

## Сравнительная характеристика распределения и пространственной неоднородности населения муравьев и млекопитающих Северо-Восточного Алтая (картографический анализ)

Ю. С. РАВКИН<sup>1</sup>, С. В. ЧЕСНОКОВА<sup>1</sup>, В. А. ЮДКИН<sup>1</sup>, Л. В. ОМЕЛЬЧЕНКО<sup>2</sup>, И. Н. БОГОМОЛОВА<sup>1</sup>,  
Ю. Ф. МАРИН<sup>3</sup>, Ю. П. МАЛКОВ<sup>4</sup>, К. В. ТОРОПОВ<sup>4</sup>, Е. А. ГОРБУНОВА<sup>5</sup>

*Институт систематики и экологии животных СО РАН*

<sup>2</sup>*Новосибирский государственный университет*

<sup>3</sup>*Висимский заповедник*

<sup>4</sup>*Горно-Алтайский государственный университет*

<sup>5</sup>*Алтайский заповедник*

### АННОТАЦИЯ

С помощью кластерного анализа и построения графов по результатам учетов гнезд муравьев и энергии существования млекопитающих составлены классификации их сообществ и видов по сходству распределения. На основе классификаций создано восемь карт, по выделам которых приведены характеристики населения проанализированных групп животных. Прослежены изменения плотности и видового богатства населения по высотным поясам. Определены сила и общность связи неоднородности облика сообществ и факторов среды. Выявлены сходство и различия в распределении и экологических требованиях исследованных групп животных к среде обитания.

Изучению закономерностей территориальной изменчивости животного населения Алтая в целом и его Северо-Восточной провинции в частности посвящен целый ряд публикаций [1-11 и др.], но картографированию пространственной неоднородности сообществ уделено значительно меньше внимания [12, 13]. Статьей, предлагаемой вниманию читателей, мы начинаем цикл сообщений, посвященных структуре и организации населения различных групп животных Северо-Восточного Алтая, как беспозвоночных, так и позвоночных. Цель этих работ состоит в сравнении территориальной изменчивости разных таксонов, выявлении ее специфики и сход-

ства. Выбор именно муравьев и млекопитающих произволен. Единственным требованием было их существенное различие в систематическом и экологическом плане для того, чтобы четче проявились общие и специфические черты пространственной структуры их населения.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В Северо-Восточный Алтай мы традиционно включаем прилежащий к нему Нижнебайский район Северо-Предалтайской провинции [12, 14], что позволяет продлить раз-

рез от высокогорий через средне- и низкогорья до предгорных равнин.

Материалы и методы изучения населения муравьев опубликованы ранее [9]. Обилие мелких млекопитающих оценено по результатам отлова в канавки, заборчики и давилки. Объем материала по этой группе в сумме составляет 17 325 цилиндро/суток (ц/с) и 22 500 давилко/суток (д/с). Использованы данные, собранные весной, в течение лета и в сентябре за 1959, 1961-1963, 1965, 1971, 1973-1981, 1987-1990, 1992-1995, 2000 и 2001 гг. При этом результаты отлова весной и в первой половине лета увеличены по канавкам в 3,5, а в сентябре - в 1,4 раза. Эти поправочные коэффициенты рассчитаны как среднее превышение показателей обилия в целом по канавкам и давилкам в указанное время по сравнению с уловами во второй половине лета. Таким образом, все данные приведены примерно к уровню обилия во второй половине лета (16 июля - 31 августа). Из учетов давилками использованы сведения только по грызунам, а по канавкам и заборчикам - как по грызунам, так и по насекомоядным. Для перевода относительных данных, полученных с помощью давилки, в абсолютные в пересчете на 1 км<sup>2</sup> показатели обилия на 100 д/с умножены на 400 [15, 16]. При среднем уровне обилия уловы цилиндрами, установленными в канавки или около заборчиков, дают в пересчете на 100 ц/с в среднем меньшие показатели, чем на 1 км<sup>2</sup> по грызунам, в 145 и в 115 раз - по насекомоядным. Эти коэффициенты распространены на все остальные уровни обилия. Данные по обилию алтайской пищухи, азиатского бурндука и частично крупных и мелких млекопитающих заимствованы из публикаций [5, 17-19].

## РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Особенности распределения*

Различия в распределении и преференции муравьев и млекопитающих существенны. Необходимо оговорить, что используемый нами термин "предпочитающие" следует понимать как "имеющие максимальное перекрытие в местообитаниях с наибольшей

численностью". Для видов-доминантов такие зоны соответствуют предпочитаемым местообитаниям, для остальных - предпочитаемым из числа доступных.

Классификация видов муравьев по сходству распределения выглядит следующим образом.

### **1. Предгорно-низкогорный тип преференции (*Lasius flavus*).**

Виды, предпочитающие:

**1.1** - открытые и мозаичные местообитания предгорий и низкогорий (*Myrmica slovacca*, *L. mixtus*),

особенно:

**1.1.1** - предгорные луга-перелески (*Formica pratensis*, *F. cunicularia*, *F. subpilosa*, *L. alienus*),

**1.1.2** - предгорные долинные луга-ивняки (*M. scabrinodis*, *M. gallienii*),

**1.1.3** - низкогорные пойменные луга-ивняки (*Dolichoderus quadripunctatus*, *F. cinerea*),

**1.1.4** - низкогорные луга-залежи (*Tetramorium caespitum*, *L. niger*),

**1.2** - предгорно-низкогорные леса, особенно:

**1.2.1** - прителецкие листовеннично-березовые и долинные сосново-березовые парковые (*M. schencki*, *M. lonae*, *M. taediosa*, *F. pisarskii*, *Camponotus saxatilis*, *L. umbratus*),

**1.2.2** - березово-осиновые по обширным гарям (*M. rubra*, *F. exsecta*),

**1.2.3** - нормальной полноты с участием сосны и березово-осиновые на их месте, кроме пихтово-сосново-березовых (*M. lobicornis*, *Leptothorax muscorum*, *F. fusca*, *F. truncorum*, *F. rufa*, *F. polystena*, *L. platythorax*, *L. fuliginosus*),

**1.2.4** - пихтово-сосново-березовые (*F. aquilonia*, *F. rufomaculata*),

**1.3** - предгорные и низкогорные низинные болота (*F. Candida*, *F. uralensis*, *F. forsslundi*).

### **2. Среднегорный тип преференции.**

Виды, предпочитающие:

**2.1** — среднегорные вырубки (*M. ruginodis*, *Lept. acervorum*, *Harpagoxenus sublaevis*, *F. sanquinea*, *C. herculeanus*),

**2.2** — среднегорные березово-осиновые леса (*F. lemani*, *F. lugubris*).

### **3. Среднегорно-высокогорный тип преференции.**

Виды, предпочитающие:

3.1 - каменистые тундры и подгольцовые выположенные редколесья (*M. sulcinodis*, *M. sp.*, *F. gagatoides*, *F. kozlovi*).

Классификация млекопитающих Северо-Восточного Алтая по сходству распределения в виде типов преференции приведена ниже.

**1. Предгорный лесостепной** (северный кожанок, тундряная бурозубка, мышь-малютка).

**2. Предгорный полевой** (водяная полевка).

**3. Предгорный долинно-луговой** (заяц-русак, узкочерепанная полевка, солонгой).

**4. Предгорный приречный** (обыкновенный бобр, речная выдра).

**5. Предгорно-низкогорный лесостепной** (обыкновенная полевка).

**6. Предгорно-низкогорный лесной** (сибирский крот, плоскочерепная и крошечная бурозубки, сибирская белозубка, обыкновенная кутора, полевая мышь, рыжая полевка).

**7. Низкогорно-среднегорный таежный** (с проникновением в предгорья по долинным местообитаниям и болотам).

Виды, предпочитающие леса и вырубки темнохвойно-таежного среднегорья (средняя бурозубка, ночницы Иконникова и длиннохвостая, бурый ушан, рыжая вечерница, большой трубконос, обыкновенная белка, соболь, россомаха, колонок, сибирская кабарга, благородный олень, сибирская косуля, лось, северный олень),

кроме того:

7.1 - среднегорные подгольцовые редколесья (лесной лемминг);

7.2 - среднегорные подгольцовые редколесья и низкогорную черневу тайгу (азиатский бурундук, красно-серая и красная полевки);

7.3 - низкогорные леса (обыкновенная и равнозубая бурозубки, лесная мышовка, полевка-экономка, барсук);

7.4 - долинные местообитания (белобрюхий еж, ночницы - усатая, Брандта, прудовая и водяная, заяц-беляк, летяга, серый сурок, обыкновенная лисица, бурый медведь, рысь);

7.5 - мозаичные низкогорные местообитания (темная полевка, ласка, американская норка, кабан);

7.6 - леса с участием мелколиственных пород (восточно-азиатская мышь);

7.7 - низинные болота и прилежащие к ним местообитания (малая бурозубка).

**8. Среднегорный подгольцово-редколесный** (алтайская пищуха, волк, сибирский горный козел).

**9. Высокогорный тундровый** (снежный барс, большеухая полевка).

**10. Синантропный** (домовая мышь, серая крыса).

К группе с неясным распространением отнесены степная пеструшка и малая лесная мышь. Единственная особь степной пеструшки поймана в низкогорных пойменных лугах. В предгорной лесостепи она не встречена. Малая лесная мышь в наибольшем количестве отмечена в лесах по берегам Телецкого озера и в пологово-склоновых подгольцовых редколесьях.

Как видно из классификаций, предпочитаемые местообитания у муравьев и млекопитающих существенно различаются. Во-первых, по муравьям выделено всего три типа преференции, а по млекопитающим - десять. При этом один предгорно-низкогорный тип преференции по муравьям занимает территорию шести типов по млекопитающим. В целом, подтипы преференции по муравьям и млекопитающим близки, но ни один из видов муравьев в Северо-Восточном Алтае не предпочитает поля, в то время как один из зверьков (водяная крыса) имеет в них максимальное обилие. То же можно сказать и про поселки Северо-Восточного Алтая. В них не обнаружены муравьи, их предпочитающие, в то время как среди млекопитающих имеется два синантропа (серая крыса и домовая мышь). В таежном среднегорье муравьи предпочитают только вырубку и мелколиственные леса. Млекопитающие, отнесенные к таежному типу, предпочитают, наоборот, леса этого ландшафта и, кроме того, среднегорные редколесья, отдельные низкогорные леса или болота.

Таким образом, муравьи предпочитают в основном предгорно-низкогорные лесолуговые местообитания и, как правило, проникают лишь в таежное среднегорье, а звери в большей степени предпочитают низкогорно-среднегорную часть провинции и меньше -

предгорно-низкогорную. Скорее всего, это связано с различием в заселенности этой провинции людьми. Вторичная мозаичность лесов, дороги, вырубки здесь в целом положительно сказываются на численности муравьев, и только распашка и застроенность - отрицательно. Крупные млекопитающие, наоборот, из-за беспокойства в значительной степени избегают предгорно-низкогорные ландшафты и предпочитают среднегорно-высокогорные местообитания, а мелкие млекопитающие, кроме того, и ряд низкогорных местообитаний. Предпочтение подгольцово-гольцовой части Северо-Восточного Алтая по муравьям отражено одним типом преференции, по млекопитающим - двумя.

Если судить по картам преференции, то муравьи предпочитают лишь отдельные местообитания предгорно-низкогорной части, вырубки и березово-осиновые леса среднегорья, а также гольцово-подгольцовые тундры и редколесья (рис. 1). Видов, предпочитающих леса с участием темнохвойных пород, среди муравьев нет. Все местообитания провинции предпочитают теми или иными видами млекопитающих (рис. 2).

#### **Поясные изменения плотности и видового богатства**

Плотность населения муравьев максимальна в предгорном лесостепном поясе и уменьшается с подъемом в горы (рис. 3). При этом различия в значениях по предгорьям и лесному подпоюсу незначительны. Суммарное обилие млекопитающих сначала возрастает в предгорно-низкогорном лесном подпоюсе по сравнению с лесостепными предгорьями, а затем с увеличением абсолютных высот монотонно уменьшается, хотя различия в суммарном обилии в пределах лесного пояса очень малы (рис. 4).

Высотно-поясные изменения видового богатства обеих групп животных сходны. Максимальное количество видов отмечено в лесном подпоюсе и неуклонно убывает вверх и вниз от него. Следует отметить, что у млекопитающих различия в значениях по лесостепному и лесному поясам невелики, в то время как у муравьев они проявляются сильнее. Видимо, это связано с мозаичностью лес-

ного подпоюса, что более значимо для муравьев, чем для зверей.

#### **Пространственные отличия облика населения**

Классификация населения муравьев Северо-Восточного Алтая по сходству облика сообществ состоит из четырех типов, а млекопитающих - из одного, лесного, типа. При этом дальнейшее деление носит частный характер и, видимо, соответствует делению на классы. Сходство разделения на классы как по муравьям, так и по млекопитающим сравнительно велико, хотя имеются и специфические отличия. Так, население муравьев кедровой тайги обеднено из-за совокупного влияния затененности и высотно-поясной теплообеспеченности и выделяется в отдельный подкласс. В то же время звери меньше реагируют на эти отличия, но на изменчивости облика их сообществ четче прослеживается влияние скальности в среднегорных редколесьях, урожая семян кедра и запаса их в почве в таежном среднегорье, а также мезоклимата в южной части Телецкого озера и сенокосения в предгорьях.

Классификация населения муравьев (по числу гнезд) имеет следующий вид.

**1. Низкогорно-предгорный селитебно-аграрный тип населения** (лидируют по числу гнезд, %: *Lasius niger* 43, *Myrmica scabrinodis* 25, *M. rubra* 18, *L. flavus* 5, *Formica Candida* 3; плотность населения - 4 гнезда / 25 м<sup>2</sup>; всего встречено 17 видов / в том числе фоновых 3)<sup>1</sup>.

*Классы населения:*

1.1 — пастбищно-селитебный (лугов-выпасов, залежей, поселков и предгорных, частично осушенных болот; *L. niger* 42, *M. scabrinodis* 26, *M. rubra* 18, *L. flavus* 5, *F. Candida* 3; 8;14/3),

1.2 - полевой (*L. niger* 100; 0,4; 1).

**2. Предгорно-низкогорный лугово-лесной тип населения** (*M. rubra* 49, *L. platythorax* 17, *M. ruginodis* 13, *F. fusca* и *M. scabrinodis* по 4; 6; 36/3).

2.1. Лугово-лесной класс населения (*M. rubra* 50, *L. platythorax* 17, *M. ruginodis* 13, *F. fusca* и *M. scabrinodis* 4 и 3; 9; 33/3).

<sup>1</sup>-Далее эти показатели приведены без наименова-



Рис. 3. Изменение плотности и видового богатства населения муравьев Северо-Восточного Алтая по поясам.

**Подклассы населения:**

2.1.1 - предгорных лугов, перелесков и низкогорных пойменных лугов, чередующихся с ивняками (*M. rubra* 52, *M. scabrinodis* 8, *L. platythorax* 7, *L. alienus* 6, *L. flavus* 6; 10; 18/1),

2.1.2 - предгорных и по низкогорным гарям березово-осиновых лесов, а также низкогорных болот (*M. rubra* 73, *L. platythorax* 11, *M. ruginodis* 6, *F. lemani* 4, *F. fusca* 2; 13; 12/2),

2.1.3 - низкогорных сосновых лесов и их производных (кроме парковых и с участием пихты), а также мелколиственных лесов на месте старых вырубок по черневой тайге (*L. platythorax* 29, *M. rubra* 25, *M. ruginodis* 23, *F. fusca* 8, *M. scabrinodis* 4; 10; 20/3),

2.1.4 - низкогорных сосново-березовых парковых лесов (*M. rubra* 42, *L. platythorax* 22, *L. niger* 16, *L. umbratus* 5, *F. fusca* 4; 6; 9/2),

2.1.5 - низкогорной черневой тайги (*M. rubra* 66, *M. ruginodis* 29, *F. polystena* 4, *F. rufa* 1; 5; 4/2).

2.2. Класс населения низкогорных пихтово-сосново-березовых лесов (*M. ruginodis* 40,

*F. aquilonia* 23, *M. scabrinodis* 20, *M. rubra* 10, *L. flavus* 3; 3; 10/1).

3. Низкогорно-среднегорный таежный тип населения (*M. ruginodis* 64, *Lept. acervorum* 8, *M. lonae* 6, *F. lemani* и *F. fusca* по 4; 5; 22/1).

3.1. Класс населения низкогорных лиственно-березовых прителецких лесов и лесов таежного среднегорья, кроме кедровых (*M. ruginodis* 64, *Lept. acervorum* 8, *M. lonae* 6, *F. lemani* 4, *F. fusca* 4; 10; 22 / 1).

**Подклассы населения:**

3.1.1 — низкогорных прителецких лиственно-березовых лесов (*M. lonae* 33, *M. ruginodis* 32, *F. fusca* 10, *Camp. saxatilis* 5, *M. scabrinodis* 5; 11; 15/3),

3.1.2 - среднегорных осиново-березовых лесов и вырубок (*M. ruginodis* 71, *Lept. acervorum* 10, *F. lemani* 6, *L. platythorax* 6, *Camp. herculeanus* 3; 16; 11/2).

3.1.3 - среднегорных темнохвойных и мелколиственно-темнохвойных лесов, кроме кедровых (*M. ruginodis* 74, *M. rubra* 9, *Lept.*

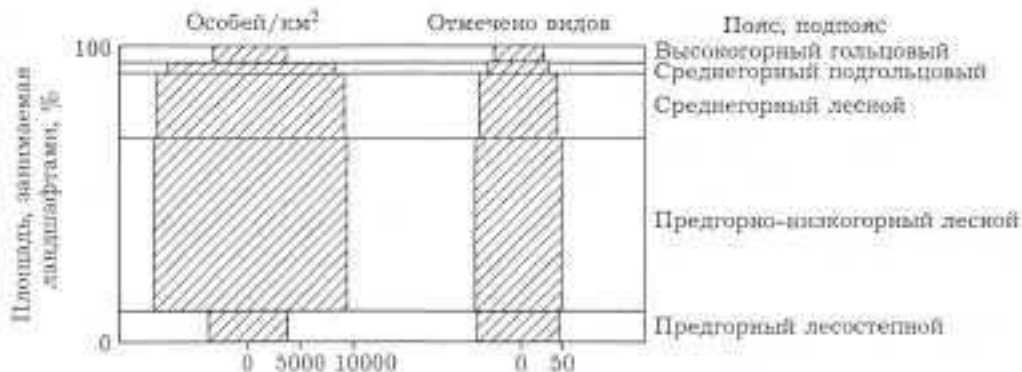


Рис. 4. Изменение плотности и видового богатства населения мелких муравьев Северо-Восточного Алтая по поясам.

*acervorum* 8, *F. lemani* 3, *Camp. herculeanus* 2; 5; 10/1),

3.2. **Класс населения** кедровых лесов (*M. ruginodis* 50, *F. gagatoides* 25, *Lept. acervorum* 25; 0,4; 3).

**4. Среднегорно-высокогорный гольцово-подгольцовый тип населения** (*F. gagatoides* 47, *Lept. acervorum* 30, *M. ruginodis* 9, *M. sulcinodis* и *F. kozlovi* по 4; 4; 9/1).

*Классы населения:*

4.1 - редколесно-каменистотундровый (*F. gagatoides* 47, *Lept. acervorum* 30, *M. ruginodis* 9, *M. sulcinodis* и *F. kozlovi* по 4; 4; 9/2),

4.2 - ерниково-тундровый (гнезд муравьев не встречено).

Полная классификация населения млекопитающих Северо-Восточного Алтая, составленная по энергии их существования, приведена ниже.

**1. Предгорный полевой класс населения** (предгорных полей; лидируют, %: обыкновенная бурозубка 26, полевая мышь и обыкновенная полевка по 17; малая бурозубка 13, рыжая полевка 7; плотность населения 1753 особи/км<sup>2</sup>; отмечено видов 16 / в том числе фоновых 10).

**2. Предгорный долинный лесолуговой класс населения** (покосных лугов с ивняками; обыкновенная бурозубка 35, узкочерепная полевка 26, полевая мышь 9, малая бурозубка 7, красная полевка 4; 1663; 31/11).

**3. Низкогорно-предгорный лугово-лесной класс населения** (предгорных склоновых лугов и колков, низкогорных залежей, поселков и в пределах предгорий - березово-сосновых лесов; обыкновенные полевка и бурозубка 27 и 23, полевка-экономка 10, малая бурозубка 8, рыжая полевка 5; 3951; 48/22).

**4. Среднегорно-низкогорный лесной класс населения** (с проникновением в предгорные леса и болота; красная полевка 26, обыкновенная бурозубка и полевка-экономка по 17, средняя и малая бурозубки 7 и 5; 5497; 56/25).

*Подклассы населения:*

4.1 - предгорных и низкогорных (по гарям) березово-осиновых лесов (полевка-экономка 19, обыкновенная бурозубка 18; рыжая и красная полевки 16 и 15, восточно-азиатская мышь 6; 7207; 43/21);

4.2 - низкогорных сосновых, сосново-березовых и березово-осиновых (по вырубкам) лесов (красная полевка 40, обыкновенная бу-

розубка 17, полевка-экономка 14, средняя и равнозубая бурозубки по 5; 5427; 46/23);

4.3 - низкогорных пойменных ивняков, чередующихся с лугами (полевка-экономка 59, обыкновенная бурозубка 17, красная и темная полевки, лесная мышовка по 4; 1972; 32/10);

4.4 - предгорных низинных закустаренных болот (обыкновенная и малая бурозубки 32 и 28, полевки — красная и экономка 13 и 9, лесная мышовка 4; 3274; 17/12);

4.5 - низкогорных низинных облесенных болот (полевки — экономка и красная 27 и 19, обыкновенная бурозубка 10, темная и красно-серая полевки 10 и 7; 4640; 33/18);

4.6 - среднегорных березово-еловых и березово-осиновых лесов (красная полевка 24, средняя и обыкновенная бурозубки 19 и 17, полевка-экономка и восточно-азиатская мышь 13 и 6; 7266; 44/20).

**5. Класс населения низкогорных лиственнично-березовых лесов** (по берегам Телецкого озера; восточно-азиатская и малая лесная мыши 32 и 25, рыжая, темная и красно-серая полевки 15, 11 и 7; 1888; 38/15).

**6. Низкогорно-среднегорный таежный класс населения** (черневой, пихтово-кедровой, елово-кедровой и кедровой тайги, подгольцовых редколесий с лугами и ерниками; красная и красно-серая полевки 51 и 14, алтайская пищуха 8, обыкновенная бурозубка и полевка-экономка 7 и 5; 10 644; 55/23).

**7. Класс населения среднегорных вырубков** (средняя и малая бурозубки 26 и 21, лесная мышовка 20, темная полевка 13, обыкновенная бурозубка 10; 2222; 35/11).

**8. Среднегорный скально-редколесный класс населения** (алтайская пищуха 62, обыкновенная, средняя и малая бурозубки 10 и по 9, лесная мышовка 5; 1163; 26/7).

**9. Высокогорный ерниково-тундровый класс населения** (красная, красно-серая и большеухая полевки 37, 27 и 18, обыкновенная и средняя бурозубки 7 и 6; 3820; 29/12).

**10. Высокогорный каменисто-тундровый класс населения** (большеухая, красная и красно-серая полевки 89, 7 и 3, восточно-азиатская мышь 0,4, средняя бурозубка 0,3; 2975; 6/6).

Понятие о типе и других таксонах классификации животного населения до сих пор четко не определено. Обычно типом мы счи-

таем группы, выделенные при первом разбиении, проведенном с помощью кластерных методов. Как правило, их распространение территориально более или менее совпадает с зональным или поясным типом растительности. Однако полное совпадение прослеживается редко. И далеко не все формальные классификационные отличия удается объяснить, поэтому на основе машинного разбиения формулируются общие представления о неоднородности сообществ. После этого часть проё переносится в другие группы в соответствии с разработанной концепцией. Эта идеализация сводится к приведению классификации в соответствие с реальным уровнем объяснения неоднородности населения. В этом случае оценка информативности классификаций уменьшается по сравнению с машинным разбиением, но соответствует нашему реальному объяснению. Концептуальные представления формируются по принципам непротиворечивости, понятности и формально-логической стройности и симметричности. Это способствует выявлению специфики неоднородности анализируемой группы, но в некоторой степени увеличивает (подчеркивает) ее индивидуальность. Классификация и выявление структуры животного населения по сути своей являются созданием картины представлений о неоднородности сообществ, определением естественного порядка в генеральной совокупности по выборке из нее. В задачу входит выявление некой естественной симметрии в неоднородности. Простейшим видом ее является дихотомия, но это не единственный случай симметрии, которая может быть очень сложной (например, как листьев - перисто-рассеченных и кленовых). Поэтому выделение типов, их объединение и разделение должны следовать за изменением объекта исследования. Картина представлений должна быть сбалансирована, чего можно достичь на разных уровнях расчленения. Так, население может быть разделено на четыре типа (как по муравьям), каждый из которых состоит из представительной группы и одного крайне обедненного варианта. Эти диполи составляют тип населения, поскольку в значительной степени совпадают с распространением поясного типа распределения. Их симметрия сводится к чередованию одного представительного и

одного непредставительного класса. Представительные классы разделены на подклассы, сбалансированность (представительность) которых уже выше.

По млекопитающим выявлены один тип из двух представительных групп и восемь одиночных вариантов, шесть из которых образованы обеднением всего одной представительной группы. Их население не может считаться типовым, так как размещения этих сообществ и какого-либо пояса или группы поясов не совпадают. При этом межгрупповое сходство населения, как правило, велико, т. е. имеется высокая степень континуальности изменений населения. Поэтому с точки зрения внутренней симметрии придется признать все десять групп сообществ млекопитающих равнозначными и считать их классами населения. Четвертый из них делится на подклассы, которые более или менее сбалансированы по числу вариантов.

Таким образом, классификации рассматриваемых групп четко различаются по характеру симметрии: у муравьев она образована чередованием по поясам представительных и одиночных групп, а у млекопитающих это три представительных класса и облако одиночных вариантов, два из которых отстоят в факторном пространстве дальше, чем остальные.

Структуры населения обеих групп животных принципиально одинаковы и образованы основным трендом, совпадающим с теплообеспеченностью, определяемой абсолютными высотами местности, и отклонениями от него в виде обедненных вариантов (рис. 5 и см. рис. 2 в работе [9]). Этот основной тренд состоит из четырех и шести классов, а отклонения от него в обоих случаях состоят из четырех обедненных вариантов. Основные различия классификаций и структуры населения муравьев и млекопитающих сводятся к следующему. Сообщества муравьев подгольцовых редколесий ближе к населению каменисто-тундровых местообитаний из-за схождения в степени затененности и поясной теплообеспеченности. В них появляется северный вид - *F. gogatoides*. По млекопитающим население сходно с сообществами лесов, которые окружают эти небольшие по площади гольцово-подгольцовые участки, в которых также лидируют лесные виды. В каме-

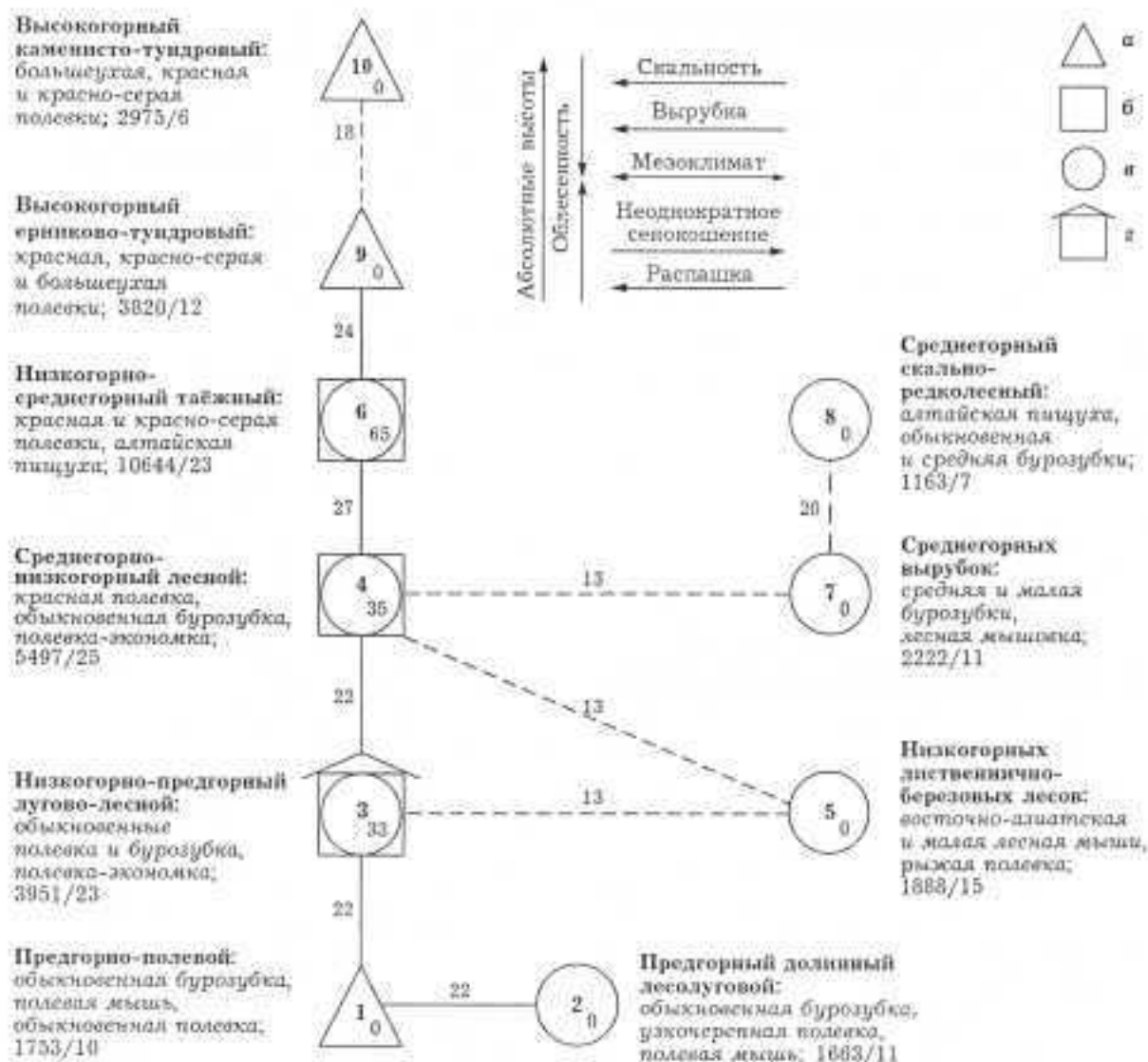


Рис. 5. Пространственно-типологическая структура населения млекопитающих Северо-Восточного Алтая (по количеству трансформируемой энергии).

Принятые обозначения населения млекопитающих: а - открытых низкопродуктивных местообитаний, б - лесов, в - местообитаний, где открытые участки чередуются с облесенными; г - застроенных местообитаний; внутри значков указаны идентичные классификационным номера классов населения. Значки, соединенные сплошной линией, имеют сходство выше порога значимости, прерывистой - ниже порога. Цифры у этих линий - оценки межгруппового сходства. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления фактора среды. Рядом со значками приведены: список местообитаний, население которых относится к данной группе, три первых по общему виду, плотность населения и число отмеченных видов.

нистых тундрах появляется один высокогорный вид - большеухая полевка, но доля ее очень велика. В свою очередь, неоднородность населения тундр обеих групп определяется разными факторами: для муравьев это позднее таяние снега и высокая влажность ерниковых тундр, тогда как для млекопитающих эти различия не столь важны и большее влияние оказывает соседство ерниковых

тундр с кедровыми редколесьями. Население муравьев редколесий и каменистых тундр похоже между собой, а по млекопитающим существенно отличается за счет скальности. Редколесья по скалам тоже отличаются от выровненных луговых за счет скальности, но для них характерно появление среди лидеров алтайской пищухи - вида, свойственного скалам и россыпям.



Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения муравьев и млекопитающих Северо-Восточного Алтая (учтенная дисперсия, % и коэффициент корреляции, доли единицы)

Фактор, режим	Муравьи по числу гнезд	Млекопитающие по	
		энергетике	обилию
Поясность	35*	28	21
Состав лесобразующих пород	34	17	24
Кормность	29	28	27
Абсолютные высоты	24	26	18
Облесенность	24	23	19
Затененность (таежность)	23	41	40
Фитомасса травяного покрова	20	15	13
Антропогенное влияние, в том числе:	0	—	—
распашка	0	6	2
застроенность	1	—	—
Запаздывание снеготаяния	6	—	—
Закустаренность	3	5	2
Мозаичность	3	4	5
Макрооблесенность	2	3	2
Увлажненность	1	2	2
Рудеральность	—	1	1
Все факторы	67	66	59
Режимы: структурные	66	79	78
классификационные	37	54	50
Все режимы	74	79	78
Все факторы и режимы	86	89	87
Коэффициент корреляции	0,92	0,94	0,93

\*Жирным шрифтом выделены лидирующие (первые по значению) структурообразующие факторы.

Итак, структуры населения на уровне класса по млекопитающим и муравьям представимы в виде двух рядов изменений. Второй ряд отличается от первого (основного) обеднением населения, которое у муравьев определяется распашкой, затененностью (иногда в сочетании с большими высотами местности) и поздним снеготаянием, а у млекопитающих - неоднократным сенокосением, вырубкой лесов, крутосклонностью и скальностью.

Оценки силы и общности связи неоднородности населения и факторов среды по обеим рассматриваемым группам в целом близки, особенно если сравнивать результаты расчетов, полученных по муравьям на основании числа учтенных гнезд и по энергии существования млекопитающих (см. таблицу). В этом случае оценки несколько выше по млекопитающим. Трактовка формально одних и тех же режимов может различаться. Так, связь с таежностью в целом по муравьям ниже, чем по зверям. Под таежностью следует понимать степень соответствия место-

обитаний облику глухой темнохвойной тайги. Однако из всех компонентов этого комплексного фактора для муравьев непосредственно значима затененность, а для мелких млекопитающих - видовой состав растительности. Влияние поясности в целом, наоборот, более значимо для муравьев. Оценки общей учтенной дисперсии и множественного коэффициента корреляции по этим группам животных близки (муравьи - 86 %, млекопитающие - по энергетике 89 и по обилию 87 %; соответственно коэффициенты 0,92; 0,94 и 0,93).

### Сопоставление карт населения

По населению муравьев выделено восемь классов четырех типов населения, а по млекопитающим - десять классов одного типа, т. е. в целом сходство в неоднородности населения на уровне классов похоже, но существенно отличается на уровне типов. При этом по муравьям границы типов четче совпадают с делением провинции на предгорно-низкогорную и среднегорно-таежную части, а по мле-

копитающим - с предгорной и низко-среднегорной. Последнее обусловлено большим влиянием на муравьев разницы в теплообеспеченности местообитаний, что приводит к выделению в отдельные классы населения черневой тайги, занимающей низкогорную часть провинции, большей части таежных среднегорий и, отдельно, сообществ среднегорной кедровой тайги, непосредственно граничащей с подгольцовым редколесьем. Для населения млекопитающих, важнее общий облик "таежности" перечисленных местообитаний, что приводит к объединению населя-

ющих их сообществ в один - низкогорно-среднегорный таежный класс. Неоднородность населения обеих групп в гольцово-подгольцовой части в общих чертах сходна (рис. 6, 7).

Изменения плотности населения рассматриваемых групп существенно различаются. У муравьев максимальные значения свойственны вырубкам, несколько меньше гнезд в среднегорных березово-осиновых лесах и таких же низкогорных на месте обширных гарей, а также на низкогорных болотах и в предгорных лугах с ивняками по долинам рек. Средние значения плотности населения му-

968

равьев характерны для мозаичных местообитаний предгорий, предгорно-низкогорных мелколиственных по вырубкам и светлохвойно-мелколиственных лесов (кроме прителецких сосново-березовых), а также для низкогорных пойменных лугов, чередующихся с ивняками. Заметно меньше гнезд обнаружено в лесах с преобладанием темнохвойных пород. Особенно обеднено население полей, подгольцовья и гольцов. У млекопитающих зона концентрации приходится на низкогорные черневые, среднегорные кедровые и, в меньшей степени, прочие леса таежных среднегорий, а также подгольцовые редколесья.

Менее плотно населены леса: мелколиственные предгорий и среднегорий, светлохвойно-мелколиственные долины Бии и по берегам Телецкого озера, а также предгорные мозаичные местообитания и высокогорные ерниковые тундры. Еще меньшие показатели плотности населения млекопитающих характерны для высокогорных каменистых тундр, предгорных полей, низинных болот и долинных лугов, чередующихся с ивняками, низкогорных прителецких лиственнично-березовых лесов и среднегорных вырубков. Минимальные значения отмечены в среднегорных редколесьях по скалам (рис. 8, 9).

969

Отмеченных видов, в том числе и фоновых, по муравьям больше всего в предгорных и чуть меньше - в низкогорных нечерневых лесах, а по млекопитающим, наоборот, в среднегорно-низкогорных (кроме основных верхнего течения Бии и мелколиственных по гарям) и меньше в предгорных, низкогорных залежах, низинных болотах и пойменных лугах, чередующихся с ивняками, а также на среднегорных вырубках, в подгольцовье и гольцах (рис. 10). По муравьям отмечено одно местообитание, где гнезда их не встречены, млекопитающие отмечены везде

(рис. 11). Количество фоновых видов у муравьев не превышает четырех (9 % от общего числа), у млекопитающих может достигать 22 (33 %).

Таким образом, у двух проанализированных групп животных существенно отличаются зоны предпочтения и в меньшей степени - изменения в пространстве видового и фонового богатства. Слабо различается и неоднородность облика населения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН "Алтайский экорегион" № 124.

970

1. Ю. С. Равкин, *Орнитология*, М., 1967, 8, 175-191.
2. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
3. И. В. Лукьянова, Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 255-273.
4. К. В. Граждан, К. В. Торопов, У. Ю. Веряскина, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1999, 43-50.
5. П. Ю. Малков, Пространственно-временная организация населения дневных чешуекрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) Северо-Восточного Алтая, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, Институт систематики и экологии животных СО РАН, 2002.
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. В. Ф. Сапегина, Ю. С. Равкин, Там же, 148-150.
9. С. В. Чеснокова, Л. В. Омельченко, *Сиб. экол. журн.*, 2004, 11: 4, 481-796.
10. С. М. Цыбулин, К. В. Торопов, Ю. С. Равкин и др., Там же, 2003, 10: 3, 327-348.
11. Ю. С. Равкин, С. М. Цыбулин, С. Г. Ливанов и др., *Успехи совр. биологии*, М., 2003, 123: 4, 409-420.
12. Алтайский край, атлас, ГУГиК при СМ СССР, Москва: Барнаул, 1980.
13. С. М. Цыбулин, *Сиб. экол. журн.*, 2004, 11: 4, 521-526.
14. Г. С. Самойлова, Природа очагов клещевого энцефалита, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 5-37.
15. Л. П. Никифоров, Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных, М., 1961, 77-78.
16. Л. П. Никифоров, Организация и методы учета птиц и вредных грызунов, М., 1963, 237-243.
17. В. М. Смирнов, Природа очагов клещевого энцефалита, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 60-65.
18. В. М. Смирнов, Там же, 103-115.
19. В. М. Смирнов, Ю. С. Равкин, Там же, 126-133.

## Comparative Characteristics of Distribution and Spatial Heterogeneity of Ant and Mammal Population of the North-East Altai (a Cartographic Analysis)

Yu. S. RAVKIN, S. V. CHESNOKOVA, V. A. YUDKIN, L. V. OMELCHENKO, I. N. BOGOMOLOVA,  
Yu. F. MARIN, Yu. P. MALKOV, K. V. TOROPOV, E. A. GORBUNOVA

With the help of cluster analysis and construction of graphs on the results of censuses of ant nests and existence energy of mammals, classifications of their communities and species were made by similarity of distribution. On the basis of these classifications, eight maps were drawn up for whose units characteristics of population of animal groups analyzed are presented. Changes of population density and species abundance by altitude zones were followed up, The force and commonness of coupling between the heterogeneity of physiognomy of community and environmental factors were estimated. Similarity and differences in the distribution and ecological habitat requirements of the animal groups studied were determined.