

На правах рукописи



КИСЛЬИЙ

Александр Александрович

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И НЕОДНОРОДНОСТЬ
НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ И СЕРЫХ ПОЛЕВОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.04 – зоология

Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2020

Работа выполнена в лаборатории зоологического мониторинга
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института систематики и экологии животных СО РАН

**Научный
руководитель:**

Равкин Юрий Соломонович
доктор биологических наук, профессор.

**Официальные
оппоненты:**

Виноградов Владислав Владиславович,
доктор биологических наук, доцент,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования "Красноярский государственный
медицинский университет имени профессора
В.Ф. Войно-Ясенецкого" Министерства
здравоохранения Российской Федерации,
заведующий кафедрой биологии и экологии.

Хляп Людмила Айзиковна,
кандидат биологических наук, Федеральное
государственное бюджетное учреждение
науки Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН, старший
научный сотрудник.

**Ведущая
организация:**

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова»,
географический факультет, г. Москва.

Защита состоится 15 декабря 2020 года в 12 часов на
заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте
систематики и экологии животных СО РАН по адресу 630091,
Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Факс (383) 217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
систематики и экологии животных СО РАН и на сайте
<http://www.eco.nsc.ru>.

Автореферат разослан « » 2020 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Петрожицкая Людмила
Владимировна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Распределение мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Западной Сибири в целом по территории проанализировано достаточно подробно. По отдельным видам оно рассмотрено лишь в некоторых природных зонах и горных провинциях или на еще более локальных территориях. При этом обычно рассматривали лишь главные предпочтения видов, характеризующие их экологическую нишу в изучаемой группе биоценозов. Это уместно скорее при анализе распределения птиц, которые в силу высокой мобильности могут избегать менее благоприятные ландшафты. Распределение лесных и серых полевков (как и мелких млекопитающих в целом) носит менее определенный характер: зверьки чаще вынуждены заселять смежные географически, а не биотопически близкие предпочитаемым ландшафтам местообитания. Эта особенность данной группы животных определяет важность изучения их территориальных предпочтений, особенно в условиях недоступности наиболее привлекательных геоботанических комплексов.

Свойственные мелким млекопитающим значительные межгодовые различия в численности зачастую затрудняют выявление биотопических предпочтений отдельных видов. Изменения обилия по местообитаниям могут быть следствием разной степени их привлекательности для животных, несовпадения фаз циклов численности в разные годы, неочевидных локальных особенностей условий среды в отдельных точках. Усреднение многолетних сведений об обилии лесных и серых полевков и обобщение рассматриваемых местообитаний до уровня групп выделов геоботанических карт позволяет в некоторой степени нивелировать межгодовые и локальные колебания численности исследуемых видов, а значит детальнее выявлять широкомасштабные закономерности их ландшафтного распределения. При этом такой подход к обработке результатов полевых работ дает возможность обобщения значительного объема материалов Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, собранных разными специалистами за длительный период времени.

Результаты изучения распределения и населения лесных и серых полевков Западной Сибири позволяют внести изменения в Красные книги соответствующих регионов, учитывать роль полевков в поддержании эпидемических и эпизоотических очагов и угроз, отслеживать последствия антропогенной трансформации экосистем. Мелкие млекопитающие служат кормовой базой охотничье-

промысловых зверей и краснокнижных хищников, поэтому сведения о численности грызунов могут быть использованы для оценки благополучия популяций зависящих от них видов. Это увеличивает актуальность изучения пространственной неоднородности обилия и численности лесных и серых полевков как компонента зоологического мониторинга позвоночных животных в целом.

Цель: изучить пространственную неоднородность обилия и численности лесных *Myodes* (Pallas, 1779) и серых *Microtus* (Schrank, 1798) полевков на равнинных и горных территориях Западной Сибири.

Задачи:

- выполнить классификации местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности отдельно для каждого из широко распространенных видов лесных и серых полевков;
- оценить численность каждого из видов лесных и серых полевков в Западной Сибири;
- классифицировать все виды лесных и серых полевков в целом по сходству их распределения по Западной Сибири;
- выполнить классификацию населения лесных и серых полевков и оценить силу связи изменчивости среды и их сообществ;
- проанализировать отличия в классификациях по сходству распределения и неоднородности населения лесных и серых полевков, выполненных с использованием условно исходных и усредненных показателей обилия.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Использование населенческих методов и подходов при изучении распределения отдельных видов мелких млекопитающих позволяет корректнее и с большей степенью обобщения описать распределение каждого из них на равнинных и горных территориях Западной Сибири, выявить определяющие его факторы среды, оценить их иерархию по силе и общности связи с неоднородностью обилия группы в целом.

2. В целом по равнинным и горным территориям Западной Сибири наибольшее влияние на пространственные отличия обилия и численности как отдельных видов лесных и серых полевков, так и всей группы в целом оказывают широтные и высотные характеристики тепло- и влагообеспеченности, в основном, через специфику растительного покрова.

3. Использование средних по таксонам повидовых классификаций сведений об обилии лесных и серых полевков позволяет существенно сгладить межгодовые и локальные (частные) колебания их численности по территории. Это увеличивает четкость

представлений о биотопическом предпочтении видов при большей информативности получаемых результатов.

Научная новизна. Населенческие методы и подходы впервые применены для изучения распределения отдельных видов мелких млекопитающих, а не всей группы в целом. Впервые выявлены основные факторы среды и их сочетания, связанные с распределением каждого из видов, оценена корреляция этих факторов с пространственной неоднородностью обилия. Для решения поставленных задач скорректирована часть принятых в факторной классификации приемов обработки данных. Впервые выполнены классификации населения и вариантов распределения видов мелких млекопитающих с использованием показателей обилия, полученных с помощью повидовых классификаций местообитаний по степени их благоприятности.

Теоретическое и практическое значение. Материалы диссертации, помимо их научно-познавательного значения, могут служить для мониторинга изменений населения и распределения лесных и серых полевков, оценки антропогенной трансформации их сообществ. В силу роли грызунов в питании хищных животных, результаты исследования имеют значение при решении проблем сохранения ценных охотничьих и краснокнижных видов млекопитающих и птиц. Изложенные в работе представления могут быть включены в курс лекций по зоологии позвоночных, биогеографии и экологии высших учебных заведений.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены и обсуждены на II Всероссийской научно-практической конференции «Человек и природа: грани гармонии и углы соприкосновения» (Комсомольск-на-Амуре, 2013); XX Международной научной школе-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2016); Международной научно-практической конференции «Экологические чтения – 2017» (Омск, 2017); VII Международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2018); Международной конференции «Актуальные вопросы биогеографии» (Санкт-Петербург, 2018); Всероссийской научной конференции «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (Улан-Удэ, 2019).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе шесть – в журналах, рекомендованных для публикации ВАК, три из которых из списков Web of Science и Scopus.

Личный вклад автора. Автором диссертации собраны материалы по обилию мелких млекопитающих за пять лет (с 2012 по

2016 гг.) в 41 местообитании южной тайги и лесостепной зоны. Объем выполненных учетных работ – около шести тысяч цилиндро-суток. Заимствование сведений проведено в соответствии с правилами Банка данных лаборатории зоологического мониторинга. Анализ и обобщение материалов осуществлялись автором при консультации с научным руководителем.

Объём и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Общий объём рукописи составил 127 машинописных страниц. Работа иллюстрирована 30 рисунками и содержит 22 таблицы. Список использованной литературы включает 120 источников, в том числе 25 зарубежных.

Благодарности. Соискатель глубоко признателен д.б.н. В.П. Старикову (СурГУ), д.б.н. С.М. Цыбулину, к.б.н. В.В. Панову, д.б.н. В.А. Юдкину, д.б.н. Л.Г. Вартапетову (ИСиЭЖ СО РАН), д.б.н. С.А. Соловьеву (ОмГУ им. Ф.М. Достоевского) и другим вкладчикам Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, разрешившим использование их материалов по обилию мелких млекопитающих Западной Сибири. Автор благодарен за помощь: к.б.н. А.А. Одинцевой (ИСиЭЖ СО РАН) – при освоении методик учета мелких млекопитающих, к.б.н. О.А. Одинцеву (ОмГПУ) – во время проведения учетов в 2012–2016 гг., А.В. Макарову (ИСиЭЖ СО РАН) – при освоении методов камеральной обработки зверьков, д.б.н. В.М. Ефимову и И.Н. Богомоловой (ИСиЭЖ СО РАН) за рекомендации по статистической обработке данных, а также всем сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН за конструктивные советы при обсуждении результатов исследования и общую поддержку. Соискатель выражает особую благодарность научному руководителю – д.б.н. Ю.С. Равкину за консультации и поддержку на всех этапах выполнения работы.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1.1. Места и методы сбора материалов, объем использованных данных. В работе использованы сведения об обилии мелких млекопитающих Западной Сибири в границах, описанных М.И. Помусом и Г.Д. Рихтером (Западная Сибирь, 1963). В нее входят Западно-Сибирская равнина и часть гор Южной Сибири: Кузнецко-Салаирская и Алтайская горные области.

Отлов мелких млекопитающих проведен ловчими канавками, заборчиками и давилками. Все показатели обилия даны в пересчете на 100 цилиндро-суток (Равкин, Ливанов, 2008).

Кроме личных данных, в работе использованы сведения об обилии мелких млекопитающих Западной Сибири из литературных источников и неопубликованные материалы вкладчиков Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Все материалы собраны как правило с 16 июля по 31 августа в период с 1954 по 2016 гг. В общей сложности проанализированы результаты учета мелких млекопитающих в 3479 биотопах, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы. Всего в сборе материалов участвовали 80 специалистов.

1.2. Методы и подходы к обработке данных. Методы и подходы, обычно используемые для анализа территориальной изменчивости населения в целом, применены для изучения пространственной неоднородности обилия отдельно взятых видов при описании распределения лесных и серых полевков. Эти подходы и программное обеспечение позволяют закрепить в жестких рамках, с помощью факторной классификации, разделение местообитаний по сходству в обилии вида и тем самым избежать субъективизма при делении их на группы. Кроме того, можно использовать экспертные качественные оценки неоднородности среды, однозначно выявлять и оценивать коррелятивную связь с отдельными факторами среды и природно-антропогенными режимами, как их неразделимыми сочетаниями. Одинаковая степень формализации методов и подходов при изучении размещения разных видов животных приводит к получению сравнимых результатов и, в дальнейшем, к возможности их корректного обобщения.

Для нивелирования межгодовых и частных территориальных отличий обилия мелких млекопитающих обычно применяют усреднение материалов. Следующим этапом трансформирования материалов служит замена усредненных показателей обилия на средние по видовым таксонам классификаций местообитаний по степени их благоприятности. Для упрощения описания показатели после усреднения по годам и группам выделов карт растительности в дальнейшем считали **условно исходными**, а усредненные после классификации местообитаний по благоприятности для отдельных видов – **средними значениями**.

При описании распределения полевков использованы, как правило, многолетние материалы, усредненные за все годы проведения учетов по группам выделов геоботанических карт. В указанные в легенде карты и в диссертации группы выделов входят коренные формации и их ближайшие производные, за исключением мелколиственных лесов, а также полностью или частично

распаханных участков, которые рассмотрены в качестве отдельных местообитаний. Все усредненные показатели рассчитаны как простые средние, без учета соотношения площадей исходных местообитаний.

Пространственно-типологическая организация населения и распределения отдельных видов и их групп выявлена с помощью одного из методов кластерного анализа с использованием программы «Факторная классификация». В качестве меры сходства взят коэффициент Жаккара для количественных признаков.

На основании полученной классификации населения и местообитаний по степени их благоприятности для каждого вида прослежено влияние факторов среды, определяющих неоднородность населения и обилие отдельных видов соответственно. Так, например, отнесение при кластерном анализе в разные таксоны классификации лесных и тундровых местообитаний дает основание выделить как отдельные факторы тип растительности и степень облесенности. Оценка связи полученных представлений о населении и распределении мелких млекопитающих с факторами среды и режимами, как совокупностью неразделимых сочетаний факторов, проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи. Она не требует количественной оценки проявления факторов среды, достаточно их балльной оценки или неранжированных признаков.

Оценка численности лесных и серых полевков на исследованной территории в целом, ее относительная ошибка и доверительные интервалы рассчитаны при доверительной вероятности 0.9 по Е. С. Равкину и Н. Г. Челинцеву (1990).

Все значения показателей, равные или большие 0.95, округлены до целых, а меньшие – до первой ненулевой цифры.

Русские и латинские названия родов и видов даны по И.Я. Павлинову (2019).

ГЛАВА 2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

В ходе исследования проанализированы особенности распределения 10 видов подсемейства Полевочьих Arvicolinae (Gray, 1821). Это полевки: красно-серая *Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846), рыжая *M. glareolus* (Schreber, 1780), красная *M. rutilus* (Pallas, 1779), узкочерепная *Microtus gregalis* (Pallas, 1779), обыкновенная полевка *M. arvalis* (Pallas, 1778), восточноевропейская *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924), темная *M. agrestis* (Linnaeus, 1761), экономка *M. oeconomus* (Pallas, 1776), монгольская *M. mongolicus* (Radde, 1861) и Миддендорфа *M. middendorffi* (Poljakov, 1881).

2.1. Красно-серая полевка *Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846). Встречена на всей территории Западной Сибири, кроме

тундровой зоны. Наибольшее предпочтение она отдает лесам и редколесьям южной тайги, Северо-Западного, Северного, Центрального и Северо-Восточного Алтая, Кузнецкого Алатау, а также лесным лугам последнего (рис. 1). Степень благоприятности условий среды снижается к прочим лесным и, особенно, открытым местообитаниям.

2.2. Рыжая полевка *Myodes glareolus* (Schreber, 1780). В Западной Сибири населяет равнину от типичной северной тайги до лесостепной зоны включительно, а также горные области, исключая Юго-Восточный Алтай. Благоприятнее всего для нее условия среды мелколиственных и темнохвойно-мелколиственных лесов южнотаежной и подтаежной подзон лесной зоны, Северо-Предалтайской и Северо-Восточной провинций Алтая, Кузнецкого Алатау, и кроме того – полей-перелесков Северо-Предалтайской провинции (рис. 2).

2.3. Красная полевка *Myodes rutilus* (Pallas, 1779). В Западной Сибири встречается повсеместно, кроме арктических тундр. Самые благоприятные для нее местообитания – это леса с участием темнохвойных пород, особенно на Северо-Восточном Алтае и в Кузнецком Алатау (рис. 3). Прочие лесные ландшафты эта полевка предпочитает в меньшей степени. Наименее привлекательны для нее открытые местообитания, среди которых ее меньше всего в равнинных степях и тундрах.

2.4. Узкочерепная полевка *Microtus gregalis* (Pallas, 1779). На исследованной территории не встречается только в арктических тундрах. Предпочитает равнинные степи, сообщества долин рек в субарктических тундрах, а также горные подгорные редколесья, тундры и тундростепи Северо-Западного и Юго-Восточного Алтая (рис. 4).

2.5. Обыкновенная *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) и восточноевропейская *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924) полевки. Сестринские виды. Определение видовой принадлежности проводилось по морфологическим признакам, в целом для них идентичным. Это вынуждает рассматривать их распределение в комплексе, для краткости в работе условно названном обыкновенной полевкой.

В Западной Сибири обыкновенную полевку встречали южнее северной тайги за исключением Юго-Восточного Алтая. Больше ее в сообществах пойм крупных рек и долин их притоков степной зоны, а также в ряде открытых местообитаний горных провинций (рис. 5). Сравнительно привлекательны для нее и участки вблизи построек.

Условия среды для красно-серой полевки в местообитаниях Западной Сибири:

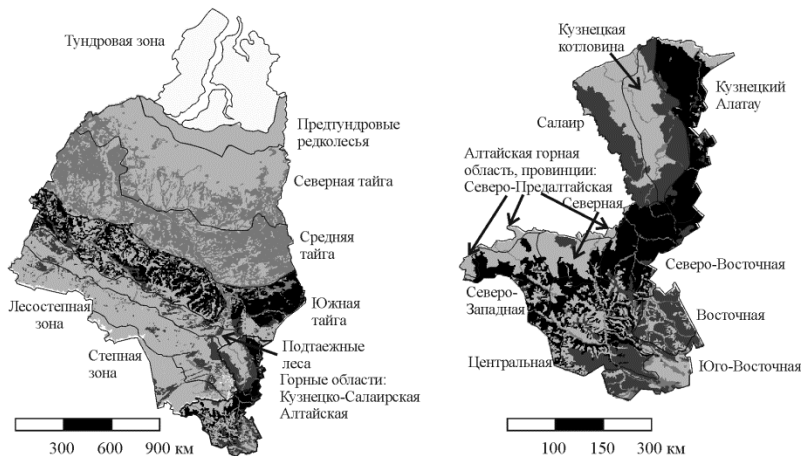
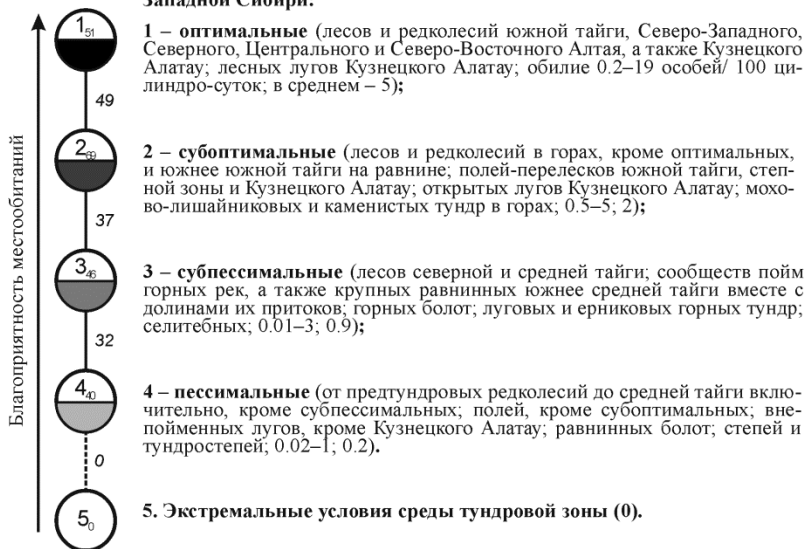


Рис. 1. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для красно-серой полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 32%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

Условия среды для рыжей полевки в местообитаниях Западной Сибири:

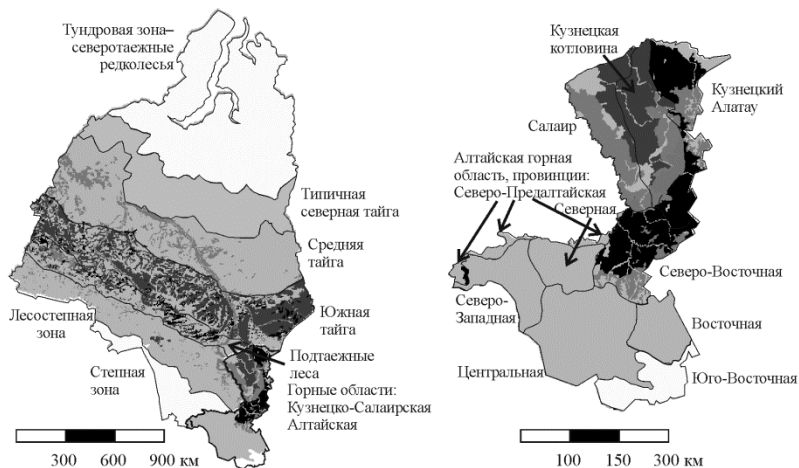
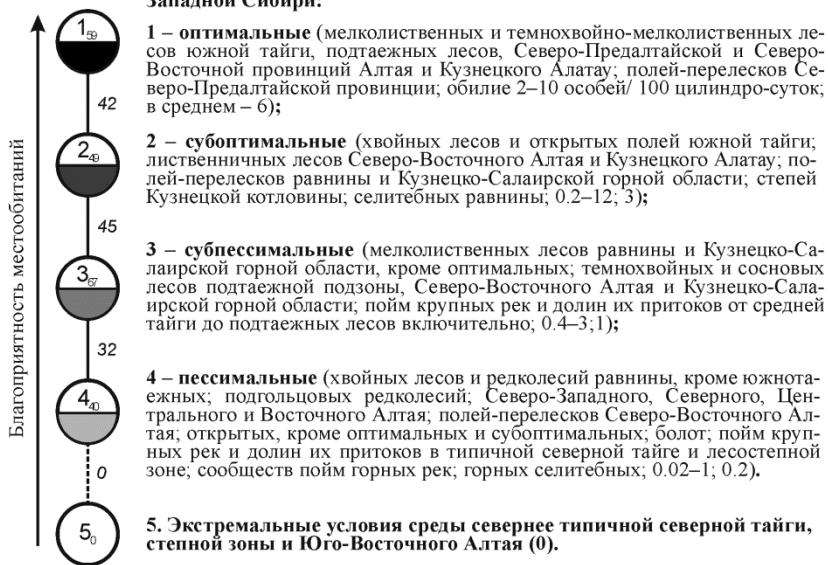


Рис. 2. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для рыжей полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 32%). Условные обозначения как на рис. 1.

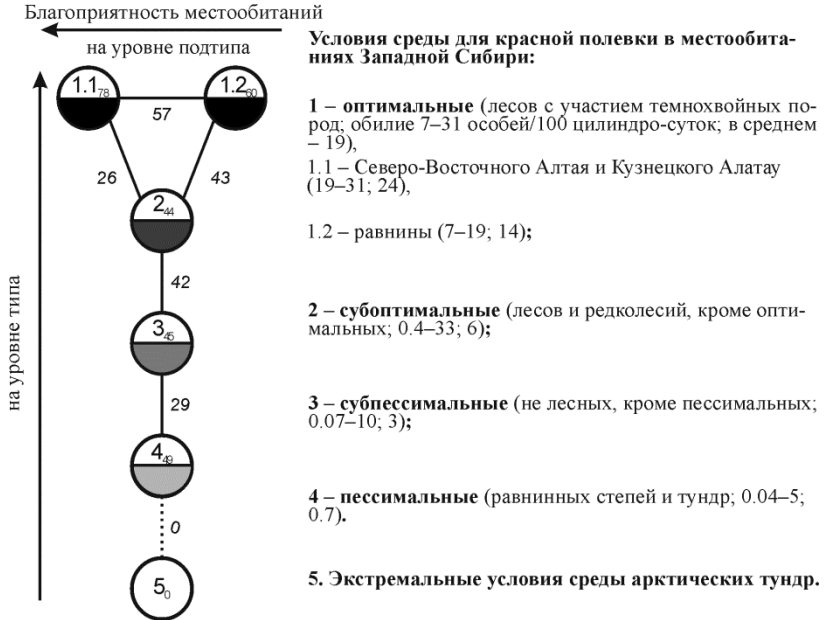


Рис. 3. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для красной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне подтипа местообитаний (порог значимости сходства – 26%). Условные обозначения как на рис. 1.

Условия среды для узкочерепной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

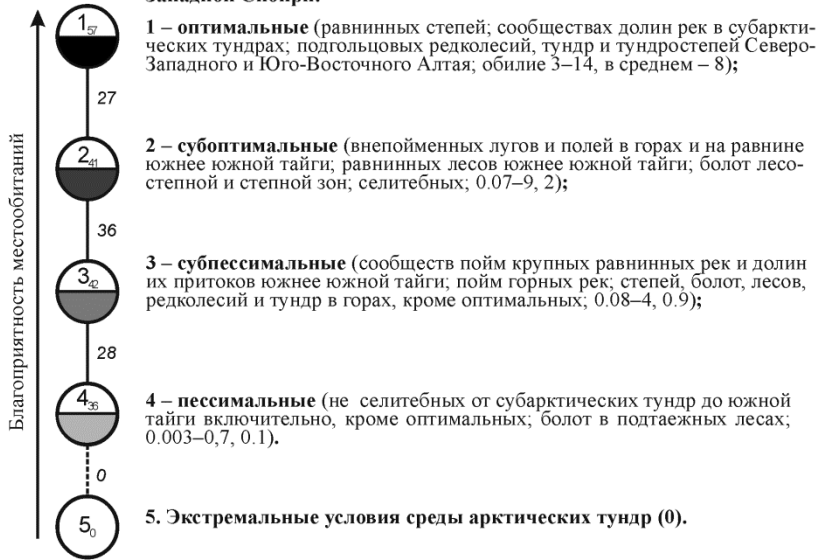


Рис. 4. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для узкочерепной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 27%). Условные обозначения как на рис. 1.

Условия среды для обыкновенной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

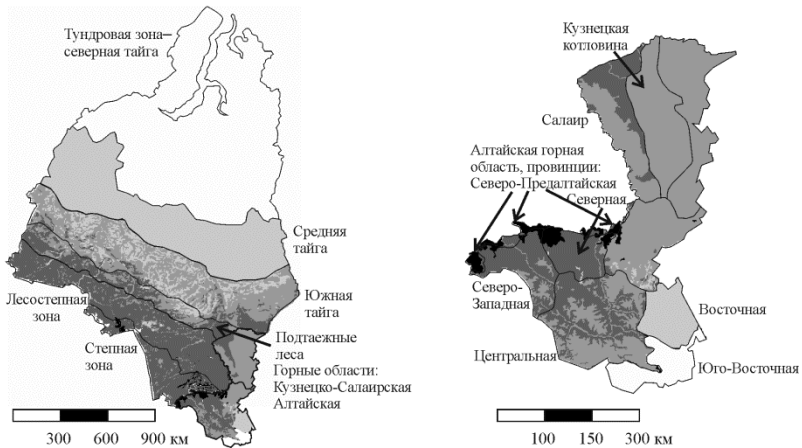
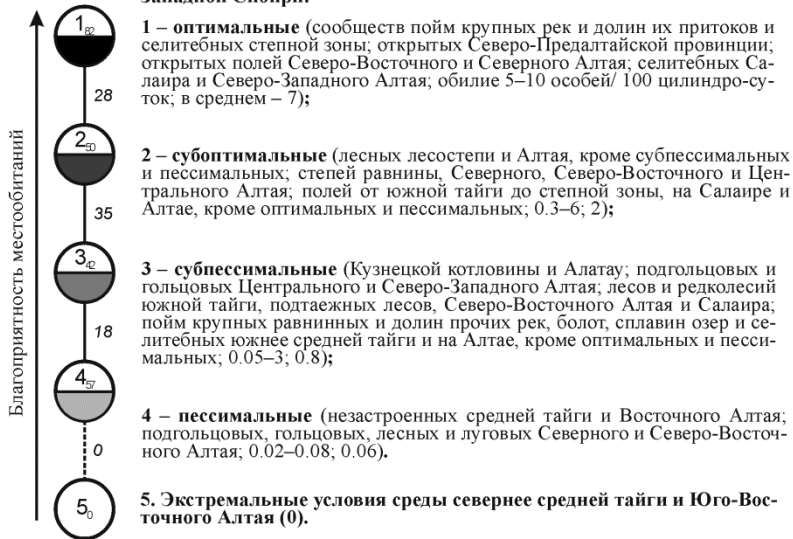


Рис. 5. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для обыкновенной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 18%). Условные обозначения как на рис. 1.

2.6. Темная полевка *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761). В Западной Сибири встречается южнее низкокустарниковых субарктических тундр, кроме Юго-Восточного Алтая. Наиболее

благоприятны для нее условия среды в мелколиственных лесах Алтая и лиственничных Кузнецкого Алатау, на болотах: северотаежных бугристых и горных, в сообществах долин рек в южных субарктических тундрах, в полях южной тайги, в полях-перелесках степной зоны и селитебных местообитаниях северной и средней тайги (рис. 6). На прочих участках ее обилие в среднем намного ниже.

2.7. Полевка-экономка *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). На исследованной территории встречается повсеместно, кроме арктических и северных моховых субарктических тундр. Предпочитает поймы крупных и долины прочих рек от южных субарктических тундр до южной тайги включительно, вместе с селитебными местообитаниями (рис. 7). В той же степени привлекательны для нее низинные болота лесостепной зоны, а также незастроенные территории Кузнецко-Салаирской горной области, за исключением тундр и степей. В других заливаемых и заболоченных местообитаниях ее обилие несколько меньше, хотя и сравнительно высоко. Исключением служат верховые болота, где полевки-экономки обычно так же мало, как и на участках Западной Сибири с недостаточным тепло- или влагообеспечением.

2.8. Монгольская полевка *Microtus mongolicus* (Radde, 1861). В Западной Сибири встречается только в тундровых высокогорьях Юго-Восточного Алтая.

2.9. Полевка Миддендорфа *Microtus middendorffi* (Poljakov, 1881). По использованным сведениям, в Западной Сибири распространена только на равнине, в подзонах субарктических тундр и предтундровых редколесий, хотя в литературе описаны встречи и южнее, вплоть до средней тайги включительно. В целом по населенной территории предпочитает сообщества пойм крупных и долин прочих рек.

2.10. Сравнительный анализ силы и общности связи выявленных градиентов среды с распределением широко распространенных видов. Выявленный по выполненным классификациям местообитаний Западной Сибири список факторов среды и их сочетаний, связанных со встречаемостью широко распространенных видов лесных и серых полевок, можно условно разделить на три группы по силе и общности этих связей (табл. 1).

Первая группа включает в себя широтные, высотные и провинциальные градиенты. Это тепло- и влагообеспеченность – наиболее информативный для всех исследованных видов полевок фактор, представляющий собой сочетание зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах, а также макрорельефа (равнинного или горного).

Условия среды для темной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

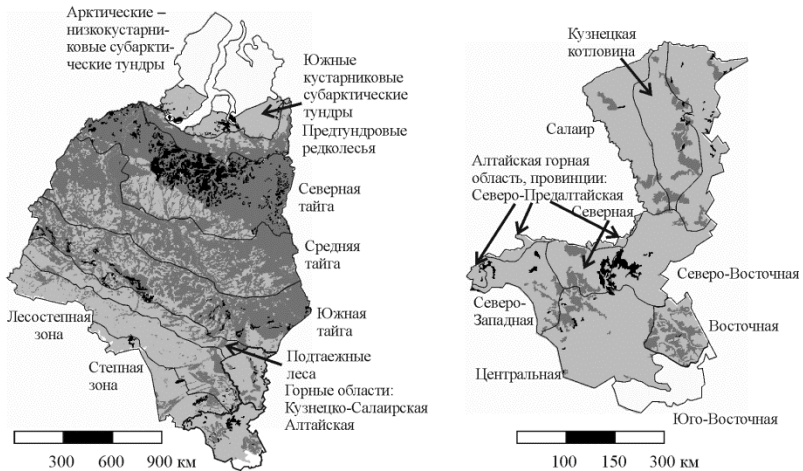
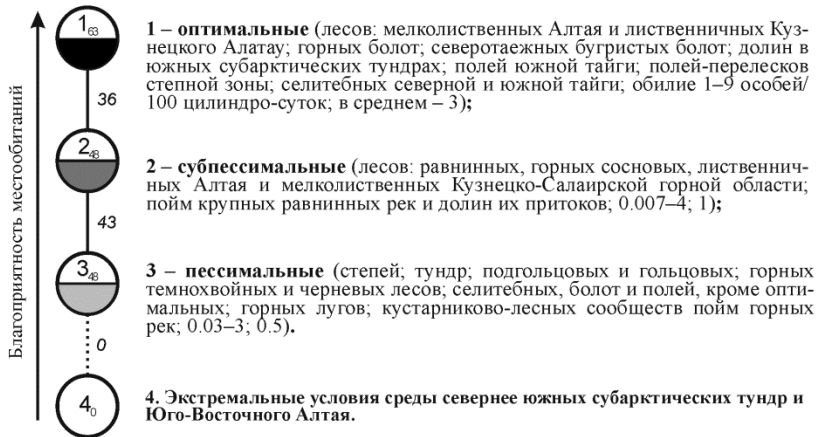


Рис. 6. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для темной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 36%). Условные обозначения как на рис. 1.

Условия среды для полевки-экономки в местообитаниях Западной Сибири:

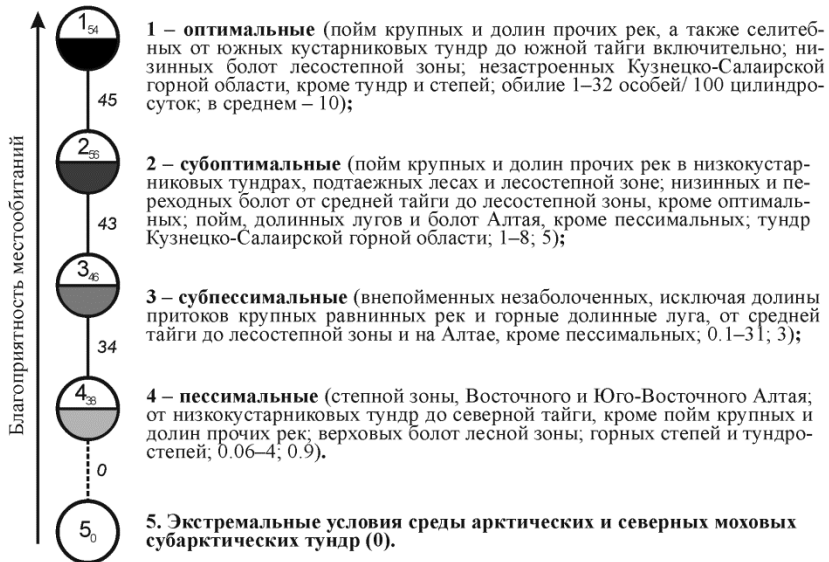


Рис. 7. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для полевки-экономки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 34%). Условные обозначения как на рис. 1.

Таблица 1

Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия широко распространенных в Западной Сибири видов лесных и серых полевков

Группа факторов, фактор, режим	Полевки						
	красно-серая	рыжая	красная	узкочерепная	обыкновенная	темная	экономка
Группа I							
Тепло- и влагообеспеченность	28	46	10	21	47	40	21
Зональность и подзональность	25	33	10	16	33	21	14
Провинциальность	9	16	2	6	18	19	6
Высотная поясность	10	9	1	3	8	9	2
Макрорельеф (равнина – горы)	9	4	0.05	2	5	0.3	0.7
Группа II							
Тип растительности	8	10	3	6	12	9	2
Облесенность	7	9	5	2	5	4	2
Состав лесообразующих пород	- ¹	8	3	-	-	2	-
Группа III							
Заболоченность	0.9	0.1	0.4	0.7	2	0.6	0.3
Минеральное питание фитоценозов болот	-	-	-	-	-	-	0.7
Заливание в половодье	0.6	0.9	0.7	0.9	1	0.2	0.9
Распашка	0.4	1	0.2	0.5	3	1	-
Застроенность	0.01	0.4	0.2	0.2	0.05	0.1	0.002
Сочетания							
Все факторы	34	48	21	25	49	43	23
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	45	59	21	23	57	43	24
Все факторы и режимы	50	63	27	31	60	51	32

Во вторую группу входят факторы, демонстрирующие наибольшую силу и общность связи с распределением отдельных видов лесных и серых полевков среди напрямую связанных с растительным обликком местообитаний: тип растительности, облесенность и состав лесообразующих пород.

Третью группу факторов составляют характеристики условий среды, локальное влияние которых на изменчивость обилия исследованных полевков зачастую огромно, но в целом по Западной

¹ Связь фактора с неоднородностью обилия вида при кластерном анализе не выявлена.

Сибири сравнительно невелико. Это заливание в половодье, заболоченность, тип минерального питания фитоценозов болот, распашка и застроенность.

Список выявленных факторов среды, а также их иерархия (по доле учтенной дисперсии матрицы сходства) не универсальны для каждого из видов лесных и серых полевков. Так, связь состава лесообразующих пород с пространственной изменчивостью обилия в целом по Западной Сибири прослежена для трех из семи широко распространенных видов (рыжая, красная и темная полевки), а различий в минеральном питании фитоценозов болот – только для полевки-экономки. В то же время это единственный исследованный вид, распределение которого не связано с распашкой. Кроме того, описанные выше группы факторов среды и их сочетаний могут перекрываться по некоторым их компонентам: зачастую часть выявленных градиентов среды второй группы объясняет большее количество дисперсии матрицы сходства, чем отдельные компоненты тепло- и влагообеспеченности (например, макрорельеф).

Существенна среди исследованных видов разница в доле дисперсии матрицы сходства, учтенной всеми выявленными факторами и режимами вместе. Причиной этого служит не одинаковая степень распространения и среднего обилия полевков в целом по Западной Сибири: вслед за увеличением доли нулевых проб снижается неоднородность значений обилия в выборке, в том числе и связанная с межгодовыми и локальными отличиями в численности животных. Значения коэффициентов множественной корреляции варьируют от 0.52 для красной полевки, встреченной на всей исследованной территории, кроме арктических тундр, до 0.79 для рыжей полевки, отсутствующей севернее типичной северной тайги, в степной зоне и на Юго-Восточном Алтае (среднее по Западной Сибири обилие: 6 и 1 особь на 100 ц.с. соответственно).

ГЛАВА 3. ЧИСЛЕННОСТЬ

Численность лесных и серых полевков Западной Сибири в целом оценена более чем в 5 млрд. особей, при этом на равнине она в 4.5 раза выше, чем в горах (за счет меньшей площади). На равнине особей исследованных видов больше всего в таежных подзонах, особенно южной (рис. 8). К северу и к югу от них показатель неуклонно снижается. В среднем по горным провинциям лесных и серых полевков больше всего в Кузнецком Алатау и несколько меньше на Салаире, в Кузнецкой котловине и на Северо-Восточном Алтае.

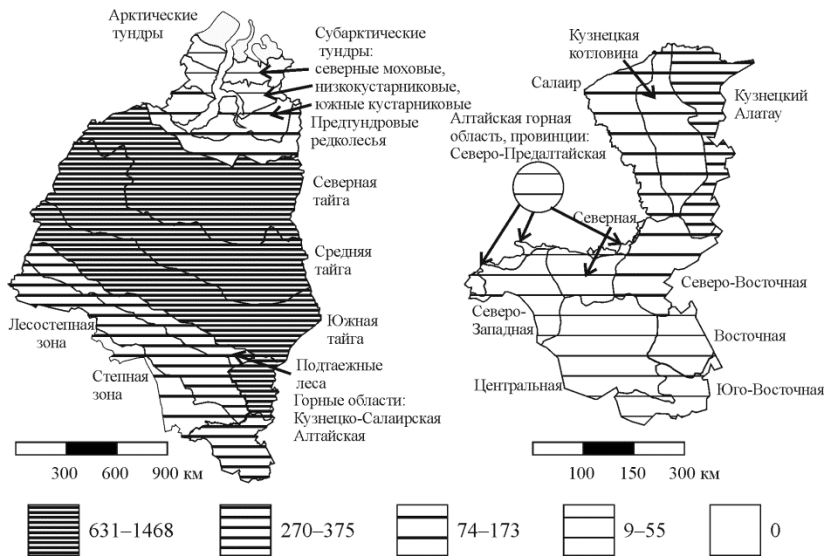


Рис. 8. Численность лесных и серых полевков в равнинной и горной частях Западной Сибири

ГЛАВА 4. КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ПО СХОДСТВУ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

На основании результатов кластерного анализа матрицы сходства лесных и серых полевков **по условно исходным** показателям их обилия в Западной Сибири составлена классификация видов по общности биотопических предпочтений. Всего выделено три типа распределения, один из которых разделен на три подтипа (рис. 9).

Группировка видов по типам связана не только с их биотопическими предпочтениями, но и со степенью распространения полевков на исследованной территории. Так, в лесной тип включены широко распространенные виды. Полевка Миддендорфа населяет всего две подзоны Западно-Сибирской равнины, а монгольская встречается только на Юго-Восточном Алтае. На подтиповом уровне отражены более частные характеристики распределения. Так обыкновенная и узкочерепная полевки встречаются в лесных местообитаниях на всей занимаемой ими территории, однако наиболее благоприятны для этих видов открытые ландшафты.

Пространственно-типологическая структура позволяет проследить влияние на распределение лесных и серых полевков высотных и широтных изменений теплообеспеченности, а также облесенности и распашки. Классификация и граф учитывают 93%

дисперсии условно исходной матрицы сходства (множественный коэффициент корреляции 0.96).

Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.3) распределения.

Виды лесных и серых полевков, предпочитающие

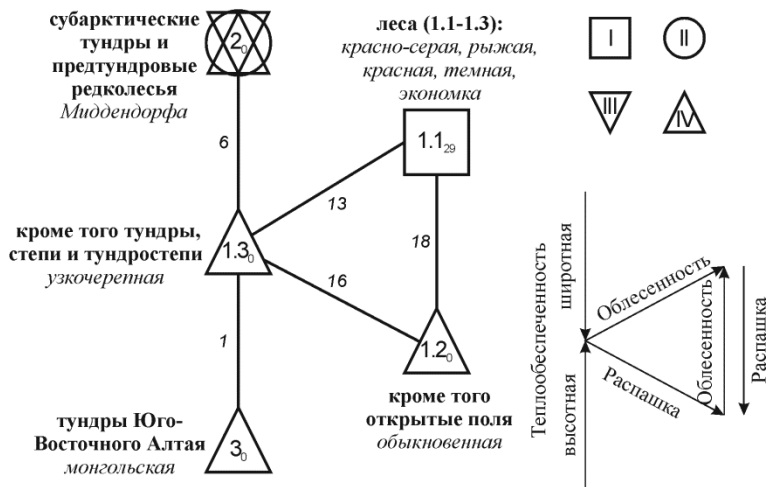


Рис. 9. Пространственно-типологическая структура распределения лесных и серых полевков Западной Сибири (по условно исходным данным)

Граф построен на уровне подтипа общности распределения (порог значимости сходства – 1%). Цифры внутри значков – номера таксонов классификации и, индексом, внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Значками обозначены совместно предпочитаемые составляющими таксон полевками местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые местообитания. Рядом со значками дано описание таксона и указаны входящие в него виды. Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения проявления факторов среды.

Классификация лесных и серых полевков по общности их распределения, составленная на основании кластерного анализа матрицы сходства **усредненных данных** несколько отличается от предыдущей. В сравнении с классификацией по исходным данным, использование усредненных показателей обилия привело к увеличению связи с пойменными и тундровыми местообитаниями в распределении видов, ранее отнесенных к лесному типу (рис. 10).

В лесной тип по номинальному подтипу входит только рыжая полевка, для которой заливаемые в половодье и недостаточно обеспеченные теплом участки не благоприятны. В дополнение к уже выявленным факторам среды, пространственно-типологический граф сходства отражает влияние на неоднородность распределения лесных и серых полевков заливания в половодье.

**Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.4) распределения.
Виды лесных и серых полевков, предпочитающие**

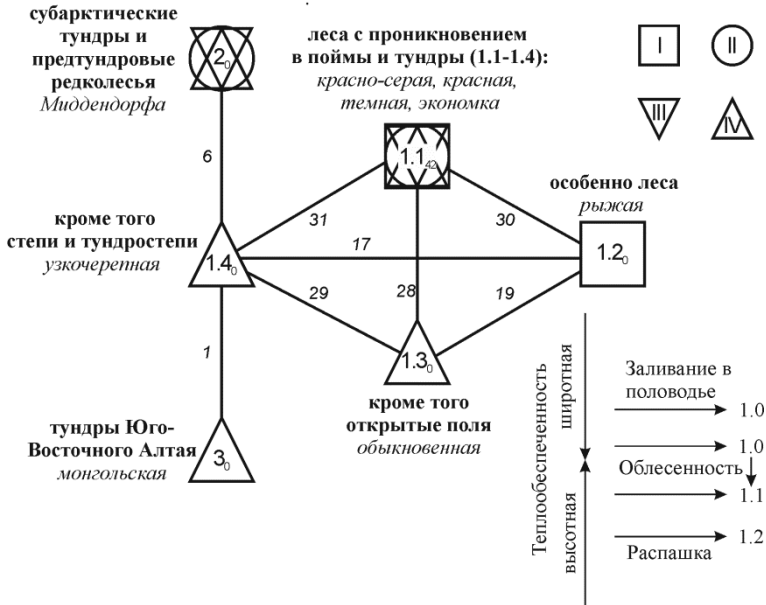


Рис. 10. Пространственно-типологическая структура распределения лесных и серых полевков Западной Сибири (по усредненным данным)
Условные обозначения как на рис. 9.

Классификация и граф, выполненные по матрице сходства усредненного обилия объясняют бóльшую долю ее дисперсии, в сравнении с предыдущей – 97%, множественный коэффициент корреляции 0.98 (соответственно на 4% и 0.02 в долях единицы).

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Для более подробного описания неоднородности обилия лесных и серых полевков в Западной Сибири составлены два варианта классификаций их населения: на основании условно исходных и усредненных данных. Классификация **по условно исходному обилию** состоит из семи типов, пяти подтипов и двух классов населения. Пространственно-типологический граф сходства населения лесных и серых полевков по этим данным в большей мере иллюстрирует влияние на неоднородность облика их сообществ степени облесенности местообитаний (рис. 10). В соответствии с этим таксоны классификации сменяют друг друга по грациям этого фактора:

сообщества лесов, кроме лиственных, мозаичные и открытые местообитания. С увеличением облесенности возрастает и плотность населения. Кроме того, на графе внутри этих групп проявляется влияние региональности, провинциальности, подзональности, высотной поясности, заливания в половодье, распашки и застройки. В дополнение к этому списку, классификация позволяет выявить не отраженное на структуре влияние на неоднородность населения таких факторов, как состав лесообразующих пород и минеральное питание болот.

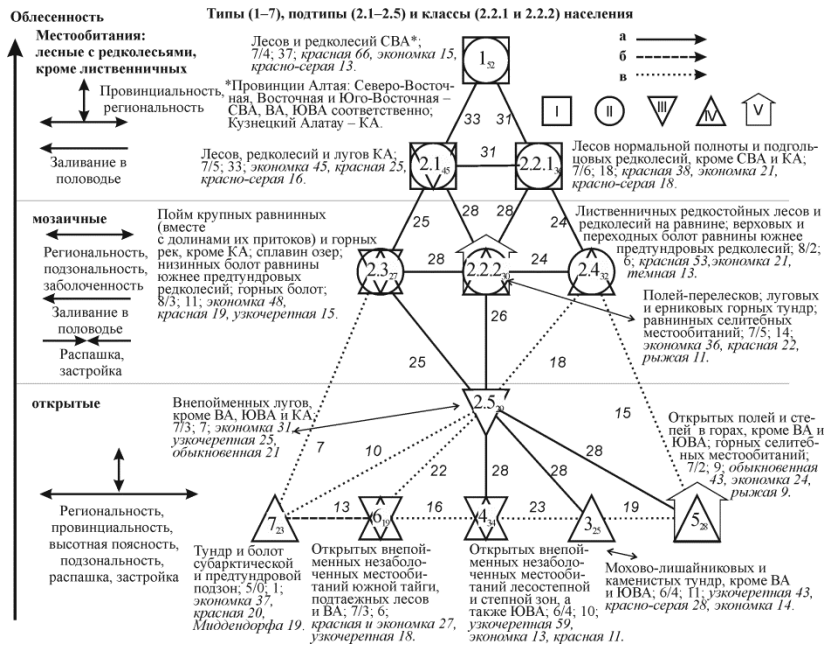


Рис. 10. Пространственно-типологическая структура населения лесных и серых полевков Западной Сибири (по условно исходным данным)

Граф построен на уровне класса населения, порог значимости сходства – 24%. «а» – связи с равным или большим порогом сходства, «б» – максимальные для таксонов без сверхпороговых связей, «в» – дополнительные связи. Местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые, V – селитебные. Цифры внутри значков – номера таксонов классификации, индексом показано внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Рядом со значками дано описание таксона, указано его видовое и, через косую черту, фоновое богатство, плотность населения (особей на 100 п.с.), курсивом – три лидирующих по обилию вида с указанием их доли в плотности (%). Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения связи с факторами среды.

Все выявленные факторы среды объясняют 33% учтенной дисперсии (табл. 2). Оценка силы и общности связи с населением режимов по классификации и связей на графе составляет 24% дисперсии матрицы сходства и дает приращение к факторам среды в 17%. Таким образом, итоговая оценка связи всех факторов и режимов с неоднородностью населения составляет 40% учтенной дисперсии матрицы сходства (множественный коэффициент корреляции 0.63).

Классификация населения лесных и серых полевков, выполненная **по усредненным данным**, несколько детальнее: всего выделено девять типов, пять подтипов и три класса сообществ. Здесь подробнее, чем в классификации по условно исходным данным, проявляются различия облесенных территорий разных регионов и неоднородность населения лесов с разным составом лесообразующих пород (рис. 11).

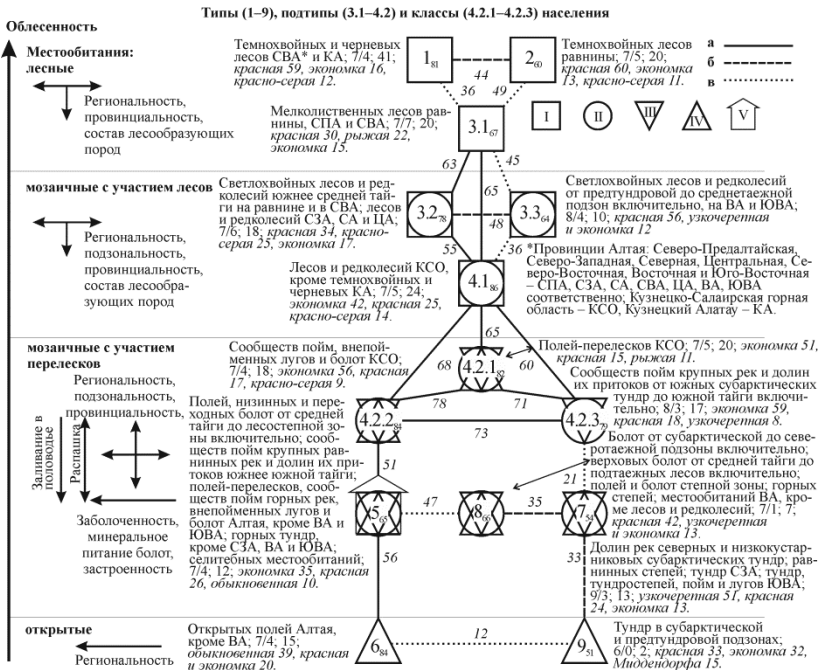


Рис. 11. Пространственно-типологическая структура населения лесных и серых полевков Западной Сибири (по усредненным данным)

Граф построен на уровне класса населения, порог значимости сходства – 51%. Остальные условные обозначения как на рис. 10.

На графе населения тренд облесенности делит пространственно-типологическую структуру на четыре части, вместо

трех на предыдущем рисунке. Кроме того, в населении мозаичных местообитаний проявляется связь с минеральным питанием болот, – фактором, выявленным по прошлой классификации, но не отраженным на графе.

В оценке силы и общности связи выявленных факторов и режимов с неоднородностью населения лесных и серых полевков по усредненным данным повышено значение состава лесообразующих пород (табл. 2). Связь с этим фактором благоприятности местообитаний для отдельных видов лесных и серых полевков обычно не превышает среднего показателя между наиболее и наименее информативными, но общая его кумулятивная связь с неоднородностью населения группы сравнительно велика.

Таблица 2

Оценка силы и общности связи факторов среды и населения лесных и серых полевков в Западной Сибири

Фактор, режим	Учетная дисперсия (%) матрицы сходства по обилию	
	условно исходного	усредненного
Тепло- и влагообеспеченность	20	28
Зональность и подзональность	11	15
Тип растительности	10	16
Облесенность	10	14
Провинциальность	9	13
Состав лесообразующих пород	8	17
Высотная поясность	3	3
Распашка	2	2
Минеральное питание болот	0.9	1
Заливание в половодье	0.7	0.8
Заболоченность	0.3	1
Макрорельеф (равнина – горы)	0.3	2
Застроенность	0.2	0.2
Все факторы	33	52
Режимы по иерархической классификации	18	40
Режимы по пространственно-типологической структуре	23	48
Все режимы	24	48
Все факторы и режимы	40	69

Общая оценка информативности составляет 69% учетной дисперсии матрицы коэффициентов сходства, рассчитанных по усредненному обилию (множественный коэффициент корреляции 0.83). Это более чем в полтора раза выше аналогичного показателя, вычисленного на основании условно исходных данных по обилию за счет снижения доли межгодовых и частных территориальных отличий в неоднородности населения.

Таким образом, применение усредненных показателей обилия по таксонам повидовых классификаций местообитаний по степени их благоприятности дает более информативные представления о сходстве в распределении и неоднородности населения лесных и серых полевков Западной Сибири. При этом большее приращение объясненной дисперсии матриц сходства характерно для классификации населения, чем видов по сходству распределения.

ВЫВОДЫ

1. По общей оценке численность лесных и серых полевков в Западной Сибири во второй половине лета составляет около 5 млрд. 300 млн. особей. Большая часть суммарного запаса этих полевков на равнине распределена в южной тайге, а в горах – на Кузнецком Алатау (1 млрд. 468 млн. и 324 млн. особей соответственно). Среди исследованных видов наиболее многочисленны полевки красная и экономка (2 млрд. 029 млн. и 1 млрд. 402 млн. особей).

2. Среди лесных и серых полевков наибольшее сходство в распределении характерно для группы, в целом предпочитающей лесные местообитания, которые, в то же время, не всегда наиболее благоприятны для отдельных видов.

3. Плотность населения лесных и серых полевков увеличивается с возрастанием облесенности территорий. Чаще всего в число лидеров по доле в населении входят наиболее многочисленные и широко распространенные в Западной Сибири полевка-экономка и красная полевка.

4. Наибольшая сила и общность связи с повидовыми различиями в благоприятности местообитаний Западной Сибири для лесных и серых полевков, так же как и с изменчивостью населения этой группы видов прослежена для подзональных, провинциальных и высотных различий режимов тепло- и влагообеспеченности. Менее выражена связь с типом растительности, облесенностью и составом лесообразующих пород. Остальные факторы имеют важное, но локальное значение. В целом по исследованной территории они малоинформативны.

5. Использование усредненных показателей обилия исследованных видов в сравнении с условно исходными данными дает более выравненное и определенное представление о закономерностях неоднородности их распределения и населения, четче иллюстрирует связь со структурообразующими факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами). При этом достигнута большая информативность полученных представлений, особенно при описании

населения лесных и серых полевков в целом (40 и 69%, т.е. на 29% учтенной дисперсии).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. Кислый А.А., Одинцева А.А., Одинцев О.А. Мелкие млекопитающие окрестностей города Тобольска // Омский научный вестник. 2015. № 1(138). С. 157-160.

2. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Одинцева А.А., Цыбулин С.М., Одинцев О.А. Распределение и территориальная неоднородность населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 3. С. 343-352.

3. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Стариков В.П., Панов В.В., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Соловьев С.А. Распределение красной полевки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2019. Т. 26. № 1. С. 14-28. [Kislyi A.A., Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Tsybulin S.M., Starikov V.P., Panov V.V., Yudkin V.A., Vartapetov L.G., Solovov S.A.. Distribution of Northern Red-Backed Vole *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) in Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12. № 1. PP. 10-22.]

4. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Стариков В.П., Цыбулин С.М., Жуков В.С. Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1972) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения // Вестник ТГУ. Биология. 2019. № 46. С. 115-134.

5. Кислый А.А. Распределение полевки-экономки *Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776) в Западной Сибири // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 6. С. 613-621.

6. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Стариков В.П. Численность и распределение узкочерепной полёвки *Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779) (Cricetidae, Rodentia) в Западной Сибири // Поволжский экологический журнал. 2020. № 2. С. 209-227.

Прочие публикации

7. Кислый А.А., Одинцева А.А., Одинцев О.А. Межгодовые отличия населения мелких млекопитающих южной тайги Прииртышья // Человек и природа: грани гармонии и углы соприкосновения. Комсомольск-на-Амуре: АмГПУ. 2013. № 1. С. 32-39.

8. Кислый А.А., Одинцева А.А., Макаров А.В. Богомолова И.Н. Динамика летнего населения мелких млекопитающих южной тайги Прииртышья // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: ХГУ им. Н.Ф. Катанова. 2016. С. 55-56.
9. Кислый А.А., Одинцев О.А. Общие особенности распределения мелких млекопитающих южной лесостепи Прииртышья // Экологические чтения – 2017. Омск: изд-во ЛИТЕРА. 2017. С. 144-145.
10. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Стариков В.П., Панов В.В., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Соловьев С.А. Степные биотопы в системе территориальных предпочтений красной полевки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в равнинной и горной частях Западной Сибири // Степи Северной Евразии: материалы VIII международного симпозиума. Оренбург: ИС УрО РАН. 2018. С. 462-465.
11. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Стариков В.П. Распределение мелких млекопитающих в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири // Актуальные вопросы биогеографии. 2018. СПб: СПбГУ. 2018. С. 186-188.
12. Кислый А.А. Распределение полевки-экономки *Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776) на Западно-Сибирской равнине // Региональные проблемы экологии и охраны животного мира. Улан-Удэ: БГУ. 2019. С. 181-185.