных провинций является большее распространение подпооя кустарниковых сообществ (Огуреева, 1980). В Восточном Алтае рельеф более значим, чем в Северо-Западном, в силу его большей расчлененности (Алтайский край..., 1978). В отличие от Центрального, в Восточном Алтае для неоднородности населения птиц более значимо развитие травяного покрова по причине значительных площадей низкотравных степей и

лесостепи, преимущественно в долине Чулышмана. По сравнению со всеми обследованными ранее провинциями и Алтаем в целом, в Восточной выявлено наименьшее значение застроенности, ввиду того, что ее большая часть расположена на охраняемой природной территории, и населенные пункты представлены несколькими домами. В пользу этого говорит и сходное низкое значение этого фактора для неоднородности орнитокомплексов Тигирекского заповедника (Бочкарёва, Ирисова, 2009). Итоговые оценки информативности представлений об организации населения большинства провинций Алтая близки. Классификация летнего населения птиц Восточного Алтая в целом близка к таковым Северо-,

Таблица 2. Оценка силы и общности связи среды и неоднородности населения птиц Восточного Алтая в первой половине лета

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Кормность	47
Развитие травяного покрова	43
Закустаренность	41
Состав лесообразующих пород	40
Облесенность	39
Увлажнение	32
Рельеф	23
Обводненность	21
Проточность	21
Высотная поясность	17
Абсолютная высота местности	9
Антропогенное влияние: застроенность	0.6
Все факторы	57
Режимы по структуре	51
Режимы по классификации	50
Все факторы и режимы	58 (коэффициент корреляции 0.76)

Северо-Западно- и Центрально-Алтайских провинций. При этом, в отличие от Северо-Западного Алтая, в Восточном выделен отдельно тундровый тип населения, а не объединен с субальпийскими редколесьями и лугами. В Северном и Центральном Алтае, так же как и в Восточном, население птиц субальпийских редколесно-луговых среднегорий входит в качестве подтипа в лесное население. Так же как в Центральном Алтае, в Восточном лесостепное население в качестве подтипа вошло в лесной тип населения. В лесном типе населения птиц Восточного Алтая прослежено влияние состава лесообразующих пород, так же как в Северо-Восточном, и абсолютных высот – как в Северо-Западном. В отличие от Северного и Северо-Западного Алтая, в Восточном в первую половину лета не выявлен лесо-лугово-степной тип населения по причине отсутствия таких сообществ.

Значительное сходство обнаруживают классификации населения птиц Восточного Алтая и Алтайской физико-географической области в целом (Цыбулин, 2004, 2009). Здесь также отдельно выделен тундровый тип (хотя и с лугами) и степной, а в лесной тип объединены редколесный и лесостепной подтипы. Помимо этого прослежено влияние состава лесообразующих пород. Система водно-околоводных сообществ также разделена на озерный и речной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как в отдельных провинциях, так и на Алтае в целом по классификации населения птиц прослежено преобладающее распространение лесного типа. Структура орнитокомплексов в Восточном Алтае не отличается конфигурацией, которая в горах юга Западной Сибири близка к полумесяцу. В остальном в большинстве провинций значительных изменений в структуре населения не выявлено, и отличия заключаются лишь в деталях.

Пространственно-типологическую неоднородность летнего населения птиц Северо-Западного Алтая в основном определяют одиннадцать факторов среды, среди которых наиболее значима кормность. К следующей группе по значимости следует отнести развитие травяного покрова, закустаренность, состав лесообразующих пород и облесенность. Менее значимы увлажнение, рельеф, обводненность, проточность и высотная поясность. Влияние абсолютных высот местности и застроенности невелико. Всего выявленными факторами и режимами по структуре и классификации в целом учитывается 58% дисперсии (коэффициент корреляции – 0.76).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи глубоко признательны И.Н. Богомоловой за помощь в проведении расчетов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, поддержаны Программой Фундаментальных научных исследований Государственной академии наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS-2021-0002.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии какого-либо конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтайский край: Атлас, 1978. М.: Барнаул. Т. 1. 222 с.
 Бочкарёва Е.Н., 2021. Птицы Северо-Западного Алтая: численность, распределение и пространственная дифференциация населения. Новосибирск: СО РАН. 289 с.
 Бочкарёва Е.Н., Ирисова Н.Л., 2009. Птицы Тигирекского заповедника // Тр. Тигирекского заповедника

- ка. Вып. 2. Барнаул: ФГБУ Государственный природный заповедник "Тигирекский". 209 с.
- Бочкарёва Е.Н., Ливанов С.Г., 2013. Птицы Центрального Алтая. Новосибирск: Наука. 544 с.
- Ефимов В.М., Равкин Ю.С., 1980. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. С. 59–63.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Дорощенко Ю.В., 1978. Алгоритм изображения статистической организации поведения животных // III Всесоюз. конф. по биологической и медицинской кибернетике. М.; Сухуми: Науч. совет по комплекс. пробл. "Кибернетика". С. 146–149.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю., 2014. Фауна птиц стран северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов. Зоологические исследования № 14. М.: Т-во науч. изд. КМК. 172 с.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.
- Огуреева Г.Н., 1980. Ботаническая география Алтая. М.: Наука. 190 с.
- Равкин Ю.С., 1973. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука. 375 с.
- Равкин Ю.С., 1984. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука. 264 с.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Торопов К.В., Граждан К.В., 2010. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр. 394 с.
- Цыбулин С.М., 1999. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 519 с.
- Цыбулин С.М., 2004. Картографические аспекты исследования территориальной изменчивости населения птиц Алтая // Сиб. экол. журн. № 4. С. 521–526.
- Цыбулин С.М., 2009. Птицы Алтая. Новосибирск: Наука. 234 с.
- Jaccard P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. V. 38. P. 69–130.

Spatial organization of the bird assemblages of the Eastern Altai in the first part of summer

E. N. Bochkareva^{a, b, *} and O. B. Mitrofanov^c

^a*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, RAS
Frunze st., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

^b*Tigirek State Natural Reserve
Nikitina st., 111, Barnaul, 656049 Russia*

^c*Altai State Nature Biosphere Reserve
Naberezhny Lane, 1, Gorno-Altai, 649000 Russia*

*e-mail: benbirds@mail.ru

The results of bird counts averaged over the first half of summer (May 16–July 15) in 1996, 2000–2002, 2007, 2008 and 2013 in the Eastern Altai are analyzed. The hierarchical classification of bird population has been compiled on the basis of cluster analysis. Its structure and the main environmental factors that determine the territorial heterogeneity of ornithocomplexes have been identified. It is shown that their variability in the East Altai and the Altai physiographic mountain region is generally similar in structure. The spatial-typological structure of the Eastern Altai bird population is close to a crescent in its configuration.