

Пространственно-типологическая организация населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая

С. М. ПОНОМАРЕВА¹, П. Ю. МАЛКОВ², В. В. ДУБАТОЛОВ³, С. Э. ЧЕРНЫШЕВ³, А. В. БАРКАЛОВ³,
А. А. ЛЕГАЛОВ³, С. В. ЧЕСНОКОВА³

¹Алтайский государственный природный заповедник
649000, Горно-Алтайск, просп. Коммунистический, 1

²Горно-Алтайский государственный университет
649000, Горно-Алтайск, ул. Ленкина, 1

³Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru

АННОТАЦИЯ

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

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 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 1998–1999 гг. В 1998 г. исследовали предгорно-низкогорную часть провинции, в 1999 г. – среднегорно-высокогорную. 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 неоднород-

ностью рельефа, разной степенью затенения, увлажнения и антропогенного воздействия. Укосы повторяли через каждые две недели. Собранных беспозвоночных по возможности 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 плед [14] построен структурный граф, отражающий основные изменения населения хортобионтов и определяющие эти изменения факторы среды. Однако при сопоставлении данных по обилию хортобионтов разных высотных поясов выяснилось, что в наиболее оптимальных пред- и низкогорных ландшафтах она значительно ниже, чем в средне- и высокогорных. Такое высотно-поясное распределение не соответствовало имеющимся представлениям и шло вразрез с полученными ранее материалами по другим таксономическим группам животных. Поэтому в 2005–2006 гг. проведены повторные учеты в наиболее типичных урочищах в разных высотных поясах. Таксономическая принадлежность беспозвоночных в этих сборах определена до уровня отряда, а данные о суммарном обилии впоследствии экстраполированы на семейства посредством переводных коэффициентов. Последние рассчитаны на основе новых сведений при сравнении их с прежними за 1998–1999 гг. По этим коэффициентам посчитаны условные показатели обилия в 2005–2006 гг. Затем рассчитано среднее по первоначальным показателям обилия и полученным 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 матриц связи [15]. При анализе суммарного обилия хортобионтов использовано понятие фоновых так-

сономических групп, выделенных по аналогии с фоновыми видами. Таковыми считали группы, обилие которых выше 1 особи на единицу пересчета [16]. Доминирующими, также по аналогии с доминирующими видами [17], названы таксономические группы, на долю которых приходится более 10 % от суммарного обилия. Лидирующими считали таксоны, составляющие первую пятерку при ранжировании по обилию.

Проведенные исследования еще 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 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 малое количество осадков. А в следующем 1999 г., когда были проведены укосы 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 данные для предгорно-низкогорной части), мы пришли после того, как результаты укосов 2005 г. в предгорно-низкогорной части дали сходные значения с первичными сведениями для этой территории. В 2006 г. укосы проведены одновременно в низко-, средне- и высокогорных ландшафтах. И снова обилие хортобионтов в низкогорной части оказалось близким к предыдущим значениям, а в средне- и высокогорье заметно ниже, чем в 1999 г. Поэтому все расчеты выполнены по условно средним значениям за 1998, 1999, 2005 и 2006 гг., при этом данные за последние два года рассчитаны по уровню обилия в эти годы, по долям таксономических групп 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, достигая здесь максимального уровня, а затем, при подъеме вверх, неуклонно снижается: при переходе к среднегорному лесному поясу – вдвое, а к подгольцовому – в 5 раз. Различие по обилию в подгольцовом и гольцовом поясах незначительно. Такой тип распределения, т. е. с максимальным обилием в одном из лесных подпоясов и уменьшением показателей 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 тип изменения обилия характерен и 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, т. е. 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 животных, чем для большинства позвоночных. Высотно-поясные изменения видового богатства всех анализируемых групп животных, кроме жужелиц, носят ромбовидный характер. Строго пирамидальный тип изменений видового богатства жужелиц связан с большей чувствительностью карабид к вышеуказанным факторам среды.

В лесостепном поясе в число лидеров наряду с мухами из семейства антомиид (*Diptera, Anthomyiidae*) и клопами-слепняками (*Hemiptera, Miridae*), вошли типичные представители открытых местообитаний – саранчовые (*Orthoptera, Acrididae*), однако их доля здесь сравнительно невелика (5%). В отличие от них антомииды 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

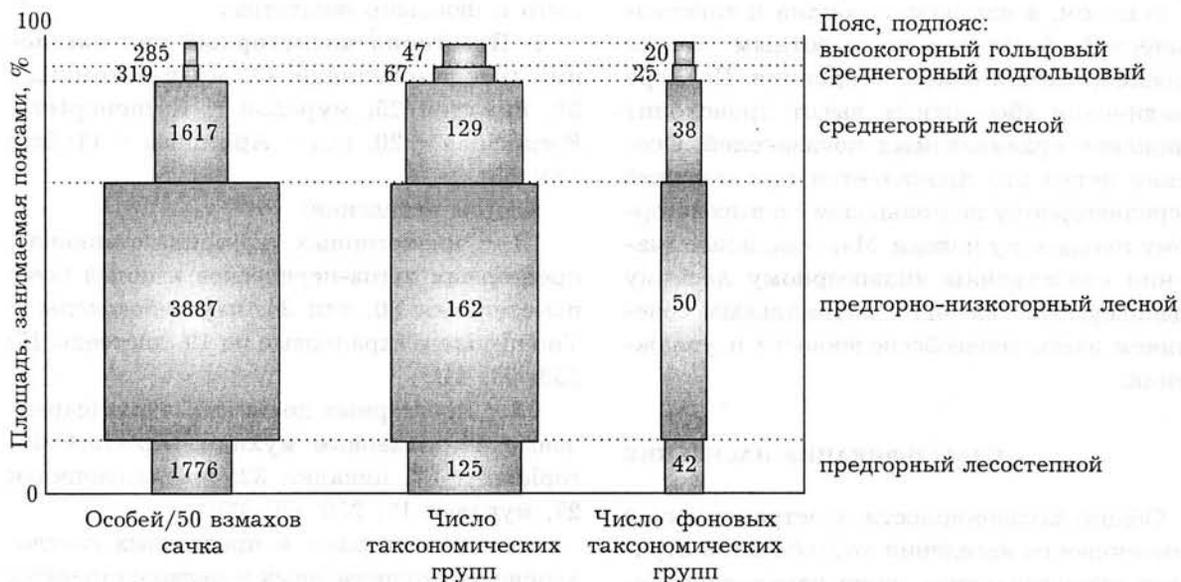


Рис. 1. Высотно-поясные изменения суммарного обилия и таксономического богатства населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая

до среднегорного лесного подпояса. Непременный лидер всех высотных поясов, кроме лесостепного, – цикадки (Homoptera, Cicadellidae). Их участие особенно велико в среднегорном лесном подпоясе и в высокогорном гольцовом поясе, где они абсолютно доминируют (31 и 38 %). Высокое увлажнение среднегорного лесного подпояса определяет лидирование гигрофильных цикадок-пенниц (Homoptera, Aphrophoridae). При подъеме в среднегорный подгольцовый пояс в числе лидеров наряду с цикадками появляются листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) 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 таксонов, к низкогорному лесному подпоясу их число увеличивается до 162, затем в среднегорном лесном подпоясе снова снижается (129). С подъемом в подгольцовье оно уменьшается вдвое (67). Наименьшее число таксономических групп характерно для высокогорного гольцового пояса (47).

Фоновое богатство по поясам в общих чертах изменяется так же, как суммарное обилие, но с меньшими перепадами 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 подпоясу, что связано с оптимальным сочетанием здесь теплообеспеченности и увлажнения.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Общие закономерности пространственной изменчивости населения хортобионтов отражает представленная ниже идеализированная классификационная схема. Она построена на основе групп сообществ, выделенных в результате автоматической классификации.

После первого разбиения получено 12 групп (классов) населения, 5 из которых составлены несколькими вариантами и 7 – единичными пробами. При идеализации в соответствии с принятым объяснением того или иного объединения вариантов населения сообщество среднегорных редколесий с ерниками по скалам, обособившееся в самостоятельный класс и имеющее сходство только с населением каменистых тундр и кедровой тайги, включено в единую с ним группу. Затем вариант населения березово-сосновых предгорных долинных лесов объединили с сообществами хортобионтов пред- и низкогорных светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, так как по результатам автоматического разбиения он имел равнозначные связи с этой группой и населением низкогорных хвойных лесов и более слабую связь с сообществом низкогорных болот. Кроме того, в самостоятельную группу выделен вариант населения низкогорных поселков, объединявшийся с сообществами низкогорных хвойных лесов. После всех произведенных изменений осталось 11 классов. В скобках после названия типа или класса населения приведена первая пятерка лидирующих по обилию таксономических групп с указанием их среднего обилия, а также суммарные показатели плотности населения, таксономического общего и фонового богатства.

1. Предгорно-низкогорный тип населения (клопы-слепняки 43, мухи-антомииды 35, цикадки 25, муравьи – Hymenoptera, Formicidae – 20, тли – Aphidinea – 11; 283; 174; 53).

Классы населения:

1.1 – низкогорных пойменных ивняков, предгорных лугов-перелесков и полей (клопы-слепняки 80, тли 34, пауки-бокоходы – Thomisidae и саранчовые по 19, листоеды 17; 332; 98; 41);

1.2 – предгорных долинных лугов (саранчовые 44, злаковые мухи – Diptera, Chloporidae – 37, цикадки 32, клопы-слепняки 27, муравьи 19; 250; 68; 33);

1.3 – низкогорных и предгорных светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов (муравьи 35, клопы-слепняки 29, цикадки 16, наездники и мухи-антомииды по 14; 262; 145; 47);

1.4 – низкогорных лесов: хвойных и с участием темнохвойных пород (мухи-антомииды 44, клопы-слепняки 20, цикадки 15, муравьи 14, двукрылые¹ 7; 170; 98; 29);

1.5 – низкогорных лугов-залежей (цикадки 209, клопы-слепняки 150, саранчовые 56, мухи-антомииды 36, двукрылые 17; 628; 63; 35);

1.6 – предгорных болот (клопы-слепняки 12, жуки-долгоносики – Coleoptera, Curculionidae – 11, саранчовые 9, пауки-волки – Lycosidae – 7, цикадки-пенницы – Homoptera, Aphrophoridae – 6; 115; 59; 26);

1.7 – низкогорных болот (цикадки-пенницы 55, пауки-охотники – Pisauridae – 39, пауки-скакунчики – Salticidae – 27, клопы-слепняки 19, муравьи 17; 288; 75; 31);

1.8 – предгорных поселков (мухи-антомииды 317, клопы-слепняки 76, злаковые мухи 16, земляные клопы – Hemiptera, Lygaeidae – 12, двукрылые 9; 526; 62; 27);

1.9 – низкогорных поселков (мухи-антомииды 89, клопы-слепняки 36, цикадки 29, двукрылые и саранчовые по 11; 258; 69; 25).

2. Среднегорный тип населения (среднегорий, кроме редколесий по скалам и кедровой тайги, с проникновением в высокогорья по ерниковым тундрам; цикадки 89, клопы-слепняки 24, листоеды и двукрылые по 17, цикадки-пенницы 13; 284; 130; 36)

3. Высокогорный тип населения (каменистых тундр с проникновением в среднегорные редколесья по скалам и в кедровую тайгу; цикадки 13, двукрылые 8, листоеды 7, наездники 6, божьи коровки – Coleoptera, Coccinellidae – 5; 79; 61; 16).

Типы населения отражают связь неоднородности сообществ 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 видно, что около 2/3 провинции занимает сложно дифференцированный предгорно-низкогорный тип населения, остальную часть площади делят между собой средне- и высокогорные типы (рис. 2). При этом границы рас-

пространения типов совпадают с делением провинции на предгорно-низкогорную и среднегорно-таежную части, в чем проявляется сходство с пространственным делением Северо-Восточного Алтая по населению муравьев [20]. Последнее обусловлено влиянием разницы в теплообеспеченности местообитаний, более значимой для этих групп животных, чем для позвоночных. Деление предгорно-низкогорного типа на классы населения у хортобионтов в какой-то мере отражает ландшафтную структуру этой части провинции. Однородность населения в среднегорно-таежной части региона связана с низкой теплообеспеченностью, которая определяется абсолютными высотами местности и затенением кронами темнохвойных пород.

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, позволившим 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 связей 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 изменениями теплообеспеченности и увлажнения местообитаний, определяемыми абсолютными высотами местности. Остальные классы демонстрируют отклонения от основного тренда вследствие изменения состава лесообразующих пород, заболоченности и антропогенного воздействия в виде застроенности, залежности и многократного сенокосения. В трехмерном

¹Представители отряда двукрылых, не определенные до семейства.

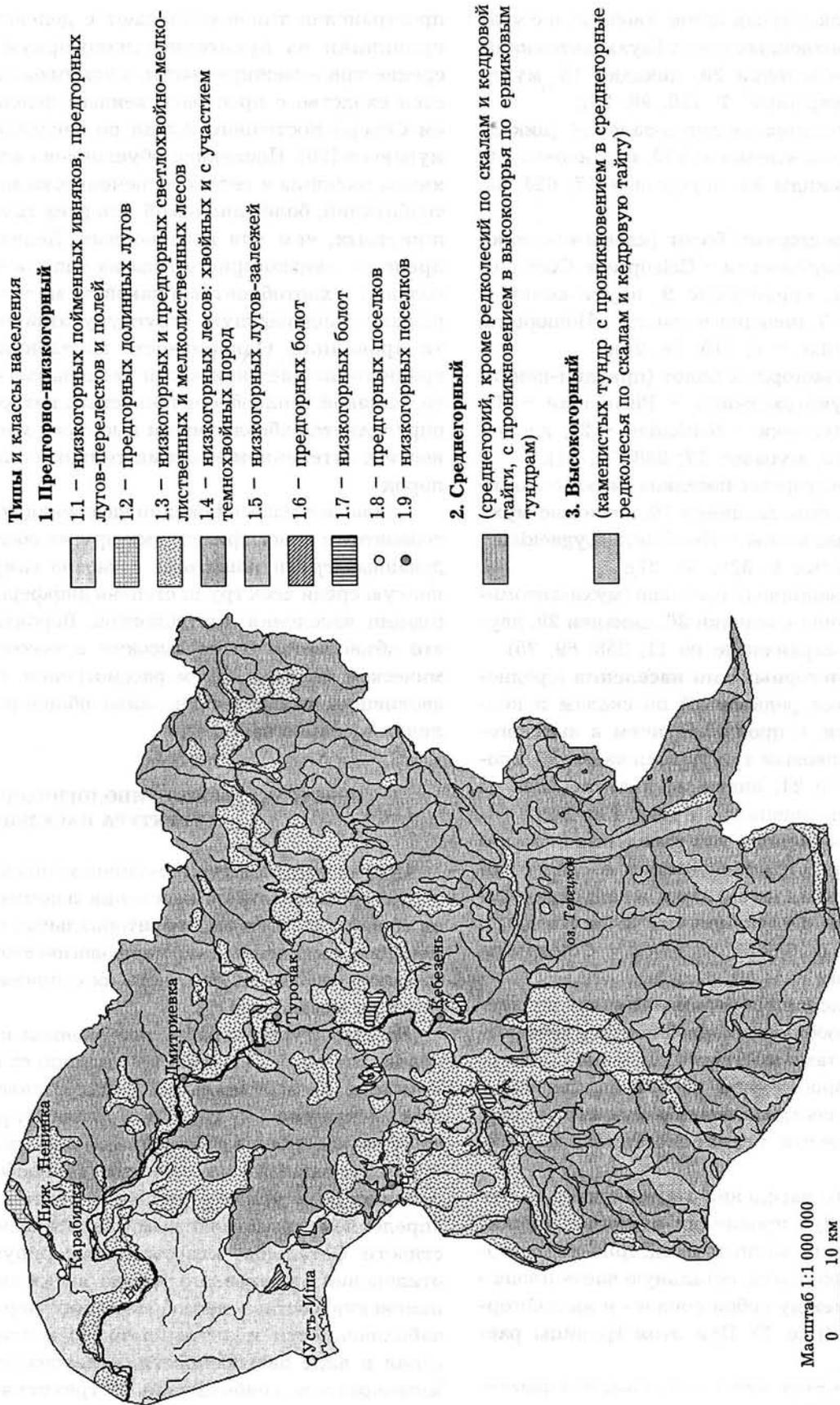


Рис. 2. Население безпозвоночных травяного покрова

△ а ○ б □ в

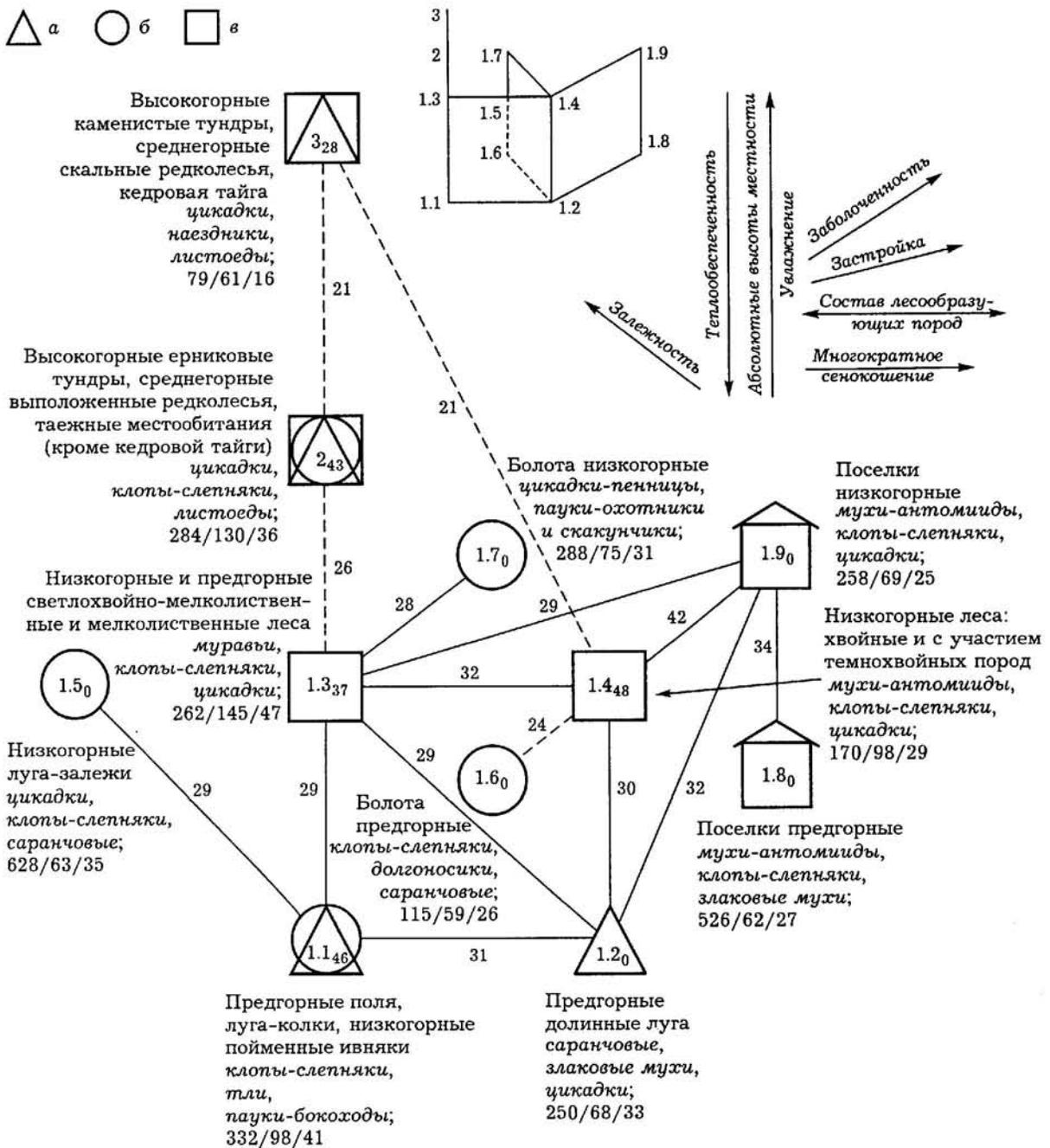


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая (по данным за 1998, 1999, 2005 и 2006 гг.).

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 обозначено внутригрупповое сходство. Значки, соединенные сплошной линией, имеют сверхпороговое сходство, 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 таксона с наибольшим обилием, суммарное обилие (особей / 50 взмахов сачка), число отмеченных и фоновых таксонов

факторном пространстве тренды расположены в трех пересекающихся плоскостях. Основной тренд и отклонения от него, выделившиеся в результате воздействия залежности, состава лесообразующих пород и сенокосения, отражены на плоскости, перпендикулярной взору читателя, а в пересекающих ее 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, свойственны монокультурность и относительная биотопическая однородность, что стало причиной сравнительно невысокого таксономического богатства.

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 наибольшее 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 обеспечивают хорошую прогреваемость приземного яруса. Таксономическое разнообразие здесь несколько снижено, но вследствие перечислен-

ных причин остается на довольно 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 сообщество 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 обусловило 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-антомииды, 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 – цикадок и клопов-слепняков.

К обеднению сообществ хортобионтов болот (классы 1.6 и 1.7) привело влияние заболоченности, сказавшееся на их таксономическом разнообразии. Сочетание заболоченности с облесенностью обусловило различие в облике населения 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 (клопов-слепняков, долгоносиков, саранчовых) 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 (цикадки-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-антомиид. В низкогорных поселках при сход-

ном 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 1998–1999 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 различия данных, собранных в разные годы. Так, структурный граф, полученный на основе первоначальных данных (рис. 4), иллюстрировал три основных тренда, обусловленных изменением абсолютных высот, сопряженной с ними теплообеспеченности и влиянием заболоченности и застроенности. Сообщества средне- 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 – отклонениями от него. Отличия вариантов, связанные с влиянием состава лесообразующих пород, залежности и сенокосения значимы только по объединенным данным, а низкогорных лесов по берегам Телецкого озера – только по первым годам наблюдений.

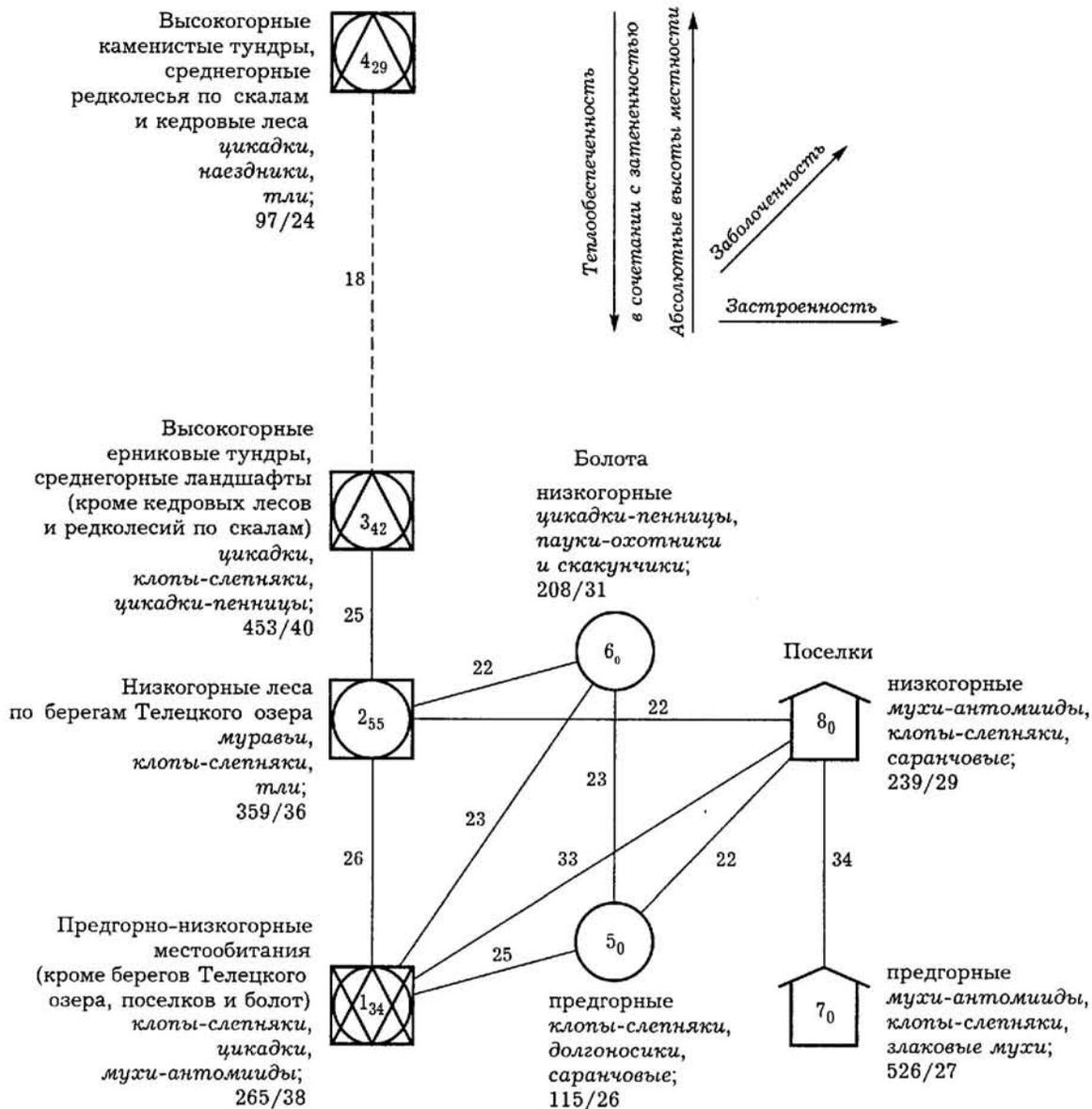


Рис. 4. Пространственно-типологическая структура населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая (по данным за 1998–1999 гг.).

Обозначения населения хортобионтов те же, что и на рис. 2

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 ее определяют [21]. Проведенные расчеты показали, что наибольшее влияние на дифференциацию населе-

ния хортобионтов оказывают абсолютные высоты и состав лесообразующих пород (соответственно 29 и 21 % учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства сообществ). Значительно уступает 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 лесобразующих пород [19]. Из специфичных черт организации можно отметить влияние залежности на неоднородность населения хортобионтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы.

1. Высотно-поясные изменения суммарного обилия, таксономического и фонового богатства хортобионтов носят ромбовидный характер, т. е. 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 лесобразующих 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.

Выполненные исследования поддержаны по междисциплинарному интеграционному гранту СО РАН № 56 и по ведомственной целевой программе “Высшая школа 2006–2008 гг.” (РНП.2.11.5218).

Материалы, послужившие основой для написания статьи, собраны при участии У. Ю. Веряскиной, О. П. Возничук и К. В. Торопова, определение пауков выполнено Д. В. Логуновым и Г. Н. Азаркиной. Последующая статистическая обработка материалов осуществлена с помощью Л. В. Писаревской и И. Н. Богомоловой по программам банка данных ИСиЭЖ СО РАН. В интерпретации результатов обработки непосредственное участие принял Ю. С. Равкин. Всем названным лицам авторы глубоко признательны.

ЛИТЕРАТУРА

1. П. П. Второв, Н. Н. Дроздов, Биogeография материков, М., Просвещение, 1974.
2. Ю. С. Равкин, VII Всесоюз. зоогеогр. конф., М., Наука, 1989, 264–267.
3. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
4. И. В. Лукьянова, Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 255–273.
5. К. В. Граждан, К. В. Торопов, У. Ю. Веряскина, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1999, 43–50.
6. Ю. В. Дроздова, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 21–30.
7. В. Ф. Сапегина, Там же, 38–46.
8. П. Ю. Малков, 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. С. В. Чеснокова, Л. В. Омельченко, Сиб. экол. журн., 2004, 11: 4, 481–492.
10. С. Б. Иванов, Пространственно-временная организация населения жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 2007.
11. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38: 69, 130.
12. Р. Л. Наумов, Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1964.
13. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
14. В. П. Терентьев, *Вестник ЛГУ*, 1959, 9, 137–141.
15. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
16. А. П. Кузякин, *Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской*, М., 1962, 109: 1.
17. В. Н. Беклемишев, Биoценологические основы сравнительной паразитологии, М., Наука, 1952.
18. М. К. Метелева, Энтомологические исследования в Северной Азии. Мат-лы VII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока (в рамках Сиб.

- зоол. конф.). 20–24 сентября 2006 г., Новосибирск, 2006, 363–365.
19. Ю. С. Равкин, С. В. Чеснокова, В. А. Юдкин и др., Северо-Восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас), Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2008.
20. Ю. С. Равкин, С. В. Чеснокова, В. А. Юдкин и др., Сиб. экол. журн., 2005, 12: 6, 955–972.
21. Ю. С. Равкин, В. Л. Куперштох, В. А. Трофимов, в кн. Ю. С. Равкина, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978, 253–269.

Spatial and Typological Arrangement of the Population of Invertebrates in the Grass Cover of the North-Eastern Altay

S. M. PONOMAREVA, P. Yu. MALKOV, V. V. DUBATOLOV, S. E. CHERNYSHEV,
A. V. BARKALOV, A. A. LEGALOV, S. V. CHESNOKOVA

The major spatial changes in the communities of invertebrates in the grass cover of the North-Eastern Altay and the factors determining these changes are revealed on the basis of multi-year accounts. The strength and general character of the connection between non-homogeneity of population and environment are estimated.