

УДК 591.9

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕТНЕГО НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ХЭНТЭЙ-ЧИКОЙСКОГО НАГОРЬЯ (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

© 2024 г. Ю. С. Равкин^{1,*}, И. В. Покровская², Е. Э. Малков³, И. Н. Богомоллова¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

²Институт географии Российской академии наук, Москва, Россия

³Сохондинский государственный заповедник, Россия

*e-mail: yravkin@bk.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.

После доработки 28.05.2024 г.

Принята к публикации 18.07.2024 г.

Статья написана на основе данных, собранных с 1981 по 1985 г. и с 1989 по 2016 г. Ранее были проанализированы материалы по населению птиц по 1985 г. За прошедшие 30 лет модернизировано программное обеспечение для анализа данных. Поэтому цель статьи включает сопоставление результатов работ, полученных на первом этапе исследований и после добавления данных, а также обновления программ по их обработке. Работы выполнены в рамках нового направления – факторной зоогеографии. В нем широко использованы приемы прикладной статистики, которые для решения поставленных задач эффективнее ранее разработанных методов. После модернизации математического аппарата и дополнения выборки вновь собранными материалами прослеживается большая степень обобщения представлений при значительном сходстве выявленных территориальных трендов в комплексах птиц региона. Это подтверждено неметрическим шкалированием.

Ключевые слова: орнитокомплексы, классификация, структура, организация, факторы, оценки связи, кластерный анализ, шкалирование

DOI: 10.31857/S2587556624040096 EDN: RPJRMU

ВВЕДЕНИЕ

В Сохондинском заповеднике В.Н. Сметанин (1989) проводил учеты птиц в летний период в 1981 г. и с 1983 по 1985 г. в пределах российской части Хэнтэй-Чикойского нагорья. Обработка этих материалов выполнена в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. За прошедшие после этого годы собраны дополнительные сведения по указанному нагорью Е.Э. Малковым и И.В. Покровской в пределах юга Восточного Забайкалья и в Монголии. В то же время в упомянутом банке данных разработаны и апробированы некоторые новые методы и подходы к анализу географической неоднородности животного населения, позволяющие проводить обобщение собранной информации эффективнее и с меньшими затратами. Результаты применения этих подходов на всем массиве данных по Хэнтэй-Чикойскому нагорью и послужили основой для написания статьи. Цель ее заключается в обобщении информации, собран-

ной с 1981 по 2016 г., и оценке надежности представлений, полученных ранее в пределах России и с дополнением более поздних данных, включающих результаты учетов в монгольской части нагорья и использования модернизированных программ обработки данных.

РАЙОНЫ РАБОТ

Растительность и ландшафтная структура. Забайкалью свойственно тесное переплетение широтных зон, подзон и вертикальных поясов растительности. Так, горные лесостепи распространены в этом регионе почти до 53° северной широты и в Южном Забайкалье поднимаются по склонам до 1200 м над ур. м. Хэнтэй-Чикойское нагорье в целом считают горнотаежной территорией, здесь выделяют 5 высотных поясов растительности (Васильченко, Галанин, 1983; Сметанин, 1989).

Лесостепной пояс. Расположен на высотах от 900 до 1200 м над ур. м. и представлен так называемой экспозиционной лесостепью. Участки сте-

пей фрагментарны, их не выделяют в отдельный пояс растительности. Наиболее обширны они на днищах межгорных котловин. В лесостепном поясе распространен один тип ландшафта.

Лесостепное низкорослое включает в себя межгорные котловины и остепненные долины. Выделяется 11 типов урочищ:

- мелкодерновинно-злаковые степи долинных шлейфов днищ котловин;
- поля яровых (пшеницы, овса, рапса) и картофеля;
- пойменные кочковатые переувлажненные луга;
- склоновые разнотравно-типчаково-низмовые степи;
- склоновая лесостепь;
- остепненные закустаренные луга высоких пойменных террас;
- остепненные луга-сенокосы высоких пойменных террас;
- пойменный комплекс широких степных рек;
- приручьевые луга-кустарники днищ межгорных котловин;
- пойменные тополево-лиственничные леса паркового типа;
- пойменные травяные тополево-березово-лиственничные леса.

Нижний лесной пояс. Распространен на высотах 1200–1600 м над ур. м. Образован светлохвойными лесными формациями. Обычно доминируют лиственница даурская и сосна обыкновенная, реже — береза плосколистная. В поймах, кроме того, произрастает тополь душистый, черемуха и различные виды ив. Преобладают разнотравные, рододендроновые и ерниковые типы леса. Выделено 3 ландшафта.

Лесо-луговые низкорослые долины. Здесь выделено 3 типа урочищ:

- долинные луга у устьев притоков р. Чикой;
- луга-перелески долины р. Чикой;
- сложные тополево-березово-лиственничные леса с елью и кедром пойма притоков р. Чикой.

Сосновое низкорослое. Представлено фрагментами склоновых и плакорных сосняков у нижней границы леса. Выделено 4 типа урочищ:

- лиственнично-сосновые леса;
- разреженные сосняки по гнилым сопкам;
- остепненные южные склоны;
- пойменные кустарники узких распадов.

Лиственнично-таежное низкорослое. Наиболее типичный ландшафт нижнего лесного пояса. Растительность представлена, в основном, березово-лиственничными лесами различных типов. Выделено 7 типов урочищ:

- плакорные березово-лиственничные леса;
- березово-лиственничные леса северных склонов;
- склоновые лиственничники с отдельными кедром в подлеске;
- склоновые вторичные осиново-березовые леса;
- склоновые разреженные лиственничники с остепненными опушечными лугами;

— долинные лиственничные редины с лугами и ерниками;

— пойменные ерники-ивняки.

Долинное заболоченное луга занимают расширенные участки речных долин. Большая часть их залита водой. Травяной покров низкорослый, сформирован различными видами осок и пушицей. Встречаются небольшие куртины лиственниц и пятна ерников.

ВЕРХНИЙ ЛЕСНОЙ ПОЯС

Расположен на высотах от 1600 до 1900 м над ур. м. В его составе 4 ландшафта.

Лиственнично-елово-кедрово-таежные среднегорные долины разделены на 4 типа урочищ:

- долинные разреженные елово-кедрово-лиственничные леса;
- долинные ельники;
- высокие пойменные кустарники верхнего течения рек;
- ерниковые тундры у истоков рек.

Лиственнично-кедрово-таежные среднегорные склоны подразделены на три типа урочищ:

- склоновые лиственнично-кедровые леса;
- сосновые боры на песчаных гнилах;
- разреженные пихтово-лиственнично-кедровые леса с каменистыми россыпями по крутым юго-восточным склонам долин.

Елово-лиственнично-кедрово-таежные подгольцовые склоны и перевалы подразделены на 2 типа урочищ:

- подгольцовые приручьевые высокобонитетные кедрники;
- разреженные елово-лиственнично-кедровые леса с подлеском из кедрового стланика.

Лиственнично-таежное среднегорье занимает нижнюю часть пояса, где господствуют кедрово-лиственничные леса и почти чистые лиственничники. Выделено 6 типов урочищ:

- склоновые кедрово-лиственничные леса;
- разреженные кедрово-березово-лиственничные леса крутых юго-западных склонов долин;
- водораздельные ерниковые лиственничники;
- редколесные морено-озерные водораздельные комплексы;
- плакорные мохово-багульниковые лиственничники;
- лиственничные мари по берегам таежных озер.

Подгольцовый пояс. Занимает высоты от 900 до 2100 м над ур. м. Представлен одним ландшафтом.

Лиственнично-кедрово-таежное редколесное среднегорье сильно изменено пожарами сорокалетней и более давности. Выделено 3 типа урочищ:

- сосново-лиственнично-кедровое редколесье верховьев троговых долин;
- подгольцовое лиственнично-кедровое редколесье с участками старых гарей;
- облесенные днища каров.

Гольцовый пояс. Расположен на высотах более 2000 м над ур. м., представлен двумя ландшафтами.

Горно-тундровое высокогорье занимает обширные, ровные и плоские гольцовые террасы и вершины. Подразделено на 2 типа урочищ.

Горные тундры. Разреженные заросли кедрового стланика на склонах гольцовых террас.

Альпийское высокогорье. Представлено на очень небольшой площади гольцов и подразделено на 2 типа урочищ.

Каровые альпийские луга.

Скальные и обвально-осыпные стенки каров.

Озера и реки.

Степные озера днищ межгорных котловин.

Таежные озера верхнего лесного пояса.

Каровые озера.

Население птиц рек и их берегов рассмотрены без деления по высотам местности.

Поселки. Для района исследований характерна одна из самых низких в Российской Федерации плотность населения — менее 1 чел./км². Поселки и небольшие села расположены, в основном, в долинах рек. В зависимости от застроенности, выделяется 3 типа поселков:

- *крупные села;*
- *редкозастроенные поселки;*
- *заброшенные рудники верхнего лесного пояса.*

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учеты птиц проведены в I и II половинах лета с 15.05 по 15.07 и далее по 31.08, в основном, в 1981–1985 и в меньшем объеме в 1989–1998, 2003–2005, 2009, 2012, 2013, 2015 и 2016 гг. Всего обследовано 84 местообитания птиц, в основном, в пределах Сохондинского заповедника в Российской Федерации (Кыринский, Улетовский, Красночикойский и Бaleyский районы Забайкальского края), а также в Селенгинском и Хэнтэйском аймаках Монголии. Протяженность учетных маршрутов составляет около 26150 км.

Методы сбора материала и его обработки опубликованы ранее (Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008; Равкин и др., 1978; Трофимов, Равкин, 1980; Hayne, 1949). Ниже описаны лишь особенности использованных методов.

Использованные нами подходы и программное обеспечение специально разработаны и апробированы для решения задач по выявлению пространственно-типологической изменчивости животного населения по значительным эмпирическим выборкам, составленным по результатам количественных учетов. Подобные исследования относят к факторной зоогеографии (Равкин, Ливанов, 2008), макроэкологии или географической экологии (Badgley and Fox, 2000; Currie, 1991). Обычно такие исследования проводят по отдельным параметрам биоразнообра-

зия, например, при исследованиях изменений по широтному градиенту [см. обзор (Willig et al., 2003)]. Как правило, используют данные по видовому богатству тех или иных групп животных или растений по квадратам земной поверхности или океана (Currie, 1991; Gaston et al., 2007; Kaufman and Willig, 1998; Simpson, 1964; Zamora and Barea-Azcon, 2015), реже видовому разнообразию (Bellard et al., 2012; Blonder et al., 2017), индекс доминирования Симпсона, суммарная биомасса и количество потребленной энергии (Currie, 1991; Frastoe, 2014). Такие данные позволяют проводить анализ по двум трендам — широтному и долготному. Объяснением выявленных направлений в неоднородности служат изменения тепло- и реже влагообеспеченности в среднем и мелком масштабе. Наш подход сводится к оценке обилия животных в пересчете на единицу площади по типам ландшафтных урочищ. Это позволяет оценить коррелятивную связь изменчивости сообществ (статистических ансамблей с внешним ограничением) или конкретных фаун в более крупном масштабе по значительно большому числу параметров (кроме тепло- и влагообеспеченности еще и степени облесенности местности, составу и типу растительного покрова, рельефу — поемности, заболоченности, застроенности, распахки и других природно-антропогенных факторов, а также их неразделимых сочетаний). Последнее особенно важно, так как в природе факторы, как правило, не только не ортогональны, но и влияют друг на друга, усиливая или ослабляя силу воздействия на животное население. Использование природно-антропогенных режимов для аппроксимации и прогнозирования изменчивости животного населения и растительности позволяет сокращать список значимых структурообразующих особенностей среды, что увеличивает надежность и полноту объяснения изменчивости сообществ и ее прогнозов.

Работы в таком масштабе, такого уровня подробности и при проведении количественных учетов животных проводят чаще для выявления влияния отдельных интересующих исследователя факторов — расстояния между сообществами, пожаров, фрагментации, неоднородности растительности, вырубки лесов, статуса охраны и использования территории и, как правило, на небольших площадях (Chapman and Reich, 2007; Clavero et al., 2011; Jutzwiller and Barrow Jr., 2002; Martinez-Morales, 2005; Simons et al., 2006; Soininen et al., 2007).

Другим отличием при анализе можно считать еще один прием. Обычно для расчетов корреляции выбирают один из наиболее вероятных, известных по предшествующим работам, фактор среды. Наш подход предусматривает специальный поиск режимов и образующих их простых

факторов, которые выявляют с помощью кластерного или факторного анализа и неметрического шкалирования при экспертном объяснении результатов их использования. Для проведения подобных расчетов необходим переход с исходных или адаптированных данных на оценки их сходства-различия. Это, в свою очередь, приводит к смене в объекте анализа суммарных показателей (плотности населения всех видов, видового богатства, реже коэффициентов разнообразия и/или выравненности) на интегральные оценки изменчивости облика населения животных или растительности в целом в пространстве или во времени. Анализ расчетов по матрицам коэффициентов сходства в обилии всех или отмеченных при учете видов существенно повышает информативность анализируемой совокупности и результатов оценки ее неоднородности. Это связано с сохранением специфики в обилии и числе всех видов при расчете коэффициентов сходства для количественных признаков.

Еще одним достоинством использованных нами методов следует считать применение линейной качественной аппроксимации выделенными градациями для оценки силы связи изменчивости сообществ и факторов среды. Это один из методов, использующих регрессионную модель. Он позволяет проводить расчеты силы и общности связи выявляемых изменений с факторами среды, даже в том случае, если количественных оценок изменчивости фактора нет, например, облесенности — высокая (сплошные леса), средняя (мозаичные по этому признаку территории) и низкая (открытые участки), а также, если измерить силу признака невозможно, например, благоприятности среды по множественной системе признаков — оптимальные, пессимальные, экстремальные местообитания и т.п. Использование выделенных градаций проявления факторов позволяет учитывать нелинейность зависимостей, а при сочетаниях градаций и реакцию животных и растений на реально и значимо отличных территориях. Например, влияние рельефа на неоднородность населения птиц проявляется, в основном, через заливание в половодье. Поэтому при трех градациях (междуречья, надпойменные террасы и заливаемая пойма) отличия в орнитокомплексах наиболее велики на границе поймы—непойма. Поэтому сочетания эффективно отражают отличия в населении птиц не столько все три градации в отдельности, сколько их сочетания, объединяющие градации по незаливаемым участкам (междуречья и надпойменные террасы). В то же время сочетания террас и пойм, и междуречий и пойм, существенно отличающихся по населению птиц, не информативны, но не изменяют общих оценок связи. Поэтому такой “слепой” перебор сочетаний вполне допустим, так как не искажает

оценок связи. Значимость объединения непохожих по орнитокомплексам градаций невелика и не увеличивает общую учтенную объяснением дисперсию. Поэтому “неудачная комбинация” не искажает результата общей оценки.

Таким образом, в объяснении присутствуют не только режимы, нередко сложные для понимания, хотя и понятные с предметной точки зрения, но и составляющие их относительно простые факторы. Многие из сравнительно простых факторов скоррелированы в большей или меньшей степени. Объединение их нарастающим итогом для расчета в одной совокупности в целом снимает скоррелированное накопление в оценках как при простом суммировании. При расчетах нарастающим итогом по первому и второму факторам и далее по предыдущему набору факторов с очередным упорядочением по иерархии оценок, позволяет исключить из системы аппроксимирующих признаков те из факторов, которые не увеличивают общей снятой дисперсии матрицы сходства и соответственно не улучшают прогноз по обучающей выборке. Такие прогнозы можно использовать для удешевления и ускорения разработки общей характеристики сообществ той или иной территории, а главное, для проверки надежности представлений, сформулированных при описании пространственно-типологической неоднородности животного населения.

Еще один достаточно эффективный прием сводится к использованию графов, позволяющий выявлять и иллюстрировать основные направления изменчивости биотических сообществ, как статистических ансамблей с внешним ограничением за счет соединения на графе прямой кластеров, имеющих значимые межклассовые связи. Графы представляют собой не только аналитический прием, но и способ визуализации результатов исследования (Харари, 2006). Кроме того, они уменьшают трудоемкость анализа при шкалировании выборок значительных объемов. Интерпретация в этом случае представляет немалые трудности из-за наслоения трендов и невозможности их выявления из-за большего их числа, чем позволяет двух—трехмерное пространство. Для устранения этих трудностей на шкалирование подают не исходную матрицу коэффициентов сходства всех проб, а матрицу межклассового сходства. Объяснение идет уже не по всем данным, а по выделенным классам. Это, кроме того, позволяет проверить правильность ориентации графов в факторном пространстве независимо от общего количества вариантов населения, например, выявить мало представительные по числу проб тренды, связанные с застройкой в населении птиц городов и поселков. Количество таких проб в выборке, как правило, невелико из-за небольшой площа-

ди, занимаемой селитебными ландшафтами, что при значительном сходстве их орнитокомплексов дает небольшое число кластеров. В результате этот тренд трудно обнаружить по результатам шкалирования.

Следует отметить также, что метод дендрограмм, который чаще всего применяют при кластеризации, недостаточно информативен, поскольку в нем не используют информацию о горизонтальном сходстве (в анализе присутствуют только иерархические, вертикальные связи). Из-за этого единожды разделенные не сильно отличающиеся подсовокупности на схеме могут быть удалены на гораздо большее расстояние, чем они похожи друг на друга. Кроме того, деление дихотомично, хотя иногда различия эффективнее могут быть отражены большим числом классов.

Для кластеризации мы используем алгоритм “Факторной классификации”, объединяющий в одной программе принципы кластерного и факторного анализа одновременно. Эта программа делит анализируемую совокупность на заданное число классов так, чтобы предлагаемым разбиением учитывалась (снималась) максимальная часть дисперсии анализируемой матрицы коэффициентов сходства. Для этого сначала из всех коэффициентов вычитают среднее по матрице значение. В результате показатели ниже этого порога становятся отрицательными. Далее строки с положительными в сумме значениями попарно объединяют и выбирается та пара строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре объединяют, а значения сходства по ней усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжают, пока учитываемая им дисперсия возрастает (Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980). Сформированные при этом крупные классы с помощью той же программы могут быть дополнительно разделены на подклассы.

Оценку учитываемой дисперсии по результатам классификации в этой программе проводят следующим образом. Из сходства вариантов населения вычитают среднее значение сходства проб, вошедших в каждый класс отдельно, а среднее сходство межклассовых связей прибавляют ко всем межклассовым оценкам сходства по каждой паре отдельно. В результате дисперсия итоговой матрицы уменьшается. Доля этого уменьшения и представляет собой оценку учитываемой данным разбиением части дисперсии. Таким же образом оценивают и силу связи с факторами среды.

Считается, что использование количественных характеристик и методов расчета точнее, чем качественных. Опыт показал, что специальный сбор такой информации очень трудоемок, а имеющиеся данные о среде обычно не соответ-

ствуют местообитаниям, выделенным в нужном масштабе. Главное заключено, наверное, в том, что реакция животных обычно тоже носит ранговый, групповой характер и вовсе не соответствует адекватно каждому шагу изменений или каждому выделу при учетах животных, т.е. имеет такую же среднюю по выделу или классу оценку. Поэтому ранговые среднегрупповые оценки более информативны, чем детальные значения связи по количественным характеристикам среды.

Кроме того, при необходимости проводили идеализацию полученных классификаций. После идеализации матрицу сходства таксонов пересчитывают по исходным вариантам населения. По этой матрице строят структурные графы. Идеализация (концептуализация) классификации сводится к перестановке по таксонам проб, отклоняющихся от общей концепции неоднородности орнитокомплексов. Это приводит к уменьшению дисперсии, учтенной идеализированной классификацией, но к большему соответствию ее объяснения принятой в результате анализа концепции и, соответственно, большей иллюстративности структурных графов. Описанные приемы существенно упрощают выполнение расчетов и уменьшают трудозатраты на их проведение. Поэтому статью, предлагаемую вниманию читателей, можно рассматривать как методическую.

Следует отметить также, что материалы собраны В.Н. Сметаниным по двухнедельным отрезкам по 5 км маршрута в течение четырех лет, а начиная с 1989 г. Е.Э. Малковым — от одного до пяти двухнедельных отрезков и только в первой половине лета. Последние так же, как данные, собранные позднее, усреднены с прежними материалами. Сопоставимость таких данных, не строго нормированных при сборе, для решения зоогеографических задач показана ранее (Равкин и др., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-временные структуры населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья по I и II половинам лета, выявленные ранее, очень детальные и включают соответственно 20 и 23 кластера (Сметанин, 1989). После дополнения данными за 1989–1998, 2003–2005 и 2009 гг., в результате первого разбиения после идеализации выделено 9 и 8 групп, т.е. в 2.2 и 2.1 раза меньше (рис. 1, 2).

Неоднородность орнитокомплексов в I и II половине лета отдельно и вместе коррелирует с изменчивостью в абсолютных высотах местности, облесенностью, закустаренностью, поемностью и водностью. Во II половине лета к этим факторам добавляется связь с проточностью (отличием населения птиц рек и озер), но из-за посегнездовых кочевков не прослежено значимых

Типы населения птиц в I половине лета

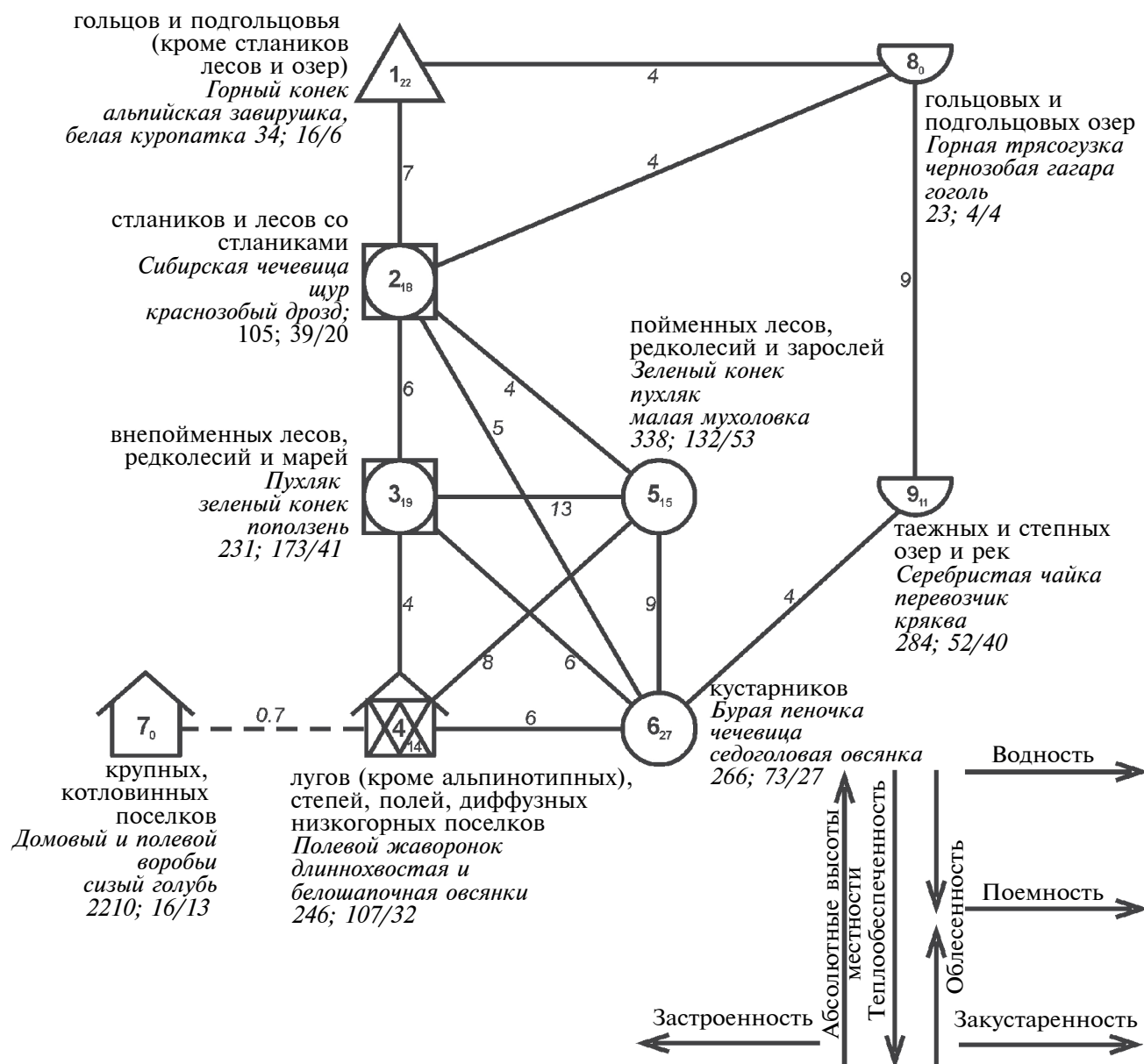


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура неоднородности населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья в пределах России и Монголии в I половине лета. Орнитокомплексы обозначены: квадратом — облесенных местообитаний, кружком — мозаичных по облесенности местообитаний, домиком — застроенных, треугольником вершиной вниз — луговых, треугольником вершиной вверх — степных и полевых, полукругом — водно-околоводных. Внутри значков даны номера типов населения птиц, подстрочным индексом показано внутригрупповое сходство, у межгрупповых связей — сверхпороговое. Около значков приведены названия орнитокомплексов, вошедших в группу, а также лидирующие (три первые по обилию) виды птиц, плотность населения (особей/км²), общее и фоновое видовое богатство (число видов). Сплошной линией показано значимое (сверхпороговое) сходство выделенных групп, прерывистой — максимальное, при отсутствии значимых связей. Стрелки у перечня основных структурообразующих факторов среды, в том числе на рис. 4, направлены в сторону увеличения их проявления.

различий сообществ пойменных и внепойменных, закустаренных и незакустаренных. Кроме того, в отдельный тип населения птиц выделены орнитокомплексы небольших диффузных поселков, сообщества которых в I половине лета более сходны с таковыми лугов, степей и полей. В целом за лето отличия орнитокомплексов ближе к неоднородности в I половине лета, только

отличия проточности такие же, как во II половине (рис. 3). По отношению к отдельно проанализированным половинам лета в целом по всем данным прослежено влияние рельефа — отличия населения выположенных участков (котловинных, долинных) и склоновых.

Плотность населения птиц всегда выше в поселках, особенно крупных. На незастроенной

Типы населения птиц в II половине лета

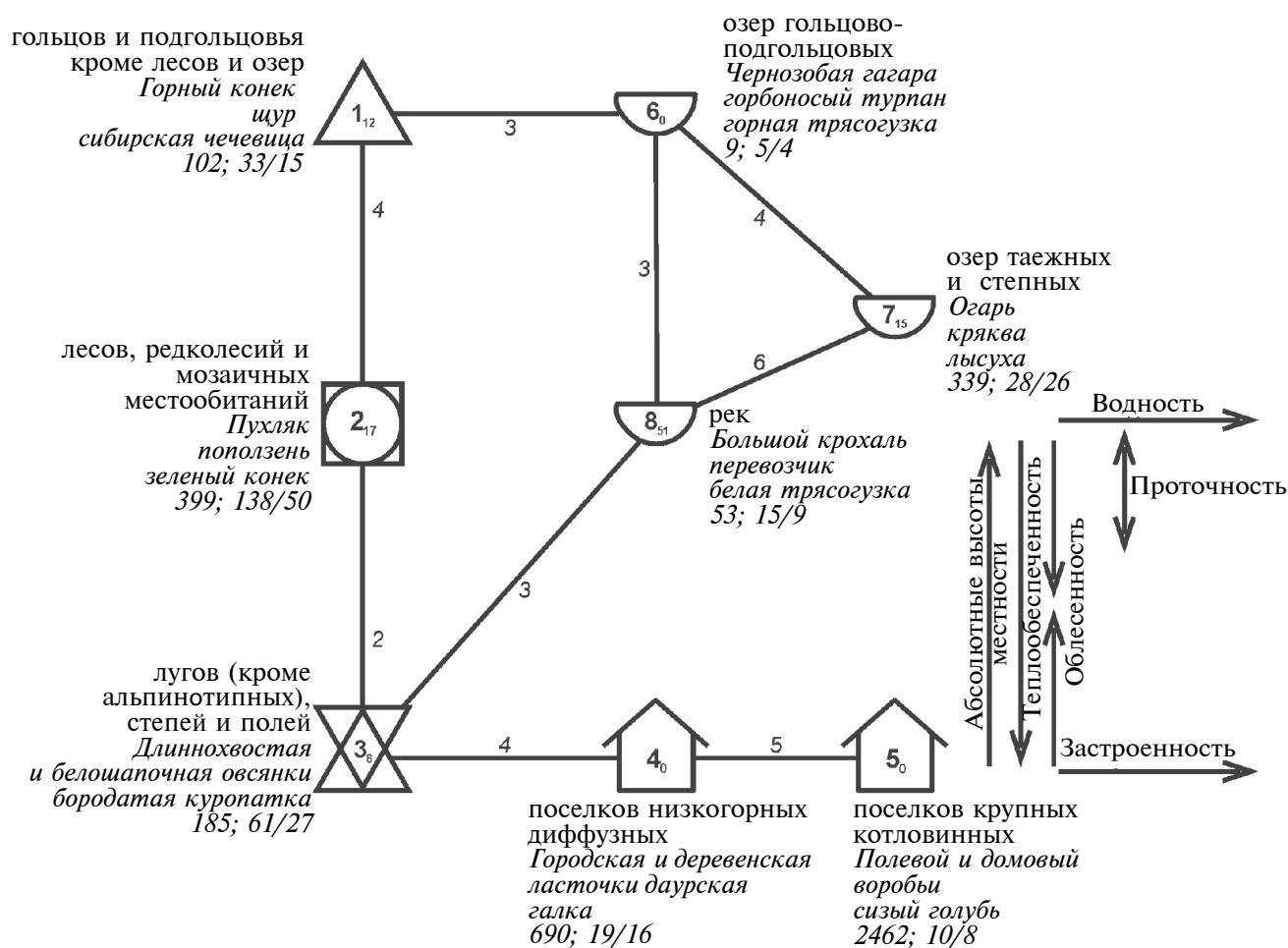


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура неоднородности населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья во II половине лета. См. экспликацию к рис. 1.

суше в I и II половине лета и за летний сезон в целом плотность населения птиц наиболее велика в нижнем лесном поясе и монотонно убывает с увеличением и уменьшением абсолютных высот местности (рис. 4). Видовое богатство изменяется также только во II половине лета, а в I и в среднем за лето больше всего видов отмечено в лесостепном поясе. Правда различия очень невелики и можно утверждать, что почти одинаковое видовое богатство свойственно лесному и лесостепному поясам и существенно меньше только в гольцах и подгольцовье. В водно-околоводных сообществах плотность населения тоже уменьшается с возрастанием абсолютных высот местности (рис. 5). На озерах птиц всегда больше, чем на реках.

В среднем по территории с учетом поселков плотность населения птиц больше всего в степных местообитаниях и монотонно убывает с ростом абсолютных высот местности. Видовое и фоновое богатство птиц за счет большего числа ярусов растительности всегда выше в облесен-

ных местообитаниях, соответственно в пойменных и вне поймы, и снижается в закустаренных и открытых местообитаниях, а также в поселках. В водно-околоводных местообитаниях на реках встречено меньше видов птиц, чем на озерах. Общее видовое богатство максимально в нижнем лесном поясе и убывают с увеличением и уменьшением абсолютных высот местности. В общем, такой характер изменений можно считать ромбовидным, а при неуклонном уменьшении с увеличением абсолютных высот местности — пирамидальным. Даже при незначительных отличиях в этих показателях и недостоверности их отличий по поясам однозначность выявленных трендов не вызывает сомнений, поскольку аналогичные изменения прослежены на Алтае и Западно-Сибирской равнине (Цыбулин, 2009).

Состав лидирующих по обилию видов в Хэнтэй-Чикойском нагорье в I и II половинах лета закономерно меняется по абсолютным высотам в соответствии с отличиями в теплообеспеченности территории, составе растительно-

Типы летнего населения птиц

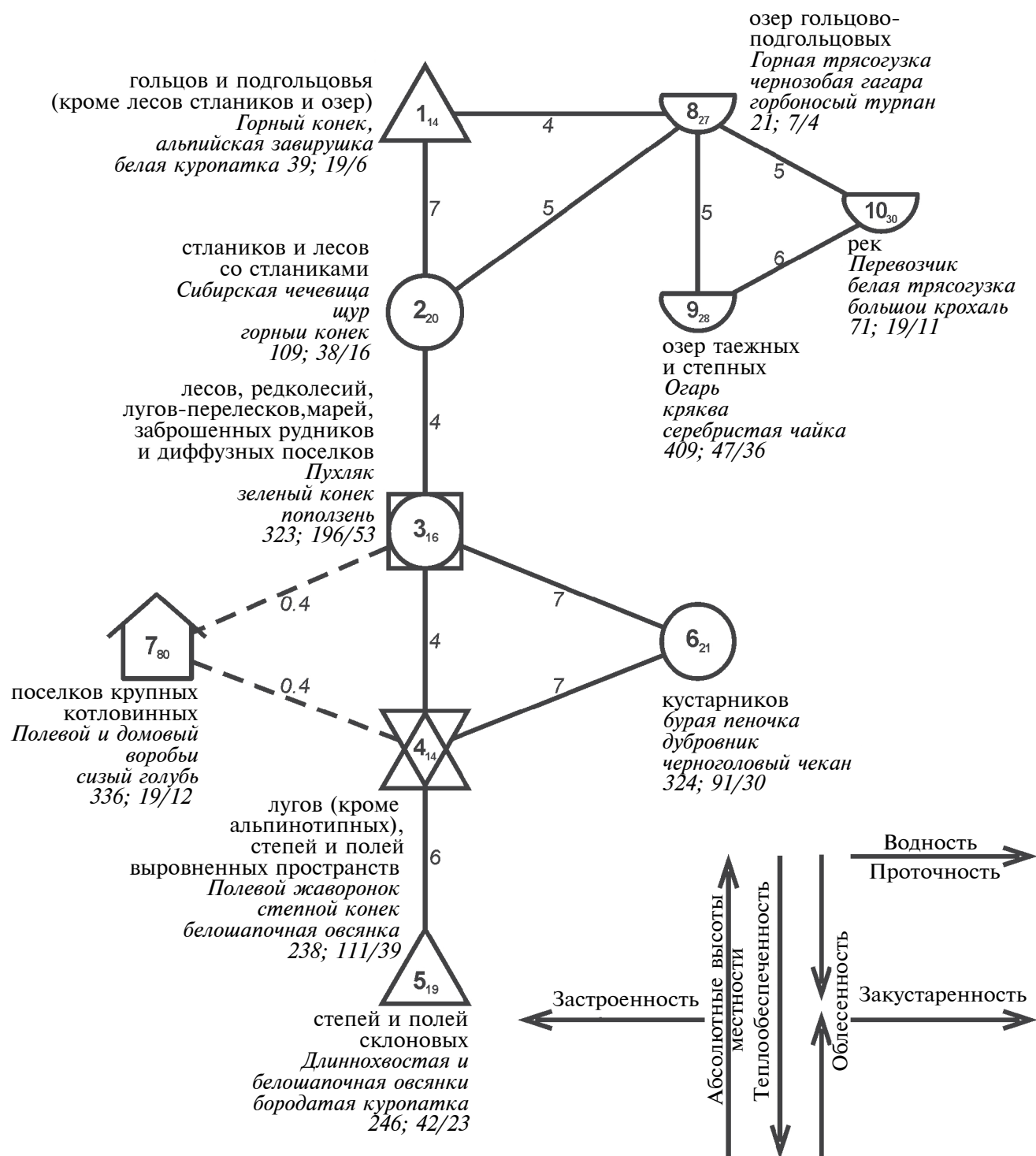


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура неоднородности населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья в целом за летний период. См. экспликацию к рис. 1.

сти и в других структурообразующих факторах среды и соответствует предпочтительности птицами тех или иных местообитаний. В оба периода сбора данных списки лидирующих видов в I и II половине лета сходны. В среднем за лето в этот список входил дубровник. В последнее время в Сибири прослежено значительное снижение его обилия. J. Камр с соавторами (2015) счита-

ют, что численность дубровника между 1980 и 2013 гг. уменьшилась здесь на 84–95%, а ареал сократился до 5000 км². В южной тайге Западной Сибири обилие этой овсянки в 1990 и 1991 гг. снизилось, по сравнению с 1967, 1968 и 1970 гг. вдвое (Торопов, Шор, 2012), а в подтаежных лесах в 2006–2011 гг. его было в 50 раз меньше, чем в 1967–1982 гг. (Торопов, Бочкарева, 2014). В Се-

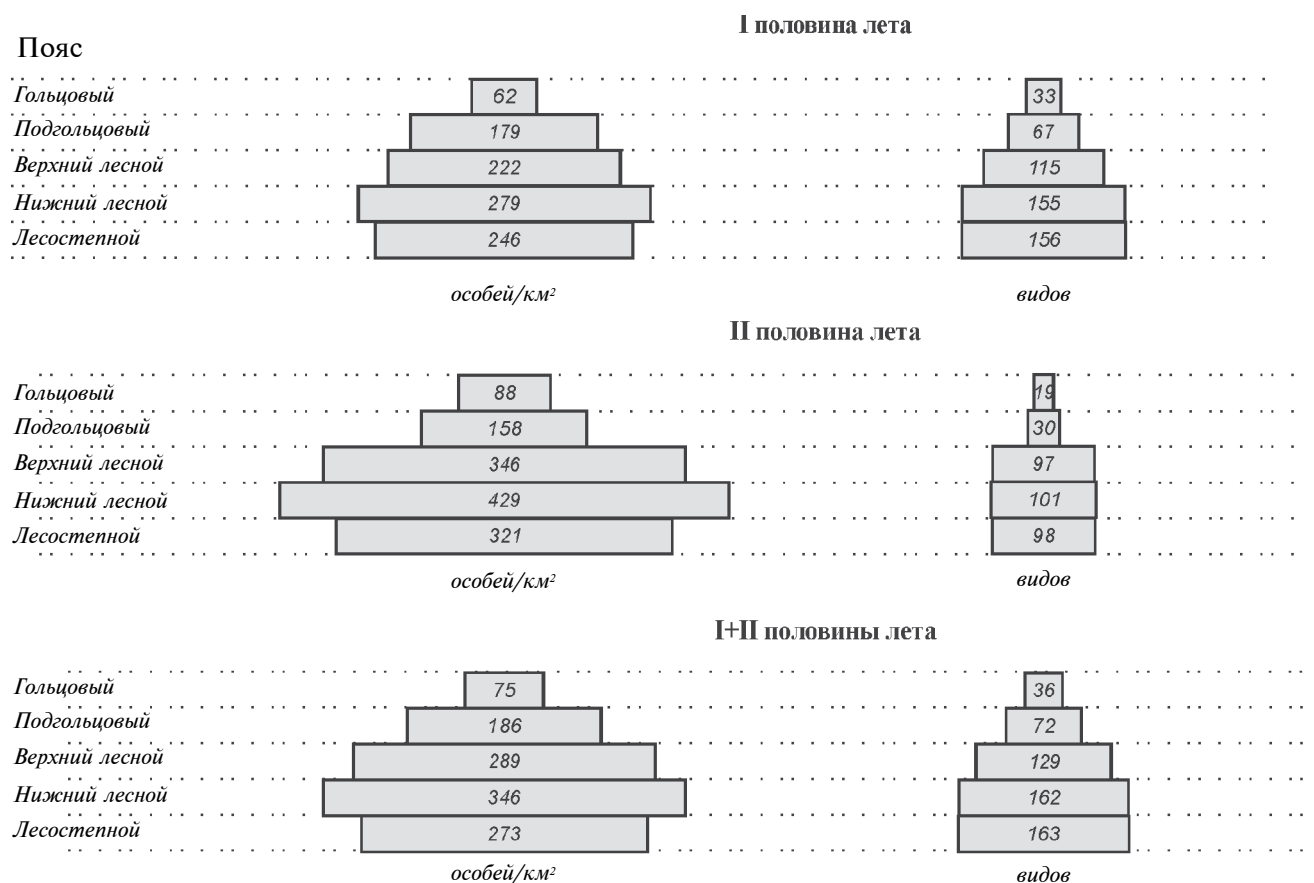


Рис. 4. Высотно-поясные изменения летних показателей плотности и видового богатства населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья без учета селитебных ландшафтов и водно-околоводных сообществ.

веро-Восточном Алтае в 1998 и 1999 гг. дубровника было в восемь раз меньше, чем в 1960–1964 гг. (Торопов, Граждан, 2010). На Хэнтэй-Чикойском нагорье в период с 1996 по 2016 г. дубровника было явно меньше, чем с 1981 по 1985 г. Так же как суммарное обилие изменяются показатели общей биомассы птиц. В число лидеров по биомассе входят крупные виды: в гольцах и подгольцовые — белая куропатка, каменный глухарь, беркут, ворон и кедровка; в лесах — рябчик, каменный глухарь, кедровка и ворон; в степных ландшафтах — скалистый голубь, ворон, бородастая куропатка, черная ворона, даурская галка и чибис; в поселках — сизый и скалистый голуби, даурская галка; в водно-околоводных местообитаниях — утки, реже лысуха, чернозобая гагара, серебристая чайка и черная ворона.

По обилию в число доминирующих типов фауны птиц [по (Штегман, 1938)] в I половине лета чаще всего входит сибирский тип — везде, кроме гольцово-подгольцовых местообитаний, сообществ крупных поселков и рек (13–62%), представители европейского типа — только в пойменных лесах и редколесьях, арктического и тибетского типа — лишь в гольцово-подгольцовых ландшафтах, транспалеаркты — только на реках, озерах, в кустарниках, степях, полях, в лугах (кроме альпинотипных) и в поселках

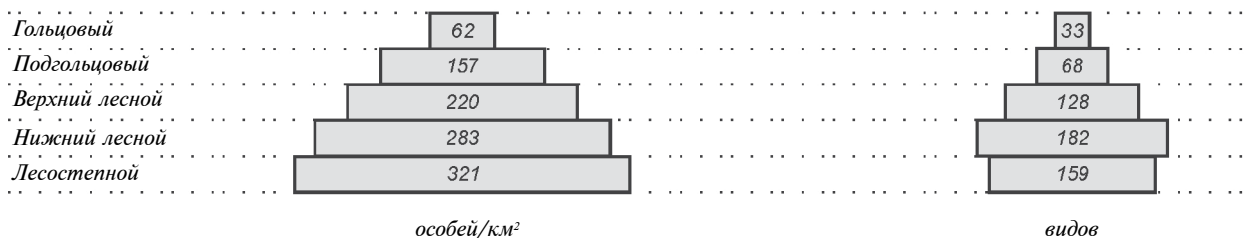
(13–95%). Китайский тип фауны преобладает в лесах и редколесьях (26–66%). Во II половине лета сибирский тип фауны, кроме того, входит в число преобладающих по обилию в гольцово-подгольцовых местообитаниях (16–65%), китайский — только в лесах, редколесьях, лугах, степях, полях и на озерах (27–54%). Монгольский тип отмечен как доминирующий по обилию только в крупных поселках.

В целом за лето сибирский тип фауны доминирует везде, кроме поселков, рек, гольцов и подгольцовых, за исключением стланиковых сообществ (13–58%), транспалеаркты — везде, кроме гольцов, подгольцовых, лесов, редколесий и стлаников, а также степей и полей (12–94%). Представители китайского типа фауны входят в число преобладающих только в лесах, редколесьях, кустарниках, лугах, степях и полях (26–68%). Тибетский тип фауны — только в гольцах, подгольцовые и стланиковых местообитаниях (79 и 16%), а монгольский — лишь на таежных и степных озерах (11%). Европейский тип фауны в целом за лето в число преобладающих по обилию так же, как во второй половине лета, не входит.

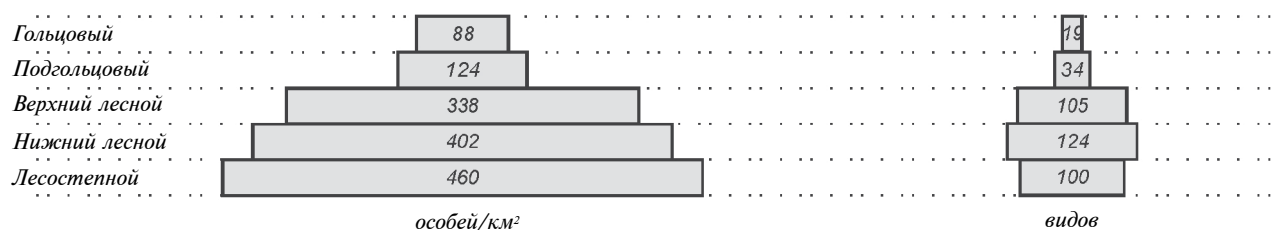
Основные тренды в указанной работе В.Н. Сметанина и выявленные нами по I и II половинам лета полностью совпадают. Лишь “полунность” структуры, отмеченная им и связанная

I половина лета

Пояс



II половина лета



I+II половины лета

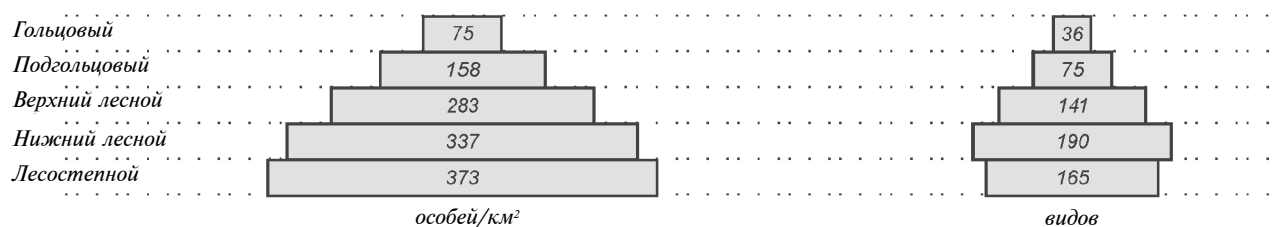


Рис. 5. Высотно-поясные изменения летних показателей плотности и видового богатства населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья по всем естественным, селитебным и водно-околоводным местообитаниям.

с некоторым сходством орнитокомплексов открытых гольцово-подгольцовых и степных котловинных местообитаний по более поздним расчетам не прослежена, хотя по данным, собранным в первый период, она подтверждена шкалированием. На Алтае “полулунность” графа четко выражена (Ефимов, Равкин, 1980; Цыбулин, 2009). В орнитокомплексах Хэнтэй-Чикойского нагорья она прослежена только В.Н. Сметаниным на первом этапе исследования. Однако эта связь не подтверждена на большем материале, поскольку пространство между “рогами месяца” заполнено новыми пробами. В целом, на уровне типа сообществ пространственно-типологические структуры населения птиц Алтая и Хэнтэй-Чикойского нагорья сходны, хотя на Алтае в целом выделено два ряда отличий — гумидный и аридный. В обобщенном виде основные тренды и определяющие их факторы среды показаны на рис. 6. Неметрическое шкалирование по результатам классификации подтверждает правильность ориентации итоговых графов в факторном пространстве.

В пространственной организации населения птиц в целом по I и II половинам лета особо значимы высотная поясность, облесенность, абсолютные высоты местности и, в меньшей степени, водность, проточность и закустаренность.

Сезонные отличия в пределах лета малозначимы (табл. 1). Все факторы среды по половинам лета учитывают 35 и 44% дисперсии матриц сходства, а классификационные и структурные режимы, как неразделимые сочетания факторов так же, как вместе с относительно простыми факторами — 52 и 54% неоднородности матриц сходства (в целом за лето — 50%), что соответствуют коэффициентам корреляции 0.72, 0.73 и 0.71. Различия в оценках по I и II половинам лета и в целом за лето невелики (1–2%).

Представления об организации летнего населения Хэнтэй-Чикойского нагорья с учетом дополнительно собранных данных и обработанных модернизированным математическим аппаратом, носит более обобщенный характер. Все оценки связи меньше, а часть факторов не вышла в число значимых (состав лесообразующих пород, экспозиционные отличия местообитаний). Не исключено, что снижение оценок связано с увеличением разнородности выборки и с несбалансированным дополнением ее, а также с меньшей возможностью детализации материалов при анализе. На Алтае, например, наиболее велика связь неоднородности населения птиц с типом растительного покрова (Цыбулин, 2009). Фактически это почти совпадает с аппроксимацией классификационных

Таблица 1. Оценка силы и общности связи факторов среды и изменчивости населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья

Фактор	Учетная дисперсия	
	индивидуально	нарастающим итогом
<i>1 половина лета</i>		
Поясность	21	21
Облесенность	12	25
Абсолютные высоты	8	29
Водность	7	33
Проточность	3	34
Застроенность	2	35
Закустаренность	1	35
Заливание в половодье	0.3	35
Все факторы	35	35
Режимы:		
классификационные	36	48
структурные	48	52
Все факторы и режимы	52	52
<i>2 половина лета</i>		
Поясность	27	27
Облесенность	19	34
Абсолютные высоты	11	37
Водность	8	43
Проточность	4	43
Застроенность	1	43
Заливание в половодье	0.4	44
Закустаренность	0.1	44
Все факторы	44	44
Режимы:		
классификационные	36	54
структурные	48	54
Все факторы и режимы	54	54
<i>Лето в целом</i>		
Поясность	24	24
Облесенность	14	28
Абсолютные высоты	10	31
Водность	7	38
Проточность	3	37
Застроенность	2	39
Закустаренность	0.5	39
Сезонность	0.4	39
Заливание в половодье	0.4	40
Все факторы	40	40
Режимы:		
классификационные	41	50
структурные	45	50
Все факторы и режимы	50	50

Орнитокомплексы

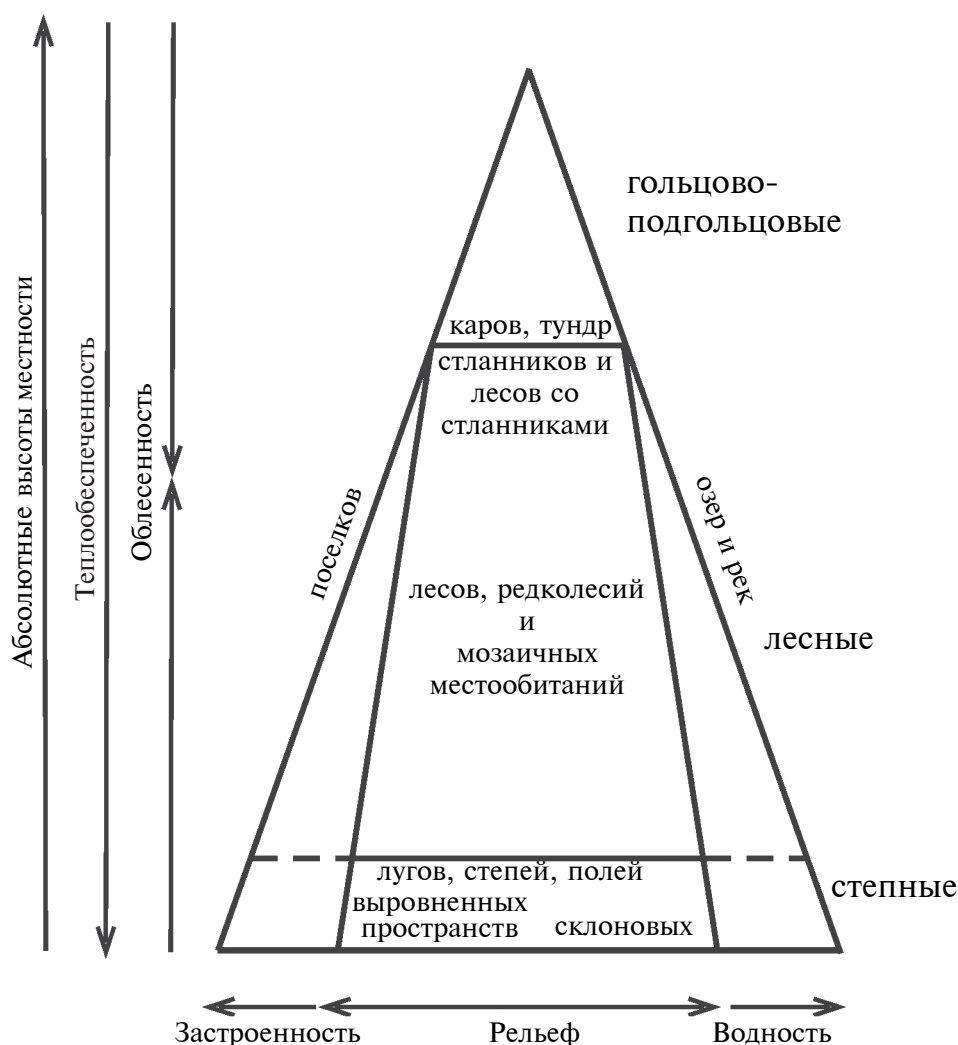


Рис. 6. Обобщенная пространственно-типологическая структура и организация неоднородности летнего населения птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья.

ми режимами на уровне подтипов орнитофауны. То же свойственно в целом и оценкам структуры и организации населения птиц Хэнтэй-Чикойскому нагорья. Поскольку состав растительности совпадает с классификационными режимами, мы упоминаем о них в конце перечисления факторов среды. Это обобщенное интегральное объяснение изменчивости населения птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с дополнительным сбором материала и модернизацией использованного программного обеспечения вновь проанализированы результаты кластерного анализа сведений по летнему населению птиц Хэнтэй-Чикойского нагорья. Результаты сопоставления показали большую степень обобщения по всем собранным данным, при совпадении с ранее выявленными тенденциями. Лишь “полулунность”

структуры, связанная некоторым сходством орнитокомплексов открытых гольцово-подгольцовых и степных котловинных местообитаний, по обобщенным данным в числе основных трендов не прослежена. Это подтверждают результаты неметрического шкалирования материалов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования, послужившие основой для написания данной статьи, проведены по программе ФНИ государственных академий наук на 2021–2025 гг., проект № FWGS-2021-0002.

FUNDING

The studies on which the present paper is based were carried out within the framework of FNI for the State Academies of Sciences for 2021–2025, project no. FWGS-2021-0002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильченко А.А., Галанин А.В. Физико-географические условия и история создания Сохондинского заповедника / Природа Сохондинского заповедника. Чита, 1983. С. 3–7.
- Ефимов В.М., Равкин Ю.С. Еще раз о пространственной структуре населения птиц Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Изд-во Наука. Сиб. отд-е, 1980. С. 59–63.
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах / Природа очагов клещевого энцефалита. Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ефимов В.М., Давранов Э. Оценка результативности анализа фауны и населения позвоночных северной части Армянского нагорья // Успехи современной биологии. 2016. Т. 136. № 4. С. 379–391.
- Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц / Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 2008. 205 с.
- Сметанин В.Н. Птицы Южного Забайкалья (пути формирования фауны и пространственная структура населения). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Биол. ин-т СО РАН, 1989. 22 с.
- Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2014. 138 с.
- Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2010. С. 175–176.
- Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2012. С. 281–284.
- Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
- Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды / Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 113–115.
- Харари Ф. Теория графов. М., 2006. 300 с.
- Цыбулин С.М. Птицы Алтая. Новосибирск: Изд-во Наука. Сиб. отд-е, 2009. 236 с.
- Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР; Птицы. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. Вып. 2. 156 с.
- Badgley C., Fox D.L. Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients // J. of Biogeography. 2000. № 27. P. 1437–1467.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity // Ecology Lett. 2012. № 15. P. 365–377.
- Blonder B., Moulton D.E., Blois J., Enquist B.J., Graae B.J., Macias-Fauria M., McGill B., Nogué S., Ordonez A., Sandel B., Svenning J.-C. Predictability in community dynamics // Ecology Lett. 2017. № 20. P. 293–306.
- Clavero M., Brotons L., Herrando S. Bird community specialization, bird conservation and disturbance: the role of wildfires // J. of Animal Ecology. 2011. № 80. P. 128–136.
- Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness // The American Naturalist. 1991. Vol. 137. № 1. P. 27–49.
- Chapman K., Reich P. Land use and habitat gradients determine bird community diversity and abundance in suburban, rural and reserve landscapes of Minnesota, USA // Biological Conservation. 2007. № 135. P. 527–541.
- Fristoe T. Energy use by migrants and residents in North America breeding bird communities // Global Ecology And Biogeography. 2014. № 2. P. 25–40.
- Gaston K., Davies R., Orme C., Olson V., Thomas G., Tzong-Su Ding, Rasmussen P., Lennon J., Bennett P., Owens I., Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna // Proceedings of the Royal Society. 2007. № 274. P. 1567–1574.
- Hayne Don W. An examination of the strip census method for estimating animal populations // J. Wildlife Manag. 1949. Vol. 13. № 2. P. 145–147.
- Jutzwiller K.J., Barron Jr.W.C. Does bird community structure vary with landscape patchiness? Achinahuan Desest perspective // Oikos. 2002. Vol. 98. № 2. P. 284–298.
- Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Y.A., Gashev S.N., et al. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China // Conserv. Biol. 2015. № 29. P. 1684–1694.
- Kaufman D., Willig M. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group // J. of Biogeography. 1998. № 25. P. 795–805.
- Martinez-Morales M. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forest birds // OIKOS. 2005. № 108. P. 634–642.
- Simons T., Shriner S., Farnsworth G. Comparison of breeding bird and vegetation communities in primary and secondary forests of Great Smoky Mountains National Park // Biological Conservation. 2006. № 129. P. 302–311.
- Simpson G. Species Density of North American Recent Mammals // Systematic Zoology. 1964. Vol. 13. № 2. P. 57–73.
- Soinen J., McDonald R., Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities // Ecography. 2007. № 30. P. 3–12.
- Zamora R., Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study // Ardiola. 2015. Vol. 62. № 1. P. 3–18. <https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3>
- Willig M., Kaufman D., Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2003. № 34. P. 273–309.

Spatial-Typological Structure and Organization of Summer Bird Assemblages of the Khentii-Chikoy Highland (Zabaykalsky Krai)

Yu. S. Ravkin^{a,*}, I. V. Pokrovskaya^b, E. E. Malkov^c, and I. N. Bogomolova^a

^a*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

^b*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^c*Sokhondo Nature Reserve, Russia*

*e-mail: yravkin@bk.ru

The paper deals with the structure and organization of summer bird assemblages in the Khentii-Chikoy Highland and presents the analysis of data collected in the 1981–1985 and 1989–2016 periods. Previously, only materials from the first period (up to 1985) were analyzed. Since then, the previously used software has been significantly updated. The present work is aimed at comparing the results obtained in the first stage of the studies with those obtained with the new data that have been supplemented and updated software used for their processing. The work has been carried out according to a relatively new line of investigation—the zoogeographical factor, using the techniques of applied statistics. The latter proved to be much more efficient in solving the problems than the previously used approach. Using the recently modernized mathematical apparatus and the samples supplemented with newly collected materials, a greater degree of generalization of the concept has been achieved, although the territorial trends revealed in the bird complexes are strikingly similar in both cases. The similarity is confirmed by the non-metric scaling.

Keywords: ornithocomplexes, classification, structure, organization, factors, estimates of relationships, cluster analysis, scaling

REFERENCES

- Badgley C., Fox D.L. Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *J. Biogeogr.*, 2000, no. 27, pp. 1437–1467.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.*, 2012, no. 15, pp. 365–377.
- Blonder B., Moulton D.E., Blois J., Enquist B.J., Graae B.J., Macias-Fauria M., McGill B., Nogué S., Ordóñez A., Sandel B., Svenning J.-C. Predictability in community dynamics. *Ecol. Lett.*, 2017, no. 20, pp. 293–306.
- Chapman K., Reich P. Land use and habitat gradients determine bird community diversity and abundance in suburban, rural and reserve landscapes of Minnesota, USA. *Biol. Conserv.*, 2007, no. 135, pp. 527–541.
- Clavero M., Brotons L., Herrando S. Bird community specialization, bird conservation and disturbance: the role of wildfires. *J. Anim. Ecol.*, 2011, no. 80, pp. 128–136.
- Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness. *Am. Nat.*, 1991, vol. 137, no. 1, pp. 27–49.
- Efimov V.M., Ravkin Yu.S. Once again about the spatial structure of the bird assemblage of North-Eastern Altai. In *Problemy zoogeografii i istorii fauny* [Problems of Zoogeography and Fauna History]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1980, pp. 59–63. (In Russ.).
- Fristoe T. Energy use by migrants and residents in North America breeding bird communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 2014, no. 2, pp. 25–40.
- Gaston K., Davies R., Orme C., Olson V., Thomas G., Tzung-Su Ding, Rasmussen P., Lennon J., Bennett P., Owens I., Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna. *Proc. R. Soc. Lond.*, 2007, no. 274, pp. 1567–1574.
- Harary F. *Teoriya grafov* [Graph Theory]. Moscow, 2006. 300 p.
- Hayne don W. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manag.*, 1949, vol. 13, no. 2, pp. 145–147.
- Jutzwiller K.J., Barrow Jr.W.C. Does bird community structure vary with landscape patchiness? Achinahuan Desest perspective. *Oikos*, 2002, vol. 98, no. 2, pp. 284–298.
- Kamp J., Oppel S., Ananin A.A., Durnev Y.A., Gashev S.N., et al. Global population collapse in a superabundant migratory bird and illegal trapping in China. *Conserv. Biol.*, 2015, no. 29, pp. 1684–1694.
- Kaufman D., Willig M. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *J. Biogeogr.*, 1998, no. 25, pp. 795–805.
- Martinez-Morales M. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forest birds. *Oikos*, 2005, vol. 108, no. 3, pp. 634–642.
- Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Efimov V.M., Davranov E. Assessment of the effectiveness of the fauna and vertebrate assemblages analysis in the Northern Armenian Highlands. *Uspekhi. Sovrem. Biol.*, 2016, no. 136, pp. 379–391. (In Russ.).

- Ravkin Yu.S. Towards a methodology for counting birds in forest landscapes. In *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita* [The Nature of Foci of Tick-borne Encephalitis]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1967, pp. 66–75. (In Russ.).
- Ravkin Yu.S., Kuperstokh V.L., Trofimov V.A. Spatial organization of bird assemblages. In *Ptitsy lesnoi zony Priob'ya* [Birds of the Forest Zone of the Ob Region]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1978, pp. 253–269. (In Russ.).
- Ravkin Yu.S., Livanov S.G. *Faktornaya zoogeografiya* [Factor Zoogeography]. Novosibirsk: Nauka Publ., 2008. 205 p.
- Shtegmann B.K. General principles of the ornithogeographical division of the Palearctic. In *Fauna SSSR. Ptitsy. T. 1. Vyp. 2* [Fauna of the USSR. Birds. Vol. 1. No. 2]. Moscow-Leningrad: Izd-vo Akad. Nauk SSSR, 1938. p. 156. (In Russ.).
- Simons T., Shriner S., Farnsworth G. Comparison of breeding bird and vegetation communities in primary and secondary forests of Great Smoky Mountains National Park. *Biol. Conserv.*, 2006, no. 129, pp. 302–311.
- Simpson G. Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, 1964, vol. 13, no. 2, pp. 57–73.
- Smetanin V.N. Birds of Southern Zabaikalia (paths of fauna formation and spatial structure of the population). *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. Novosibirsk, 1989. 362 p.
- Soinengen J., McDonald R., Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 2007, no. 30, pp. 3–12.
- Toropov K.V., Bochkareva E.N. *Ptitsy podtaezhnykh lesov Zapadnoi Sibiri: 30 let spustya* [Birds of Subtaiga Forests of Western Siberia: 30 Years Later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ., 2014. 394 p.
- Toropov K.V., Gragdan K.V. *Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya* [Birds of North-Eastern Altai: 40 Years Later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ., 2010. 394 p.
- Toropov K.V., Shor E.L. *Ptitsy yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri: 25 let spustya* [Birds of the Southern Taiga of West Siberia: 25 Years Later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ., 2012. 636 p.
- Trofimov V.A. Models and methods of the qualitative factor analysis of the matrix of coupling. In *Problemy analiza diskretnoi informatsii. Ch. 2* [Problems of Discrete Information Analysis. Part 2]. Novosibirsk, 1976, pp. 24–36. (In Russ.).
- Trofimov V.A., Ravkin Yu.S. Express-method of estimation of relationship between the spatial inhomogeneity of animal assemblages and environmental factors. In *Kolichestvennye metody v ekologii zhivotnykh* [Quantitative Methods in Ecology of Animals]. Leningrad, 1980, pp. 113–115. (In Russ.).
- Tsybulin S.M. *Ptitsy Altaya* [Birds of Altai]. Novosibirsk: Nauka Publ., 2009. 236 p.
- Vasilchenko A.A., Galanin A.V. Physiographic conditions and creation history of Sokhondo Nature Reserve. In *Priroda Sokhondinskogo zapovednika* [Nature of Sokhondo Nature Reserve]. Chita, 1983, pp. 3–7. (In Russ.).
- Willig M., Kaufman D., Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2003, no. 34, pp. 273–309.
- Zamora R., Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study. *Ardiola*, 2015, vol. 62, no. 1, pp. 3–18.
<https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3>