

*На правах рукописи*

**РАВКИН Юрий Соломонович**

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ  
ПТИЦ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**03.00.08 — Зоология**

**А в т о р е ф е р а т**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Виктору Викторовичу  
Брунову с уважением  
и благодарностью,  
Доктор

Работа выполнена в Биологическом институте  
Сибирского отделения АН СССР

Дал

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В.Д. ИЛЬЧЕВ

доктор биологических наук, профессор А.Г. ВОРОНОВ

доктор биологических наук, профессор В.Е. ФЛИНТ

Ведущее учреждение: Институт биологии Карельского  
филиала АН СССР.

Защита состоится " 4 " ..... XI ..... 1980 г. в ...  
часов на заседании Специализированного Совета Д 002.48.02  
по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора  
наук при Институте эволюционной морфологии и экологии жи-  
вотных им. А.Н. Северцова АН СССР, Москва, В-71, Ленин-  
ский проспект, 33.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью, просим  
направлять в специализированный совет по адресу: Москва  
117071, В-71, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделе-  
ния общей биологии АН СССР.

Автореферат разослан " 12 " ..... IX ..... 1980 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
кандидат биологических наук

Дар Брунова В.В.

Л.Т. КАПРАЛОВА

Далее имеет свободную  
услугу, от Гребенцева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Рациональное использование и охрана животного мира невозможны без постоянного слежения за состоянием численности и размещением популяций животных, без знания их территориальных и экологических связей. Трудоемкость таких работ общеизвестна, поэтому весьма желательна их рационализация. Повысить эффективность слежения можно, осуществляя его не только по отдельным особо значимым видам животных, но и по комплексам в целом, или более или менее обширным систематическим группам.

Использование аэрокосмических средств наблюдения может существенно повысить оперативность слежения. Однако, аэрокосмические снимки почти не несут сведений, непосредственно относящихся к населению животных, хотя и характеризуют их местообитания. Поэтому использование дистанционных средств для мониторинга состояния животного мира возможно лишь через знание его связей с условиями среды. Это увеличивает значимость выявления и оценки зависимостей территориальной неоднородности животного населения от факторов среды, сведения о которых считываются с аэрокосмических снимков. На этой основе с помощью методов многомерной статистики и современной вычислительной техники возможна индикация изменчивости животного населения на необследованных территориях, а также прогнозирование изменений сообществ во времени (после накопления соответствующих материалов). Пространственная индикация сообществ должна компенсировать невозможность детального обследования обширных площадей, а временной прогноз необходим в связи с интенсивными антропогенными изменениями животного мира. Неизбежность и, как правило, нежелательность этих изменений требует знания путей воздействия, их скорости и результата, чтобы по возможности сократить потери и предотвратить катастрофические варианты.

Однако, главное, что должно повысить эффективность получения и использования таких оценок - это активный и целенаправленный поиск закономерностей, определяющих современную территориальную неоднородность сообществ интересующих нас

регионов. В связи с этим необходимо концентрировать внимание на выявлении основных факторов, определяющих пространственную структуру животного населения, независимо от того, исторические они или современные, носят абиотический или биотический характер. В данном случае важна лишь степень их значимости в изменении населения анализируемой группы животных на исследуемой территории.

Это направление можно считать факторной зоогеографией, отличающейся от экологической сужением и конкретизацией задач. Факторная зоогеография выявляет основные причинные и коррелятивные зависимости изменчивости сообществ и среды, которые служат обобщенным объяснением распределения животных.

Задачи и цели исследования. Главная задача нашей работы заключалась в изучении территориальной неоднородности населения птиц лесной зоны и ее горнотаежных аналогов в пределах Западной Сибири. Цель исследования - анализ некоторых общих закономерностей пространственной организации сообществ птиц и факторов, определяющих территориальную изменчивость их населения.

Научная новизна. На базе ранее применявшихся способов учета птиц создан оригинальный метод определения их численности, соответствующий поставленным задачам и возможностям их решения. С его помощью собраны обширные материалы на 3 географических разрезах: по всем 4 подзонам в Приобье, по южной тайге - в Прииртышье, Приобье и Приангарье (то есть с заходом в Среднюю Сибирь), и в Северо-Восточном Алтае - от предгорной вторичной лесостепи через лесные пояса до гольцовых ландшафтов. Количественной характеристики населения птиц этой территории в целом до сих пор не было; имелось лишь небольшое число частных работ по отдельным ландшафтам и некоторым видам.

Собранные нами материалы позволили оценить влияние миграций на состав и плотность летнего населения птиц и сформулировать понятие о типах летней динамики орнито-комплексов.

Существенно уточнен характер внутривизональных и высотнопоясных изменений населения птиц в связи с особенностями их миграций, а также ландшафтной неоднородности и антропогенных преобразований местности.

Выявлен основной характер пространственных изменений сообществ птиц (доминирующих видов, плотности населения, видового разнообразия, фаунистического состава, биомассы, трансформируемой энергии) и связь этих отличий с особенностями внешней среды. Измерена сила связи между территориальной изменчивостью орнитокомплексов (в коэффициентах сходства) и неоднородностью среды. Оценена полнота объяснения территориальных различий в птичьем населении факторами среды.

На основе выявленных связей и оценок с помощью методов многомерной статистики составлены прогнозы характера территориальной неоднородности орнитокомплексов контрольных участков.

Оценена степень совпадения прогнозных и эмпирических показателей сходства, показаны возможности использования результатов пространственной индикации в исследовательских целях и для слежения за состоянием животного населения.

Практическое значение. В ходе полевых работ собраны обширные материалы по численности и распределению промысловых и редких видов птиц. Сведения о хозяйственно ценных видах переданы в Государственную службу учета охотничьих животных РСФСР. Данные по редким и исчезающим видам использованы при подготовке "Красной книги СССР". Большая часть фактических материалов опубликована и может быть использована при планировании природоохранных мероприятий, для оценки последующих изменений численности и размещения птиц Западной Сибири и для организации рационального использования охотничье-промысловых ресурсов. Предлагаемые методики, собранные материалы и выявленные закономерности связи неоднородности сообществ с факторами среды могут применяться для слежения за изменениями населения птиц с использованием дистанционных методов.

Апробация работы. Результаты исследований докладыва-

лись на Всесоюзных орнитологических конференциях (с III по VII: 1962, 1965, 1969, 1974, 1977 г.); на Всесоюзных зоо-географических конференциях (III, IV, VI и VII: 1963, 1966, 1975, 1980 г.); на Всесоюзных конференциях по ресурсам водоплавающих птиц (I-IV: 1965, 1968, 1972, 1977 г.); на I и XI Всесоюзных совещаниях по фауне и экологии куликов (1973, 1979 г.); на II-IV совещаниях зоологов Сибири (1962, 1966, 1972 г.); на совещании по вопросам организации и методам учета ресурсов фауны наземных позвоночных (1961 г.); на совещании по роли животных в функционировании экосистем (1975 г.); на II Биоценологическом совещании (1975 г.); на I и II сессии Научно-координационного совета Сибирского отделения АН СССР по аэрокосмическим исследованиям природных ресурсов (1978, 1979 г.) и пр.

Публикации. Основные результаты работы изложены в 20 научных статьях и трех монографиях.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав и заключения, изложена на 265 стр. машинописи, содержит 6 таблиц и 39 рисунков. Список литературы включает 300 названий, в том числе 52 - на иностранных языках.

#### ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение пространственной структуры животного населения издавна привлекало внимание зоологов, но лишь в последнее время подобные исследования стали выполняться с использованием количественных методов. Большинство таких работ посвящено выявлению различий в обобщенных показателях фауны и населения разных географических зон и высотных поясов. Так, было известно, что богатство фауны, плотность и разнообразие животного населения в общем снижаются с уменьшением теплообеспеченности местности. В частности, в умеренном поясе северного полушария численность птиц и связанные с ней показатели от лесостепных дубрав или широколиственных лесов уменьшаются к северу и к югу, а в горах - с увеличением абсолютных высот. Изменения связывают с гидротермическим режимом (соотношением тепла и влаги) и безморозным пе-

риодом, которые, определяя продуктивность биоценозов, косвенно влияют на численность птиц. Прослеживается связь богатства орнитофауны со степенью лесистости, особенно с распространением лиственных лесов, составом и возрастом растительных сообществ, хозяйственной деятельностью человека и сукцессионными сменами. Значимость выявления подобных зависимостей на конкретных территориях возрастает в связи с необходимостью комплексного изучения ресурсов биосферы, выяснения причин и закономерностей, определяющих их размещение и динамику.

Особенности морфологического изучения животного населения. Использование географических подходов. Объектом исследования сообществ может быть функциональная значимость животных и изменение ее в пространстве. Для успешного решения такой задачи необходим широкий (желательно полный) охват животного населения, а еще лучше включать в анализ растительный покров и микроорганизмы. Это сильно увеличивает трудоемкость работ. На примере отдельных систематических групп целесообразнее исследовать морфологическую (физиономическую) структуру пространственной неоднородности населения животных и в частности птиц. Последние составляют существенную часть зрительного и звукового "образа" сообществ, их облика. Поэтому задачей изучения территориальных комплексов может быть анализ географической изменчивости общего облика животного населения и причин его пространственной неоднородности. В упрощенной трактовке такое исследование возможно как описание населения в заданных, условно принятых ландшафтных границах. Однако, навязывание сообществам внешних границ по признакам среды всегда оставляет место для сомнений в правомерности такой процедуры. Поэтому желательно упорядочивать собираемые материалы на основе признаков, свойственных сообществам животных, и лишь после этого сравнивать степень связи неоднородности сообществ и среды. В случае, если такие связи достаточно жестки, возможно объяснение изменений распределения животных изменчивостью среды их обитания. Ес-

ли выявляемые корреляции не противоречат накопленным ранее знаниям о зависимости распределения животных от факторов географической среды, можно говорить о причинно-следственных отношениях. Это в свою очередь открывает пути к прогнозированию неоднородности населения. Оно будет достаточно надежным, если зависимость распределения животных от внешней среды существенно доминирует над значимостью механизмов внутри- и межвидовой территориальной организации, или в том случае, когда такие отношения животных между собой скоррелированы с изменениями в среде.

Особенности системного подхода к анализу животного населения. Наименьшей территориальной единицей рассмотрения в данной работе принято ландшафтное урочище, выделяемое типологически. Его птичье население рассматривается нами как система наименьшего ранга, то есть как некоторая упорядоченная совокупность взаимосвязанных элементов. Элементами этой системы выступают особи всех зарегистрированных здесь видов, ее упорядоченность диктуется, в основном, набором географических условий. Эта система относится к самому простому классу агрегатов с внешним ограничением. Системная природа такого агрегата при всей независимости составляющих его членов несомненна. Она выражается в наличии структурных отношений напряженности и предопределенности, создаваемых внешними условиями. Структурированность такой системы выражается в суммарных эффектах, например, в плотности населения, видовом разнообразии, наборе видов и соотношениях численности. В таких случаях структура основана, в основном, не на соподчинении и разделении функций, а на большем или меньшем сходстве экологических потребностей и возможностей видов. При этом следует допускать возможность иной внутренней организации, когда численность и распределение одних видов определяется другими. Если значимость таких отношений велика, то система будет более сложной - иерархической, то есть с различиями в уровнях субординации.

Исходя из этих положений, пространственную структуру



сообществ можно рассматривать в общей системе отношений животных и среды. Однако, несомненная зависимость распределения животных друг от друга не дает права при классификации населения оперировать только внешними по отношению к нему факторами, пока не измерена полнота соответствия изменчивости географической среды и территориальных комплексов животных. Для таких сопоставлений необходима разработка классификации на основе признаков, присущих только сообществам животных.

Принципы классификации животного населения. Нередко упорядочение сведений о животном населении проводится по сходству условий местообитаний, то есть по признакам среды, а не самого населения. При сборе материала и планировании работ этот подход в ряде случаев, безусловно, правомерен, а при среднем и мелком масштабе, по-видимому, является единственно возможным. Однако, систематизация результатов после сбора материала может идти несколькими путями. Самый простой из них - это последовательное усреднение на выбранной территориальной основе (хорологический принцип). Чаще всего такой прием базируется на априорном убеждении, что все границы выбранной основы (ландшафтной, геоботанической и т.д.) обязательны для объекта изучения. Такой подход не может быть признан удовлетворительным без доказательства совпадения структуры среды и населения.

Животные, активно или пассивно перераспределяясь в пространстве, остаются в местах, сходных по условиям, - независимо от территориальной сопряженности или разобщенности этих мест. Поэтому в отличие от остальных, более постоянных компонентов ландшафта животное население (при крупно- и среднемасштабном рассмотрении) меньше зависит от общности генезиса ландшафтов и их пространственной смежности. Поэтому при обобщении материалов не следует априорно навязывать сообществам животных границы по признакам среды до тех пор, пока не будет определена степень их корреляции с изменчивостью самих сообществ.

Нередко классификация сообществ проводится последова-

тельно по доминантам или детерминантным видам, по плотности населения, его разнообразию и т.д. Такой подход несомненно правомерен, но допускает значительный субъективизм в определении очередности использования признаков. Кроме того, качественная специфика комплексов в целом учитывается слабо; приводятся только преобладающие или отличающиеся сообщества виды. Более общий характер носит классификация по коэффициентам сходства, учитывающим специфику видового состава.

Использование индексов сходства при классификации сообществ не является принципиально новым методом. Различные индексы сходства сравнительно широко применяются в геоботанике. Позднее они стали использоваться в зоогеографии для выявления границ фаунистических районов и для оценки близости фаун различных участков. Значительно реже используются индексы сходства по обилию, которые учитывают общность и различие как по видовому составу, так и одновременно по обилию особей.

Такая классификация служит для упорядочения имеющихся представлений и получения новых знаний; в частности, ее можно использовать для выявления факторов, определяющих изменение свойств объектов. Значимость таких факторов можно выявить методами прямого корреляционного, регрессионного и информационного анализов. Однако, этому нередко препятствует необходимость значительного перебора характеристик. В таких случаях целесообразно проводить классификацию формализованными методами только по общему сходству, то есть не связывая ее заранее с выбором отдельных признаков сообществ или факторов, определяющих их неоднородность. Одним из подобных способов является автоматическая классификация. В случае анализа животного населения она проводится по результирующему влиянию всех факторов вместе взятых, даже если они не известны исследователю. Отражением такого влияния служит соотношение сходства - различия между объектами классификации; необходимость выявления факторов, определяющих это отношение, на первом этапе снимается. В общих чертах задача заключается в разделении совокупности

проб на существенно несходные группы, состоящие из похожих между собой объектов. Объяснение полученного разделения сводится к поиску факторов, коррелирующих с выявленной неоднородностью.

Допущения и термины. Приводится разъяснение нашего понимания используемых терминов, если в литературе имеются различия в их толковании. Кратко описываются некоторые допущения. Вводится понятие о типах летней динамики населения птиц.

Изменение суммарного обилия птиц в летний период обуславливается результатом размножения, местными перекочевками и летне-осенними миграциями. Послегнездовая смертность по отношению к этим факторам в локальных участках имеет меньшее значение и, как правило, полностью завуалирована ими. При этом влияние результативности размножения в значительной мере искажается послегнездовым перераспределением птиц. Поэтому увеличение или уменьшение плотности населения на отдельных территориях является результатом эмиграции и иммиграции птиц. Преобладание одного из этих процессов и определяет разные типы динамики населения.

К первому типу отнесена динамика населения, где в летний период преобладает эмиграция, то есть плотность почти неуклонно уменьшается даже после вылета молодых за счет их откочевки. Ко второму, иммиграционному, типу относится динамика сообществ, где количество прикочевывающих птиц больше, чем эмигрантов. Для населения таких местообитаний характерна высокая плотность и значительное (непропорциональное) увеличение численности после размножения. Сюда направлены местные послегнездовые кочевки, и здесь же в основном концентрируется мигрирующая часть популяций птиц, гнездившихся севернее или выше в горах. Отход местных птиц здесь компенсирован мигрантами.

Третий тип образуют варианты населения, где летом процессы эмиграции и иммиграции во времени и по напряженности более или менее совпадают. Поэтому плотность населения птиц находится в динамическом равновесии. Здесь вылет мо-

лодых не приводит к значительному увеличению плотности популяций из-за откочевки выводков по мере вылета. Эти территории менее привлекательны для птиц, чем те, для которых характерен иммиграционный тип динамики, но и не столь бедны, как те, для которых свойственна эмиграция. Поэтому мигранты не концентрируются здесь, и их прикочевка лишь компенсирует откочевку местных птиц.

Кроме того, выделен V-образный тип динамики. Он представляет собой нечто среднее между тремя ранее прослеженными типами. Здесь проявляются обе причины изменений плотности населения - эмиграция и иммиграция. В начале и в конце лета за счет пролета и начала летне-осенних кочевок общее обилие птиц выше, чем в середине - в период вылета молодых.

#### РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ и материалов. В разделе приводится краткая характеристика ландшафтных особенностей территории, где проведены полевые исследования. Ключевые участки заложены: в северной тайге - в окрестностях пос. Полноват Березовского района Тюменской области; в средней - близ с. Ларино Александровского района Томской области; в южной тайге Прииртышья - около сел Горно-Слинкино, Миссия и Уки Уватского района Тюменской области, в Приобье - около сел Карагай и Кузурово Бакчарского и Чаинского районов Томской области; в Приангарье - у с. Чунояр Богучанского района Красноярского края; в подтаежных лесах и южнотаежных сосняках - недалеко от районного центра Шегарка Томской области. На Алтае учеты птиц проведены близ сел Кубия Солтонского района и Кебезень Турочакского района Горно-Алтайской Автономной области, а также по берегам Телецкого озера (пос. Яйлю, кордон Беле) и в 40-50 км к западу от широтной части озера - в урочище Обога и на хребте Алтын-Ту.

В северной тайге наши наблюдения проведены с I июня до конца августа 1973 г. В остальных подзонах и на Алтае учеты начинались на 2 недели раньше. В средней тайге работы велись в 1972 г., в южной тайге - в 1968 (Прииртышье),

1967 (на междуречьях Приобья), 1970 (в долине Оби) и 1971 г. (Приангарье). В подтаежных лесах наблюдения проведены в 1967 и 1970 г. На Алтае птицы учитывались в предгорьях в 1963 г., в низкогорье в 1961, 1962 и 1963 г., в среднегорье и высокогорье - в 1962 г. Общая протяженность учетных маршрутов составляет 9867 км. Кроме того, на 3483 км дополнительно учитывались редкие виды, не встреченные на основных маршрутах.

Методы учета птиц и первичной обработки собранных материалов. Специфика поставленных задач и особенности района исследований исключали возможность применения существующих методов учета птиц. В результате специальных методических разработок был создан, апробирован и широко использован оригинальный комплекс приемов определения численности птиц, основанный на известных ранее принципах. Сущность его сводится к раздельно-групповому пересчету данных маршрутных учетов в соответствии с разной заметностью отдельных особей. Дальность обнаружения определяется как взвешенная средняя из расстояний до птиц, когда они впервые привлекли внимание наблюдателя. Независимо от вида, пола, возраста, поведения все птицы делятся на 5 групп заметности. Это позволяет использовать в расчетах дальности их обнаружения глазомерные оценки расстояний с учетом различий в частоте встреч птиц с разной заметностью. Эмпирическая формула с постоянными множителями, упрощая расчет, приводит учетные данные к числу особей на 1 км<sup>2</sup> (Равкин Ю.С., 1961, 1967).

Результаты учета большинства видов разработанным нами способом близки к абсолютным показателям и сравнимы по сезонам. Для всех видов птиц лесных и открытых ландшафтов, поющих и непоющих, хорошо и плохо заметных учет единообразен. При этом не требуется предварительной подготовки места учета, разметки маршрутов, определения дальности обнаружения и полноты учета. Камеральная обработка данных проста, специального вычисления средней дальности обнаружения и полноты учета не требуется, в то время как показатели обилия постоянно включают в себя соответствующие поправки. В подсчетах используется 100% встреч птиц, что по-

звolyет пользоваться меньшими объемами материала. Ограничения на применение методики несущественны при выбранном масштабе исследования, а погрешности незначимы для решения поставленных задач.

Для расчета биомассы и принадлежности к трофическим группам использованы сведения из монографии "Птицы Советского Союза" (1951-1954). Показатели рассчитаны как суммарная сырая масса особей, приходящихся на 1 км<sup>2</sup>. Данные о потреблении различных кормов (в энергетическом эквиваленте) рассчитаны не по трофическим группам птиц, а по группам потребляемых кормов (семена и плоды, вегетативные части растений, беспозвоночные, позвоночные). Для трофических групп со смешанным питанием определялась их доля в потреблении каждой группы кормов отдельно. Условность и ориентировочность подобных расчетов несомненна, тем не менее они позволяют выявить территориальные отличия в биоценотической значимости птиц.

Для расчета потока энергии, проходящего через популяции птиц, использованы формулы зависимости метаболизма от веса тела, разработанные Ч. Кенди, В.Р. Дольником и В.М. Гавриловым (по Гаврилову, 1977). Расчеты проведены для среднелетней температуры воздуха +10°С. При этом принято, что изменение энергии существования в зависимости от температуры линейно.

Интенсивность откочевки, пред- и послегнездового пролета определяли по изменению показателей обилия, рассчитанных в среднем на 1 объединенный км<sup>2</sup> территории ключевых участков. Это до некоторой степени исключало влияние местных перераспределений. Пролет характеризуется количеством мигрантов, останавливающихся на данной территории для отдыха и добывания корма. О наличии и интенсивности предгнездового пролета судили по превышению показателей обилия до начала, или в начале периода размножения по сравнению с плотностью гнездования. За плотность гнездования приняты показатели обилия, характерные для периода стабилизации численности, который наступает после завершения

пролета. Степень откочевки выявлялась сравнением расчетных показателей послегнездового обилия с результатами учетов на маршрутах. Расчетное увеличение определялось по плотности гнездования с учетом величины кладок, гибели их и птенцов. Сведения о величине кладок, процентах гибели кладок и молодых заимствованы из монографии "Птицы Советского Союза" (1951-1954), работ Д. Лэка (1957) и А.С. Мальчевского (1959). Эти расчеты выполнены на I объединенный км<sup>2</sup> в среднем по каждому ключевому участку или на 10 км береговой линии в среднем по водоемам этого участка.

Несмотря на ориентировочность подобных расчетов, они позволяют в общих чертах оценить изменения, связанные с миграциями птиц, по крайней мере в тех случаях, когда эти изменения значительны. К тому же подобные, даже приближенные расчеты при всей их относительности позволяют сравнивать изменение интенсивности описываемых явлений в пространстве.

Описание фаунистического состава сообществ проведено по типам фауны (Штегман Б.К., 1938) .

#### КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Приводятся основные показатели, характеризующие население птиц на отдельных ключевых участках. Описание проведено по схеме: плотность населения и ее динамика; распределение птиц по ярусам; богатство видового и фоновое состава; фаунистический состав населения; биомасса; трансформация энергии и соотношение потребляемых птицами кормов (в энергетическом эквиваленте). При описании плотности населения, биомассы и биоэнергетических показателей приводятся доминирующие виды птиц (на долю которых приходится 10 и более процентов от суммарных по сообществу значений). Сообщества птиц северной тайги Приобья описаны в автореферате подробнее, в качестве примера, а сообщества остальных подзон - более обобщенно, лишь в сравнении с первой.

Северная тайга Приобья. Наибольшая плотность населения птиц отмечена в пойменных ивняках-лугах (в среднем за лето

около 1,5 тыс. особей/км<sup>2</sup>). Несколько меньше птиц в поселках и суходольных надпойменных лесах (1,1-1,2 тыс.). На пойменных болотах, лугах-сорах птиц еще меньше (около 950 особей), а минимальное их количество характерно для внепойменных переувлажненных территорий (700-800). Преобладает V-образный тип динамики.

В I-ой половине лета (до 15 июля) наиболее часто доминируют овсянка-крошка и юрок. Реже преобладают сорока (в лесах), желтая трясогузка (на верховых и переходных болотах), турухтан (на пролете в пойме), камышевая овсянка (на переходных болотах), весничка и краснозобый конек (на низинных). Существенно отличается состав доминантов в поселках (домовый воробей), а также на водоемах (шилохвость и чирок-свистунок, реже гоголь, чирок-трескунок, свиязь, серая ворона и сизая чайка).

Во 2-ой половине лета состав доминантов иной, но овсянка-крошка и юрок по-прежнему входят в него: первая столь же часто, второй несколько реже. Преобладающим видом всех суходольных лесов становится чечетка. На болотах и в лугах, хотя и не повсеместно, в число доминирующих видов входят камышевая овсянка, желтая трясогузка, дубровник, чернозобый дрозд, лесной и краснозобый коньки. В поселках и на водоемах изменения меньше. В последних к списку добавляются желтая трясогузка, речная крачка, исчезает свиязь и трескунок. Шилохвость как доминант встречается реже, а свистунок чаще.

Большая часть птиц во всех местообитаниях кормится на земле (даже в лесах); в кронах и кустарниках их заметно меньше.

Наиболее богат видовой состав птиц в I-ой половине лета в сорах, лугах, ивняках поймы Оби (57 видов). Несколько меньше их отмечено в остальных суходольных урочищах и на низинных пойменных болотах (45-54). Наиболее беден видовой состав птиц в переувлажненных надпойменных местообитаниях (37-42 вида). Во 2-ой половине лета видовое разнообразие, как правило, снижается, однако характер территориальных от-



личий при этом сохраняется. Количество фоновых видов обычно в 1,5-2 раза меньше, чем общее число встреченных видов, но характер пространственных изменений обоих показателей совпадает.

Фаунистический состав в большинстве местообитаний европейско-сибирский, то есть представители сибирского типа фауны преобладают по числу видов и количеству особей. Заметно выделяются переходные и низинные болота, в населении которых велико участие представителей арктического и китайского типов фауны. Птицы арктического типа (области) составляют значительную часть населения в пойменных местообитаниях, особенно в I-ой половине лета (за счет пролетных куликов).

Наиболее велика общая биомасса птиц в пойменных суходольных местообитаниях (около 100 кг/км<sup>2</sup>). В поселках и на пойменных низинных болотах она меньше (примерно 75-90) и еще меньше - в остальных внепойменных местообитаниях, особенно заболоченных (45-55 и 20-40). Таким образом, пространственные изменения показателей биомассы и плотности совпадают лишь в общих чертах. Несовпадение объясняется большим средним весом птиц в поймах по сравнению с лесами (за счет более высокой численности уток и куликов).

Среди доминантов по биомассе в I-ой половине лета наиболее часто встречались шилохвость, реже чирки (свистунок и трескунок), хохлатая чернеть, свиязь, лебедь-кликун, гоголь и турухтан. Из промысловых видов часто доминировала сизая чайка, серая ворона, иногда сорока, юрок (в лесах) и домовый воробей (в поселках). Во 2-ой половине лета в число доминантов добавляются чернозобый дрозд, ворон, овсянка-крошка (в лесах) и чернозобая гагара (на водоемах), а из промысловых - глухарь, тетерев, белая куропатка и бекас (в переувлажненных местообитаниях).

Наибольшее количество энергии, трансформируемой населением птиц, отмечено в поселках и поймах, причем на суходолах оно больше, чем на болотах (38-46 тыс. ккал/сут. км<sup>2</sup>). То же прослеживается и во внепойменных местообитаниях. Об-

щее количество потребляемой энергии здесь меньше, чем в пойме (на суходолах - 28-31 и 16-22 тыс. на болотах). Подавляющее большинство энергетических потребностей птиц удовлетворяется за счет беспозвоночных. Основная часть энергетического потока проходит через популяции наиболее значимых по численности и биомассе видов - доминантов.

Средняя тайга Приобья. Плотность населения птиц в пойме в полтора раза, в лесах вдвое, а на болотах вчетверо меньше, чем в соответствующих ландшафтах северной тайги. Лишь в среднетаежных поселках отмечено полуторакратное увеличение численности птиц и несколько больше их было на водоемах. Эти данные противоречат неоднократно отмечавшейся закономерности уменьшения суммарного обилия птиц к северу. Наиболее часто встречается V-образный тип динамики, реже - иммиграционный. В некоторых пойменных урочищах, залесенных и страдающих от перевыпаса скота, прослеживается эмиграционный тип динамики населения.

В лесном ландшафте в качестве доминантов наиболее часто встречались юрок, реже пухляк, белобровик и белая трясогузка. На болотах это - лесной конек, белошапочная овсянка, реже желтая трясогузка и белая куропатка. В пойме - чернозобик (на пролете), дубровник, береговая ласточка и пухляк. В поселках доминировали домовый и полевой воробьи, а на водоемах - свиязь, мородунка, береговая ласточка, чибис, перевозчик, а также пролетные кулики (чернозобик, галстучник, тулес).

В I-ой половине лета разнообразие населения птиц в лесном надпойменном ландшафте, на залесенных верховых болотах и в среднем по водоемам такое же, как и в северной тайге. Более высокое разнообразие орнитокомплексов в средней тайге отмечено лишь в поймах и поселках. Во 2-ой половине лета население птиц повсеместно в 1,5-2 раза менее разнообразно, чем в северной тайге. Это объясняется более ранним и интенсивным летне-осенним пролетом птиц в северной тайге. Такие же отличия прослеживаются и по фоновым видам.

Южная тайга Прииртышья и Приобья. Общая особенность

пространственных изменений плотности населения птиц та же, что и в предыдущих таежных подзонах Западной Сибири: наибольшие показатели характерны для поселков и пойм крупных рек, средние - для лесных надпойменных ландшафтов и низинных болот, наименьшие - для верховых и переходных болот. В поселках в южной тайге птиц втрое больше, чем в северной и в 1,5 раза больше, чем в средней. В пойме их в среднем несколько меньше, чем в северной тайге, но на 30-70% больше, чем в средней. В лесных и лесопольевых внепойменных ландшафтах южной тайги птиц в 1,5-2 раза меньше, чем в северной тайге, а по сравнению со средней во столько же раз больше. На низинных южнотаежных болотах общее обилие птиц в 1,5-3 раза меньше, чем на северотаежных, и лишь на залесенных надпойменных - примерно в 1,5 раза больше. На надпойменных верховых болотах в южной тайге птиц почти втрое меньше, чем в северной тайге, но почти в 1,5 раза больше, чем в средней. Водораздельные южнотаежные болота привлекают в 7 раз меньше птиц, чем надпойменные в северной тайге, в 1,5 раза меньше, чем в средней и в 2,5 раза меньше, чем в южной. Характер летней динамики населения в сходных условиях всех таежных подзон в общих чертах совпадает.

Одним из главных доминантов по обилию в южной тайге становится пухляк, причем не только во 2-ой половине лета, как в средней тайге, но и в первой. Юрок, часто встречающийся как преобладающий вид в средней и особенно в северной тайге, в южной выступает в этом качестве лишь в отдельных урочищах. В списке доминантов лесных ландшафтов южной тайги впервые появляются такие виды, как теньковка, ополонник, обыкновенная овсянка, садовая камышевка, зяблик. Заметно чаще в их число входит рябчик. На болотах в преобладающие виды "выходят" серая славка, барсучок, тетерев, обыкновенная овсянка, жулан, а из пролетных видов - лапландский подорожник. В пойменных ландшафтах это - скворец, мухоловка-пеструшка, полевой воробей. В долинных поселках в качестве доминантов начинают встречаться скворец и береговая ласточка. Остальные виды отмечались и в более север-

ных подзонах.

В лесных и пойменных лесолуговых ландшафтах в южной тайге богатство видового состава в I-ой половине лета выше, чем в средней и северной (на верховых болотах - наоборот). Во 2-ой половине лета в лесных пойменных ландшафтах отмеченный ранее характер отличий нарушается. В северной тайге за счет раньше начавшейся интенсивной прикочевки птиц разнообразие населения выше, чем в средней, и лишь несколько ниже, чем в среднем по южной тайге.

По сравнению с северной и средней тайгой, в южной отмечается дальнейшее увеличение доли представителей европейского, а в пойменных местообитаниях и на низинных болотах китайского типа фауны.

Биомасса птиц в поселках в среднем в 1,5 раза больше, чем в средней, и вдвое больше, чем в северной тайге. Для пойм в среднем по южной тайге показатели такие же, как и в средней, но почти вдвое ниже, чем в северной тайге. Правда, в пойме Оби в пределах южной и северной тайги биомасса птиц почти одинакова и в 1,5 раза выше, чем в средней. В высокой сухой пойме Иртыша за счет меньшего обилия уток и куликов биомасса птиц в 1,5-2 раза меньше, чем в пойме Оби.

В южной тайге, по сравнению со средней и особенно с северной, значительно чаще как доминант по биомассе в лесных урочищах встречается рябчик, на болотах - тетерев, а на водоемах - свиязь и чирок-трескунок. Впервые в их число попадают кряква и красноголовый нырок.

Показатели плотности населения, биомассы и биоэнергетики в Приобье и Прииртышье весьма сходны. В поймах и лесных ландшафтах количество потребляемой энергии в южной тайге меньше, чем в северной, но больше, чем в средней. На верховых болотах суммарные энергетические затраты сообществ птиц с севера на юг уменьшаются.

Южная тайга Приангарья. Плотность и динамика населения птиц в аналогичных местообитаниях южной тайги Приангарья, Приобья и Прииртышья в общем сходны, хотя в Приангарье общее обилие птиц несколько ниже, чем в долинах Иртыша и Оби,

и несколько больше, чем на междуречьях Приобья.

Состав преобладающих птиц южной тайги Западной и Средней Сибири довольно сходен. В Приангарье в качестве доминантов чаще встречаются московка и большой пестрый дятел, появляется оливковый дрозд, сибирский жулан и черная ворона. В то же время из числа преобладающих видов выпадают зяблик, жулан, серая и садовая славки, садовая камышевка, барсучок, луговой чекан, камышевая и обыкновенная овсянки.

Фаунистический состав населения птиц закономерно изменяется в меридиональном направлении. В I-ой половине лета в темнохвойной тайге на долю сибирского типа фауны в Прииртышье приходится 37% видового состава, в Приобье - 41%, а в Приангарье - 54%. Еще резче изменяется доля этого типа по числу особей (соответственно 49, 53 и 77%). Участие представителей европейского типа в том же направлении уменьшается (по видовому составу - 26, 25 и 13%, по числу особей - 22, 20 и 2%). Во вторичных ассоциациях изменения меньше, или даже имеются отклонения от отмеченного характера отличий. В среднем по всей территории сходство в фаунистическом составе выше, особенно в Западной Сибири - за счет населения болот и низких широких пойм.

Подтаежные леса Приобья. В каждом из ландшафтов подтаежных лесов держится несколько больше птиц, чем в аналогичных южнотаежных, но в среднем по подзоне их меньше. Доминируют в общем те же виды, что и в южной тайге. Только рябинник и весничка в подтаежных лесах входят в число доминантов, а в южной тайге они второстепенны. Существенных отличий в соотношении различных типов фауны в подтаежных лесах и южной тайге не прослеживается. В лесных и лесопольных ландшафтах, на низинных болотах и водоемах биомасса птиц здесь больше, чем в южной тайге. Только в пойменных лесолуговых ландшафтах значения в среднем равны (больше, чем в пойме Иртыша и меньше, чем в Приобье).

Во всех ландшафтах подтаежных лесов по сравнению с южнотаежными аналогами количество трансформируемой птицами энергии выше. Большая часть энергетических потребностей

птиц, так же, как и везде, удовлетворяется за счет беспозвоночных.

Северо-Восточный Алтай. В предгорной лесостепи в I-ой половине лета в число доминантов входят чечевица, черноголовый чекан, скворец, полевой жаворонок и рябинник. Этот дрозд вместе с обыкновенной овсянкой занимает по обилию два первых места в березово-осиновых лесах предгорий. На болотах этого высотного пояса доминируют сверчки (певчий и пятнистый), а в низкорослом — лесной конек. Последний — один из наиболее массовых доминантов пояса смешанных и лиственных лесов. Реже в число преобладающих видов здесь входят пухляк, рябинник, чечевица, большая синица и садовая камышевка. Весьма специфичны доминанты в черневой тайге (пухляк, чернозобый дрозд и московка).

Во всех урочищах таежного среднегорья в числе преобладающих видов встречается пухляк и, кроме него, нередко поползень, теньковка, реже кедровка, зарничка, а на гарях — садовая камышевка. Во всех гольцовых урочищах и в предгольцовье в составе доминантов отмечена зарничка; кроме нее, в редколесьях чернозобый дрозд, а в тундрах горный конек (в каменистых тундрах также белая куропатка и кедровка).

Во всех поселках доминируют воробьи (полевой и домовый) и деревенская ласточка. Кроме них, для предгорных сел характерен скворец, а для низкогорных — белая трясогузка. На водоемах чаще всего преобладают горная трясогузка и перевозчик, реже белая трясогузка, черныш, а на озерах — утки (кряква, большой крохаль, гоголь и красноголовый нырок).

Во 2-ой половине лета состав доминантов существенно меняется. В лесостепи, кроме рябинника, в их число входят овсянки (обыкновенная, дубровник и белошапочная), перепел и щегол. На предгорных болотах вместо пятнистого сверчка преобладающим видом становится рябинник. Во всех урочищах лесных и редколесных ландшафтов непременно доминирует пухляк. Кроме него в преобладающие виды входят: в предгорно-низкогорных местообитаниях — большая синица, лесной ко-

нек, московка, серая славка, теньковка; на болотах - певчий сверчок и черноголовый чекан. В таежном среднегорье, кроме пухляка, список доминантов часто включает поползня, реже садовую камышевку, дубоноса и кедровку. В редколесьях преобладают, кроме пухляка, зарничка, поползень и бурая пеночка. На гольцах, так же как и в I-ой половине лета, основной доминант - горный конек; кроме того, в ерниковых тундрах преобладают бурая пеночка и варакушка, а в каменистых - завирушки (черногорлая, гималайская и сибирская).

В поселках список преобладающих видов изменяется меньше: в предгорьях из их числа выпадает скворец, а в низкогорье добавляется лесной конек. На водоемах изменения тоже незначительны: списки не включают уток, за исключением кряквы.

Фаунистический состав населения птиц Северо-Восточного Алтая в предгорных ландшафтах следует считать сибирско-европейским (на болотах со значительным участием монгольского и китайского типов). В большинстве собственно горных ландшафтов состав европейско-сибирский, лишь в каменистой тундре он скорее тибетско-сибирский.

#### ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИЗОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Влияние миграций на состав и плотность летнего населения. Количество птиц, отмеченных на предгнездовом пролете, неуклонно убывает с севера на юг (в Приобье с северо-запада на юго-восток). Это объясняется фенологическим запаздыванием пролета в северных подзонах и ограниченностью срока наблюдений (значительное количество мигрантов еще учитывается севернее, в то время как южнее пролет их проходит до начала наблюдений). Кроме того, интенсивность пролета в более или менее сходных условиях увеличивается к востоку, что вероятно тоже связано с запаздыванием весны по мере увеличения в том же направлении континентальности климата.

Количество откочевывающих местных птиц за время наблюдений уменьшается к северу, к востоку и в горах юга Сибири по сравнению с равниной. Послегнездовая прикочевка на-

ибо более интенсивна в долине Оби в южной и северной тайге и несколько меньше в подтаежных лесах. Наименьшие значения отмечены для средней тайги, междуречий южной тайги и Северо-Восточного Алтая. Подобный характер прикочевки связан с ранней миграцией лесотундровых видов. В южных подзонах значительное количество мигрантов определяется, вероятно, прикочевкой птиц из таежных участков гор юга Сибири при их движении вниз и к северу, а также отчасти кочевкой птиц северных подзон к югу. Совпадение этих встречных потоков и определяет значительное увеличение численности птиц.

Общее количество мигрантов в пред- и послегнездовое время (за июнь, июль и август) в Приобье было наибольшим в северной и южной тайге, меньшим - в подтаежных лесах и, особенно, в средней тайге. Подобный характер распределения числа мигрантов связан в северной тайге с весьма напряженным предгнездовым и послегнездовым пролетом, а в южной тайге и подтаежных лесах - в основном с послегнездовым перераспределением. В южной тайге наибольшее количество мигрантов отмечено в долине Оби, минимальное в среднем по Северо-Восточному Алтаю и на западно-сибирских равнинных междуречьях, среднее - в Прииртышье и Приангарье. Подобные соотношения, видимо, связаны с концентрацией птиц открытых пространств в долинах крупных рек с луговыми поймами и кочевкой лесных видов широким фронтом.

Общее количество местных птиц в Приобье уменьшалось от подтаежных лесов и Алтая к средней тайге, а потом увеличивалось в северной. Минимальные показатели отмечены в средней тайге и на междуречьях в южной.

В итоге влияния миграций фактическое (динамическое) общее обилие птиц в долинах крупных рек было наибольшим в северной и южной тайге, меньшим в подтаежных лесах и особенно в средней тайге. В долинах менее крупных рек и в придолинных участках (Приангарье и Алтай) показатели ниже; минимальны они для междуречий южной тайги. Доля мигрантов в этом количестве (за июнь-август) составляет в Приангарье и долине Оби 48-55%, а на западно-сибирских междуречьях



южной тайги, в Прииртышье и на Алтае - 31-37%. Характер пространственных изменений плотности гнездования и динамического обилия совпадает. Число гнездящихся птиц в пересчете на июнь-август меньше динамического обилия в средней и южной тайге в 2,6-2,7 раза, а в крайних подзонах в 4,1 и 5,2 раза (в Приангарье и на Алтае соответственно в 4,2 и 3,9 раза).

Число видов мигрирующих птиц в Приобье не одинаково в разных подзонах. В период предгнездового пролета наибольшие показатели отмечены в средней и южной тайге и гораздо меньшие в крайних подзонах, что связано, видимо, с меньшим сроком наблюдений в последних. В южной тайге наибольшее число пролетных видов свойственно долинам Оби и Иртыша, меньшее - Приангарью и минимальное - западно-сибирским междуречьям. На Алтае оно чуть выше, чем на западно-сибирских междуречьях южной тайги.

Число откочевывающих видов (из числа местных птиц) было наибольшим на Алтае и в южной тайге и уменьшалось к северу и югу от нее. Это изменение, видимо, определяется общим числом видов, свойственных Северо-Восточному Алтаю и отдельным подзонам.

Количество видов птиц, прикочевывающих во 2-ой половине лета, убывало к северу и северо-западу вплоть до средней тайги, а потом несколько увеличивалось в северной тайге. В южной тайге число прикочевывающих видов птиц тем больше, чем шире и менее залесена долина, а минимальное разнообразие отмечено на западно-сибирских междуречьях.

Доля представителей различных фаунистических типов среди мигрантов, их абсолютное количество подвержены сравнительно четким пространственным изменениям. Так, среди птиц, отмеченных на предгнездовом пролете, участие восточных типов фауны уменьшается к западу (в Приобье к северо-западу), и только в северной тайге их доля вновь увеличивается. Участие европейских видов в Приобье к северо-западу уменьшается, а в пределах южной тайги к западу возрастает. Представители арктического типа преобладают в северных подзонах

и на междуречьях южной тайги; в долинах в пределах той же подзоны их значительно меньше. Совсем не встречены они нами в подтаежных лесах и Северо-Восточном Алтае, поскольку пролет их проходит весной.

Среди откочевывающих птиц участие восточных типов выше всего на междуречьях южной тайги и в Северо-Восточном Алтае. Почти одинакова их доля во всех долинных ключевых участках. Участие и абсолютное количество представителей европейского типа фауны на равнине уменьшается к востоку и северо-западу, хотя несколько увеличивается в северной тайге и уменьшается в горах. Абсолютные показатели суммарного обилия откочевывающих птиц на равнине убывает к северу, востоку и с подъемом в горы.

Территориальные изменения плотности населения, разнообразия, биомассы и биоэнергетических показателей. Известно, что в пределах лесной зоны плотность и разнообразие населения животных к северу убывает. Для населения птиц Приобья это справедливо, видимо, лишь для среднегодовых показателей. Летом, по крайней мере в отдельные годы, отмечается существенно иной характер изменений. Это в значительной мере обусловлено особенностями предгнездового пролета птиц и их послегнездовыми кочевками. Севернее, в связи с запаздыванием весеннего развития природы и более коротким летом, предгнездовой пролет заканчивается позднее, а летне-осенние кочевки начинаются раньше, чем южнее. В северной тайге кочевки более интенсивны за счет повышенной концентрации птиц. Позднее то же количество птиц рассредоточивается по всей лесной зоне. Поэтому летом, особенно во 2-ой половине лета, для северной тайги отмечаются более высокие показатели, чем в средней тайге, а иногда и в более южных подзонах. В значительной мере, видимо, это специфика долин крупных рек, по которым пролет особенно интенсивен, а также южной части северной тайги. Более высокая плотность населения птиц свойственна северной тайге еще и потому, что здесь, в связи с разреженностью древостоев, начинают в значительном количестве встречаться птицы северотаежных редко-

лесий и лесотундры. Видимо потому, что в северной тайге климат более благоприятен, чем в лесотундре, плотность популяций этих видов очень высока, хотя, возможно, и не каждый год. В более южных подзонах они встречаются редко или не гнездятся вообще из-за изолированности небольших болот друг от друга и резко выраженной олиготрофности обширных водораздельных массивов. К северу богатство минерального питания болот возрастает, они приближаются к переходным или становятся гетеротрофными. Поэтому, видимо, кормность их выше, чем в южных подзонах, что позволяет гипоарктическим видам заселять эти территории с высокой плотностью.

В связи с этим конфигурация отличий в основных параметрах населения лишь иногда представима в виде пирамиды, то есть к северу прослеживается неуклонное уменьшение значений. В большинстве остальных случаев конфигурация напоминает не пирамиду, а башню, подобную шахматной ладье, то есть значения сначала уменьшаются к северу вплоть до средней тайги, а потом увеличиваются в северной. Нередко основание пирамиды или "башни" меньше ожидаемого. Обычно это связано с тем, что в подтаежных лесах из-за интенсивного хозяйственного использования (распашка, перевыпас скота), отмечаются меньшие значения, чем в сходных ландшафтах южной тайги.

На низинных, особенно пойменных, болотах различия или невелики, или вообще отсутствуют. Видимо, это обусловлено сходством в их продуктивности. На верховых болотах прослеживается инвертированно-пирамидальный тип изменений, то есть для северной тайги характерны наибольшие значения, а к югу они уменьшаются. Это совпадает с увеличением к югу олиготрофности болот и уменьшением обилия гипоарктических и бореально-гипоарктических видов.

В пределах южной тайги меридиональная изменчивость плотности, биомассы и остальных сравниваемых показателей невелика и проявляется в виде слабой тенденции к их уменьшению к востоку. Гораздо большее влияние оказывают особенности рельефа, в частности - близость к долинам рек, по которым миграции идут интенсивнее, чем на междуречьях.

Анализируя изменение суммарных значений обилия птиц, биомассы и прочих показателей в Северо-Восточном Алтае в летний период, можно отметить принципиальное сходство широтных (подзональных) и высотно-поясных изменений летнего населения птиц. Оно связано с ухудшением гидротермического режима (соотношения тепла и влаги) к северу и с увеличением абсолютной высоты местности, которое проявляется через общую продуктивность сообществ. В наиболее общей форме изменчивости суммарных параметров населения птиц свойствен "башнеобразный" тип изменений со значительным уменьшением значений в сильно измененных хозяйственной деятельностью человека подзонах и поясах. Его образует исходная тенденция уменьшения показателей к северу и с подъемом в горы. Создание малопродуктивных монокультурных агроценозов (распашка) приводит к обеднению населения птиц в предгорной и в подтаежной части. Естественное увеличение всех показателей прослеживается как по редкостойной северной тайге, так и по предгорным редколесьям, по сравнению с типично таежными ландшафтами (соответственно средней тайги и среднегорья). Это связано с временным эколого-климатическим благополучием северотаежных и предгорных территорий для птиц в летний период - с увеличением светового дня и меньшим затенением наземных ярусов.

Доминирующие виды. Общее количество доминантов на изученной территории составляет: по численности 88 видов, по биомассе - 78, по биоэнергетике - 91 вид. По обилию, как правило, преобладают мелкие воробьиные, по биомассе - крупные охотничье-промысловые птицы, а по биоэнергетическим показателям - наиболее многочисленные из мелких птиц или относительно крупные и не редкие виды. Наряду со специфичными доминантами почти всегда имеются виды, преобладающие в аналогичных ландшафтах двух и более подзон. В диссертации при описании населения птиц приведены виды, доминирующие в отдельных ландшафтных урочищах. Кроме того, охарактеризовано распределение преобладающих видов по ландшафтам.

Фаунистический состав. Доля сибирских видов и транспалеарктов от северной тайги к югу (в Приобье к юго-востоку)

чаще уменьшается, а европейских и китайских увеличивается. Это связано с тем, что представители европейского и китайского типов более теплолюбивы и имеют большую численность в лиственных лесах и лесолуговых формациях южных подзон. Уменьшение их обилия к северу (в Приобье к северо-западу) снижает их участие в населении; за счет этого увеличивается доля сибирского типа и транспалеарктов.

В южной тайге Западной и Средней Сибири доля представителей сибирского типа по видам и особям к востоку увеличивается, а европейского уменьшается (участие транспалеарктов примерно одинаково). В Северо-Восточном Алтае в среднем доля представителей сибирского типа выше, чем в равнинной южной тайге Западной Сибири, но меньше, чем в Приангарье. Для представителей европейского типа фауны отмечены обратные изменения.

Градиентная структура животного населения в нашем понимании - это общий характер изменений сходства сообществ, рассматриваемый по какому-либо из выбранных градиентов условий обитания. По индексам сходства по широтному градиенту выделяется три ряда сообществ птиц: естественных ландшафтов суши, поселков и водоемов. Сходство внутри этих рядов выше, чем между ними. Внутри естественных ландшафтов суши существенные отличия прослеживаются в срединных подзонах между населением низких луговых пойм и залесенных ландшафтов. В периферических подзонах залесенность внепойменных местообитаний меньше (в северной тайге - из-за климатического угнетения, в подтаежных лесах - из-за вырубок и распашки). Поэтому общность населения птиц в них и в пойме Оби больше, чем в срединных подзонах. Кроме того, сходство высокой, ныне сухой и редко заливаемой поймы Оби в пределах подтаежных лесов с надпойменными лесопольевыми ландшафтами увеличилось, видимо, после зарегулирования стока Оби Новосибирской ГЭС.

Дифференциация населения птиц поселков, а также водоемов несколько меньше, чем группы внепойменных и особенно пойменных вариантов. Периферические подзоны обладают боль-

шим внутренним сходством, чем срединные. В естественных ландшафтах суши четкость подзональных отличий увеличивается к северу. Наиболее резкая смена в населении прослеживается между северной и средней тайгой, причем как в пойме, так и в надпойменных местообитаниях. Подзональные смены проявляются в населении птиц всех ландшафтов, но в поселках и на водоемах типологическое сходство выше. При более детальном рассмотрении сообществ птиц естественных ландшафтов суши лишь северотаежные "наборы" их более сходны между собой, чем с соответствующими типологическими аналогами соседних подзон.

На Алтае градиентная (по абсолютным высотам) и типологическая структура летнего населения птиц весьма сходны.

Пространственно-типологическая структура животного населения в нашем понимании - это общий характер его территориальных изменений, выявляемый по "морфологическому" сходству различных сообществ, независимо от их сопряженности на местности. Под морфологическим сходством понимается общность состава слагающих население видов и их численности. Анализируя такие структуры, выявляют факторы среды, которые в основном определяют территориальную неоднородность сообществ. Для выявления таких структур использованы методы автоматической классификации с определением сходства выделяемых групп. Суть этих методов заключается в выявлении групп сообществ, более сходных между собой, чем с остальными вариантами населения. По набору вариантов населения, вошедших в группы, ищутся факторы среды, одинаково проявляющиеся на территории данных ландшафтных урочищ. Ряды таких групп в случае их последовательного и существенного сходства, как правило, совпадают с изменением в проявлении доминирующих по влиянию факторов среды. Поэтому пространственно-типологическая структура населения птиц описывается в основном в причинных или коррелятивных терминах, как изменение сходства в связи с основными факторами, определяющими неоднородность сообществ. Сами расчеты, естественно, не дадут основания для утверждения о причинно-

следственной связи. О ней можно говорить лишь в том случае, если это утверждение не противоречит всей сумме накопленных в орнитологии данных. Поэтому такие структуры служат не столько для выявления новых, неизвестных ранее факторов, определяющих изменчивость сообществ птиц, сколько для отбора из уже известных в принципе, но доминирующих на данной, конкретной территории.

Расчеты показали, что в Северо-Восточном Алтае характер пространственных изменений определяется в основном высотной поясностью и залесенностью. В отдельно взятых подзонах равнинной тайги доминирующие изменения в населении птиц связаны с залесенностью, увлажнением и продуктивностью биоценозов (обеднением в связи с распашкой и ухудшением минерального питания фитоценозов на верховых болотах). При совместном рассмотрении населения лесной зоны в целом, прослеживаются подзональные отличия. Влияние подзонального изменения климата в средней тайге и южных подзонах менее значимо, чем ранее описанных факторов, а в северной тайге — наоборот. Включение в анализ проб из Северо-Восточного Алтая не меняет общих представлений о структуре летнего населения. Добавляются лишь отличия, связанные с режимом гольцово-предгольцовых ландшафтов, для остальных же наборов имеются равнинные аналоги.

#### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

Под пространственной организацией животного населения понимается набор и взаимосвязь факторов среды, описываемый вместе с пространственной структурой сообществ, которую они определяют. Иными словами, это организующая, упорядочивающая часть системы взаимодействия животного населения и его среды, рассматриваемая вместе с общими закономерностями изменчивости сообществ в пространстве. Сложность, громоздкость описания территориальной организации населения вынуждает рассматривать ее дважды — сначала в основном пространственную структуру сообществ в связи с факторами среды, а затем иерархию образующих ее факторов, с

повтором некоторых особенностей изменений населения птиц по территории.

Методы оценки связи изменчивости среды и пространственной неоднородности животного населения. Автоматическая классификация и методы выявления пространственно-типологической структуры сообществ сужают круг факторов среды, обуславливающих изменчивость животного населения, связь с которыми нужно исследовать. Прямой перебор всех возможно значимых факторов и их сочетаний очень трудоемок, так как список их практически бесконечен. Кроме того, вероятен пропуск весьма информативных сочетаний.

Количественному анализу связей пространственных изменений населения птиц с неоднородностью среды препятствует ряд трудностей. Одно из главных затруднений вызвано отсутствием количественных оценок изменений факторов среды в том масштабе, в котором проведено изучение сообществ птиц. Поэтому для расчетов нами использовались качественные (балльные, ранговые) оценки проявления факторов. Например, увлажнение - высокое (болота), среднее (полузаболоченные территории) и низкое (суходолы). Такие оценки позволяют вычислить силу связи изменений среды и сообществ. Расчеты ведутся через реакцию птиц на среду. Эта реакция выражена в коэффициентах сходства разных природно-территориальных комплексов животных. Для оценки связи изменчивости населения птиц и среды применены методы качественного факторного анализа и качественной линейной аппроксимации (Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А., в книге Ю.С. Равкина, 1978). Аппроксимацией называется приближенное выражение каких-либо величин через другие, более известные величины. Этот метод можно использовать для объяснения изменений одной величины через отличия в другой. Например, территориальную изменчивость населения птиц можно объяснить изменением среды. Такое объяснение правомерно, если всей суммой накопленных в орнитологии знаний установлена причинно-следственная зависимость распределения птиц от среды их обитания. Этот же способ можно исполь-



зовать для прогнозирования территориальной изменчивости сообществ в том случае, если получение сведений о среде проще и менее трудоемко, чем непосредственный учет птиц. Получение качественных характеристик местности по ландшафтным, геоботаническим, лесотаксационным картам и аэрокосмическим снимкам действительно намного проще, чем учеты птиц. Поэтому индикация изменчивости их населения на необследованных территориях таким способом целесообразна. Кроме того, прогнозы, в случае их проверки и совпадения с эмпирическими данными, могут служить показателем надежности (правомерности) объяснения изменчивости сообществ неоднородностью среды.

Видовой состав населения птиц и их обилие в значительной степени зависят от географической специфики ландшафтных урочищ. Выявленные пространственно-типологические структуры сообществ - наглядное тому доказательство. Поэтому можно утверждать, что величина коэффициентов сходства орнитокомплексов связана с изменением характеристик значимых для птиц факторов среды. Если сила такой связи значительна и проявляется относительно постоянно, можно надеяться на удовлетворительную аппроксимацию территориальной изменчивости сообществ птиц факторами среды.

В этом разделе, кроме того, описываются способы учета нелинейности влияния факторов (случаи не прямо- или обратно пропорциональных зависимостей), способы оценки полноты набора структурообразующих факторов и его достаточности для объяснения и прогнозирования. В последующих разделах по разрезам и в целом по всем материалам характеризуются сила и общность связи изменений населения птиц с факторами среды и природными режимами (неразложимыми сочетаниями факторов). В качестве примера приводится фрагмент таблицы, включающей наиболее значимые в среднем факторы и сочетания. В качестве меры силы и общности связи используется объясненная (учтенная) дисперсия, то есть та часть изменчивости коэффициентов сходства, которая аппроксимируется всеми выявленными факторами или индивидуально

каждым из них. В последнем случае за счет их корреляции сумма частных оценок учтенной дисперсии может превышать 100%. Поэтому силу и общность индивидуального проявления факторов можно трактовать как полноту аппроксимации только одним данным фактором или режимом.

Система факторов среды, аппроксимирующих изменчивость населения птиц. Линейная качественная аппроксимационная модель, построенная по признакам среды и матрицам коэффициентов сходства птичьего населения, позволяет прогнозировать изменения сообществ на необследованных участках. Прогноз осуществляется на эту местность по известным для нее факторам среды. Предварительно традиционным методом наименьших квадратов определяется сила влияния этих факторов на изменение коэффициентов сходства населения птиц на уже обследованной территории (коэффициенты перелома). Собранные здесь данные служат таким образом "обучающей" выборкой, то есть материалом для определения этих коэффициентов. С их помощью осуществляется интерполяция на участки со сходным проявлением фактора. Такой прогноз можно рассматривать как интерполяцию по частям, по долевым действиям наиболее значимых факторов. Известен принцип интерполяции по полным аналогам. Однако, он обладает некоторыми недостатками. Во-первых, полный аналог может быть не обследованным. Во-вторых, результаты учетов, проведенных в одном и том же месте разными учетчиками, в разное время дня, в начале или конце сезона и пр., будут непременно различаться. Поэтому полная интерполяция (сто процентное сходство) заведомо ошибочна. Кроме того, чаще встречаются случаи, когда по той или иной причине оказываются не обследованными отдельные урочища. На других ключевых участках есть их аналоги, но они отличаются отдельными признаками - принадлежат другим подзонам, регионам, ландшафтам и т.д. В этом случае допустима лишь долевая интерполяция. Предлагаемый метод позволяет осуществить ее с помощью аппроксимационной модели, если все важнейшие признаки среды учтены для данной местности и эти факторы оказывают приблизительно такое же

Индивидуальная и множественная оценка связи факторов среды и пространственной неоднородности летнего населения птиц Северо-Восточного Алтая, лесной зоны Западной Сибири и Приангарья в I-ой и 2-ой половинах лета (фрагмент таблицы)

Факторы среды и природные режимы	Объясненная дисперсия, %											
	Южная тайга				лесная зона Приобья		Северо-Восточный Алтай		лесная зона Западной Сибири и Приангарья		Северо-Восточный Алтай	
	Прииртышье и Приобье		Прииртышье, Приобье и Приангарье									
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II		
Залесенность	61	55	59	43	38	30	36	55	43	46		
Макрозалесенность (исключая северную тайгу)	22	39	31	38	21	22	33	35	31	35		
Лесной тип ландшафта	31	24	34	29	12	15	40	54	30	32		
Состав лесообразующих пород	25	18	21	12	18	13	42	47	20	18		
Продуктивность биоценозов	19	17	19	12	13	10	35	40	15	14		
Антропогенное влияние	12	10	6	13	12	12	22	21	15	14		
Высотная поясность	-	-	-	-	-	-	57	63	11	10		
Фаунистическая провинциальность	-	-	7	3	-	-	42	41	10	8		
Всего	87	83	80	77	80	75	87	89	81	77		

влияние, как и в обучающей выборке. Таким образом, индикация возможна на частично обследованные территории, или же не обследованные, если в отношении их есть уверенность, что состав и структура населения не изменяется очень резко по сравнению с вариантами обучающей выборки. Иными словами, система признаков должна быть достаточно полной для районов, на которые составляется прогноз.

Индивидуальные оценки связи выполняют в основном описательную роль. В этой системе фигурируют даже слабо влияющие признаки, поскольку и это представляет интерес, особенно, если существует иное представление о их воздействии. Однако прогнозная система должна включать оптимальное количество признаков - для сокращения затрат на расчеты и уменьшения возможного воздействия случайных сочетаний. Тем не менее, такая система имеет не только прогнозную, но и познавательную ценность, поскольку существенно дополняет наши, как правило, сильно упрощенные представления о влиянии среды на распределение птиц.

Система признаков подобрана нами в целом для территории лесной зоны Приобья, Северо-Восточного Алтая, южной тайги Прииртышья и Приангарья. Для контрольных прогнозов отобрано 70 наиболее информативных вспомогательных признаков. Из них для I-ой половины лета целесообразно использовать только 49, для 2-ой - 52. Они образованы более или менее сложными сочетаниями или отдельными грациями 17 сравнительно простых факторов. Это залесенность, макрозалесенность, мозаичность, региональность, фаунистическая провинциальность, абсолютные высоты местности, высотная поясность, подзональное изменение климата, увлажнение, состав лесообразующих пород, антропогенное влияние (застроенность, вырубка леса, выпас скота, сенокосение, распашка), продуктивность и обеспеченность фитоценозов минеральным питанием, остепненность, размер болотных массивов, наличие водоемов высокой трофности, наличие ерников.

В диссертации приведена таблица наиболее значимых вспомогательных признаков, используемых далее при конт-

рольных прогнозах, с указанием силы проявления факторов и дается их текстовая характеристика.

Оценка полноты и эффективности объяснения пространственной неоднородности сообществ. Линейные аппроксимационные модели, построенные нами по признакам среды, для I-ой и 2-ой половины лета объясняют соответственно 81 и 77% дисперсии матриц коэффициентов сходства птичьего населения (по всем нашим материалам). В отдельных региональных подвыборках полнота объяснения относительно высока и колеблется от 75 до 89%. Для определения ее прогностической эффективности из выборки была исключена каждая четвертая проба (25 из 106 имеющихся в нашем распоряжении). В оставшейся подвыборке системой признаков объясняется 80 и 78% дисперсии матриц. На основе оставшейся части матрицы и признаков среды спрогнозированы коэффициенты сходства исключенных проб между собой и этих проб с оставшимися в обучающей выборке (всего по I-ой и 2-ой половине лета 4650 коэффициентов). Спрогнозированные матрицы вычтены из полученных по эмпирическим показателям. Доля дисперсии остаточных матриц всего на 4 и 7% больше необъясненной изменчивости в обучающих выборках (в I-ой и 2-ой половинах лета). Таким образом, проверочный прогноз не намного хуже того уровня изменений в населении птиц, который мы можем понять и объяснить.

Расхождение прогнозных коэффициентов с полученными по эмпирическим данным таково. В I-ой половине лета из 2325 значений полностью совпало 11% (во второй - 9%), расходятся на  $\pm 1-3$  единицы - 51% (48%), на  $\pm 4-6$  единиц - 24% (29%), на  $\pm 7-10$  единиц - 10% (13%) и на  $\pm 11-25$  (11-29) единиц - 4% (8%). Если учесть, что нижний порог значимого сходства при выявлении структуры населения в этой совокупности равен 15 (18) единицам, а 86 (80%) значений различается всего до 6 единиц, эти расхождения следует считать допустимыми, а прогноз - удачным.

Таким образом, можно с уверенностью утверждать, что собранный нами материал по территориальной изменчивости населения птиц районов работ достаточно представительен,

его объяснение можно считать сравнительно полным и эффективным. В разделе приводятся результаты исключения и прогноза на территории отдельных ключевых участков и подзон. Все расчеты, кроме прогнозов на северную тайгу, дали хорошее или очень хорошее совпадение (не менее 65% учтенной дисперсии). Лишь в северной тайге специфика населения птиц настолько велика, что коэффициенты сходства на эту территорию не могут быть вычислены при полном отсутствии сведений об орнитокомплексах этой подзоны.

За пределами обследованных участков индикация была менее удачной\*. Результат был хорошим по долине Оби в лесостепи с дополнительным анализом части вновь собранных материалов. Без дополнительного анализа прогноз был удовлетворительным (60-64% учтенной дисперсии). На междуречьях северных подзон и подтаежных лесов удалось достичь удовлетворительного результата только для I-ой половины лета с частичным дополнительным анализом.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе выполнения работы проведены учеты птиц на маршрутах протяженностью 13350 км. Материалы собраны в период с 1961 по 1973 г. на трех географических разрезах: меридиональном (в Приобье - в северной, средней, южной тайге и подтаежных лесах), широтном (в южной тайге Прииртышья, Приобья и Приангарья) и высотно-поясном (в Северо-Восточном Алтае от предгорной лесостепи через лесные пояса до предгорьцовых и горьцовых ландшафтов). Методическим основанием для сбора материала послужил специально разработанный автором комплекс приемов учета птиц. Его использование позволяет получать показатели обилия близкие к абсо-

---

\* Для сопоставления прогнозных оценок сходства и полученных по эмпирическим данным использованы материалы за 1976-1978 г., предоставленные сотрудниками лаборатории экологии и зоогеографии Биологического института СО АН СССР Л.Г. Вартапетовым, С.М. Цыбулиным и Б.Н. Фоминым.

лутным и сравнимые по сезонам. Методика прошла широкую апробацию в работах других исследователей, которые успешно используют ее во все сезоны и в самых разнообразных ландшафтных условиях. Массовый и стандартно собранный материал позволил использовать для обработки и последующего применения специальные методы многомерной статистики. Общий анализ полученных материалов позволяет сделать следующие выводы.

1. Состав и плотность летнего населения птиц в значительной мере определяются миграциями: в среднем мигранты составляют половину летних сообществ птиц. Доля пред- и послегнездовых мигрантов наиболее велика в населении птиц северной и южной тайги, а в горах - в низкогорье. Было установлено, что причина такой неоднородности заключается в сроках продвижения птиц к северу на гнездование и к югу в послегнездовой период. В горах зона повышенной концентрации образуется за счет наложения встречных потоков птиц равнинных популяций, стремящихся в послегнездовой период к югу и вверх по макросклону и горнолесных птиц, перемещающихся из среднегорья вниз и к северу.

2. Летняя динамика населения птиц определяется соотношением интенсивности откочевок и прикочевок. В соответствии с этим нами введено представление об эмиграционном, иммиграционном, динамически-равновесном и  $\gamma$ -образном (эмиграционно-иммиграционном) типах динамики летнего населения птиц (по степени сбалансированности процессов эмиграции и иммиграции птиц). Тип динамики определяется продуктивностью биоценозов, наличием доступных кормов в поселках и концентрацией птиц на оптимальных территориях, включая экологические русла пролета.

Плотность и разнообразие населения птиц, его биомасса и суммарная интенсивность энергетического потока, проходящего через популяции птиц, в соответствии с напряженностью миграций определяются теми же причинами. При сходной продуктивности биоценозов общее видовое богатство орнитокомплексов возрастает при увеличении разнородности

растительности в связи с частичными антропогенными изменениями ландшафтов.

3. В результате проведенной работы выявлена значительная аналогия высотно-поясных и широтных изменений разнообразия и плотности населения птиц, их суммарной биомассы и биоэнергетических показателей. В соответствии с этим нами введено представление об исходных типах территориальной изменчивости сообществ птиц - пирамидальном, инвертированно-пирамидальном и башнеобразном. Первый характеризуется убыванием показателей к северу и с подъемом в горы, второй - в обратном направлении, а третий образуется при большом обилии птиц в северной редкостойной тайге по сравнению со средней и в предгорных редколесьях - по отношению к таежному среднегорью. Существенно, что чаще всего изменение показателей идет по башнеобразному типу. При этом в подтаежных лесах и предгорной лесостепи обычно отмечается уменьшение показателей в связи с интенсивной распахкой.

4. Проведенный анализ показал, что фаунистический состав населения птиц на обследованной территории в основном европейско-сибирский (преобладают представители сибирского типа фауны, особенно по числу особей). В южных подзонах, в лиственных лесах и местообитаниях, физиономически близких к лесостепи, он чаще сибирско-европейский, а в поймах - китайско-европейский. В I-ой половине лета за счет мигрантов нередко прослеживается значительная примесь арктических видов. В высокогорных местообитаниях заметно участие тибетских форм.

В южной тайге Прииртышья, Приобья и Приангарья участие сибирского типа фауны увеличивается к востоку (особенно в темнохвойнотаежных местообитаниях), а европейского - к западу. Остальные параметры населения птиц весьма сходны.

5. Градиентным анализом орнитокомплексов по индексам сходства прослежены три ряда широтных и высотно-поясных изменений населения птиц: естественных ландшафтов суши, поселков и водоемов. Сходство сообществ внутри этих рядов выше, чем между ними. В естественных ландшафтах суши лишь



в северной тайге/подзональное сходство выше типологического.

6. Пространственную структуру сообществ птиц гор юга Западной Сибири определяют в основном высотная поясность и связанная с ней залесенность. Непосредственной причиной изменения орнитокомплексов следует считать различия в продуктивности сообществ, изменяющейся по высоте. На равнине доминирует влияние залесенности, продуктивности биоценозов, подзональных климатических отличий и увлажнения.

7. Примененные методы анализа материала позволили достигнуть высокой полноты и надежности объяснения пространственной неоднородности населения птиц влиянием факторов среды. Было показано, что сведения об этих факторах могут быть считаны с природно-географических карт, аэрокосмических снимков и получены непосредственно на местности в виде качественных экспертных оценок. Следует отметить, что выявление набора факторов среды, определяющих пространственную неоднородность населения птиц, существенно облегчается и ускоряется при целенаправленном поиске с помощью методов многомерной статистики, в частности, факторного анализа.

Высокая надежность объяснения и представительность собранных материалов подтверждается исключением каждой четвертой пробы и успешным прогнозом их сходства по оставшимся. Прогнозные коэффициенты отличаются от эмпирических всего на 4-7%, считая от уровня их дисперсии, учтенной выявленными факторами среды, то есть прогноз фактически соответствует нашим реальным представлениям о причинах изменчивости населения птиц.

8. Показано, что прогнозы пространственной изменчивости населения птиц на частично обследованные территории дают преимущественно хороший или удовлетворительный результат. На полностью не обследованные районы лесной зоны Западной Сибири собранных нами материалов не всегда достаточно для составления удовлетворительного прогноза. Есть основания для утверждения, что с увеличением объема материалов по численности и распределению птиц можно рассчи-

тывать на значительное улучшение прогнозных оценок.

9. Разработанная нами методика сбора материалов, собранные данные, принципы и методы анализа и индикации могут успешно использоваться для оперативного слежения за изменением животного населения на больших площадях с помощью аэрокосмических методов наблюдения.

### СПИСОК

работ, опубликованных по теме диссертации

1. Опыт количественного учета птиц в лесных ландшафтах в зимний и весенний периоды. - В кн.: Вопросы организации и методы учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М., 1961, с. 128-131.

2. Изучение численности птиц в послегнездовой период с помощью линейных маршрутов с различной шириной учетной полосы. Там же, с. 126-128 (соавтор Б.П. Доброхотов).

3. Особенности учета птиц в очагах клещевого энцефалита. - В кн.: Проблемы зоологических исследований в Сибири, Горно-Алтайск, 1962, с. 204-206. (соавтор А.С. Рудков).

4. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время. - В кн.: Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963, с. 130-136. (соавтор Б.П. Доброхотов).

5. К типологии населения птиц. - В кн.: IV межвузовская зоогеографическая конференция. Одесса, 1966, с. 228-229.

6. Структурные особенности населения птиц Северо-Восточного Алтая. - Орнитология, 1967, вып. 8, М., с. 175-191.

7. К методике учета птиц лесных ландшафтов. - В кн.: Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967, с. 66-75.

8. Зимующие птицы Северо-Восточного Алтая. - Там же, с. 86-100.

9. К проблеме классификации населения птиц. - В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972, с. 334-336.

10. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск, Наука, Сибирское отд-ние, 1973 - 375 с.

11. Пространственная организация населения позвоночных животных южной тайги и подтаежных лесов Западной Сибири. - В кн.: Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев, 1975, с. 189-190.

12. Новый способ выявления пространственной макроструктуры животного населения (на примере птиц). - В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975, с. 162-165, (соавторы В.Л. Куперштох, В.А. Трофимов).

13. Особенности внутриландшафтного размещения населения позвоночных животных. - В кн.: Природные режимы и топогеосистемы приангарской тайги. Новосибирск, 1975, с.201-209, (соавтор И.В. Лукьянова).

14. Новый способ выявления пространственной макроструктуры территориальных сообществ (на примере птиц). - В кн.: Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л., 1976, с. 42-44. (соавторы В.Л. Куперштох, В.А. Трофимов).

15. География позвоночных животных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1976. - 360 с. (соавтор И.В. Лукьянова).

16. Методика выявления пространственной организации населения птиц в диалоговом режиме "специалист - ЭВМ". В кн.: VII Всесоюзная орнитологическая конференция. Ч. I, Киев, 1977, с. 24-25. (соавторы В.Л. Куперштох, В.А. Трофимов).

17. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1978. - 288 с.

18. Факторная зоогеография и экологический мониторинг (концептуальная схема и пути реализации). - В кн.: VII Всесоюзная зоогеографическая конференция. М., 1979, с. 264-267.

19. Опыт прогнозирования пространственных изменений населения птиц с помощью качественной линейной аппроксимации. - Там же, с. 135-138. (соавтор В.Л. Куперштох).

20. Географическая изменчивость населения птиц северной тайги Западной Сибири. - В кн.: Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск, 1980, с. 145-156. (соавторы Л.Г. Вартапетов, С.М. Цыбулин, В.С. Стопалов).

21. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая. - Там же, с. 59-63. (соавтор В.М. Ефимов).

22. К проблеме выявления пространственно-типологической структуры сообществ. - Там же, с. 41-58. (соавторы В.А. Трофимов, В.Л. Куперштох).

23. Градиентная структура населения птиц лесной зоны Приобья. - Там же, с. 138-145. (соавтор В.И. Шадрина).

Подписано в печать 23.05.80г. МН 01791  
Формат бумаги 60x84/16. Уч.-изд.л.  
Тираж 150. Заказ № 208 Бесплатно.

---

Отпечатано в Институте теплофизики  
СО АН СССР. 630090, Новосибирск, 90,  
пр. Науки 1.