

УДК 599.363;599.323

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2019 г. А. А. Кислый¹, Ю. С. Равкин^{1,2,*}, И. Н. Богомолова¹,
А. А. Одинцева¹, С. М. Цыбулин¹, О. А. Одинцев³

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия

²Томский государственный университет, Томск 634050, Россия

³Омский государственный педагогический университет, Омск 644099, Россия

*e-mail: zm.nsc@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.12.2017 г.

После доработки 18.10.2018 г.

Принята к публикации 08.11.2018 г.

Южная тайга Западной Сибири разделена по меридиану 75° в.д. на две полосы, которые мы условно считаем провинциями. Результаты учета мелких млекопитающих канавками, заборчиками и давилками во второй половине лета 1962, 1967–1971, 1975, 1977–1994, 2005, 2006, 2012 и 2013 гг. усреднены по группам выделов карты “Растительность Западно-Сибирской равнины” (Ильина и др., 1976) за все годы работ в пределах провинций. На основании усредненных вариантов населения по результатам кластерного анализа составлена классификация 29 видов зверьков по сходству их распределения. Выявлено 6 типов преференции: эвритопный, лесной, полевой, болотный, пойменный и синантропный. При классификации сообществ мелких млекопитающих выделено четыре типа населения: 1 – лесов и полей-перелесков, 2 – низинных и переходных болот, 3 – верховых болот и 4 – пойм крупных рек. Первые три типа разделены по сходству сообществ на два подтипа каждый, что совпадает с различиями по провинциальности. Наиболее высокие показатели плотности населения, общего количества встреченных видов и фоновое богатство свойственны населению лесного типа. Во всех типах населения по обилию лидирует обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* (Linnaeus 1758)). По составленной классификации населения и структурному графу прослежена связь изменений сообществ с заболоченностью, облесенностью, продуктивностью фитоценозов (в посеках – с кормностью), провинциальностью, застройкой, рельефом (пойменный – не пойменный) и распашкой. Сила и общность связи факторов среды и неоднородности сообществ максимальна по заболоченности. Плотность и видовое богатство населения мелких млекопитающих увеличиваются с возрастанием облесенности и трофности болот и уменьшаются при увеличении заболоченности, степени распаханности и заливания в половодье. Кроме того, суммарное обилие мелких млекопитающих повышается с запада на восток. Показано преимущество использования усредненных данных для выявления закономерностей неоднородности населения. Сопоставлены настоящие и более ранние результаты анализа пространственной неоднородности населения мелких млекопитающих исследованной подзоны.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, распределение, неоднородность населения, кластерный анализ, южная тайга, Западная Сибирь

DOI: 10.1134/S0044513419030073

Южная тайга – одна из подзон лесной зоны Западной Сибири. Подзона расположена между 57° и 60° с.ш. и приурочена в основном к Средне-Обской впадине, большая часть которой представляет собой плоские слабодренированные участки (Орлов, 1963).

Междолевая динамика численности мелких млекопитающих существенна. Поэтому, при исследовании их распределения и пространственной неоднородности населения, сравнимость

данных можно увеличить, усредняя материалы в пределах групп выделов геоботанической или ландшафтной карты в пределах зон, подзон и провинций. Поскольку учеты были проведены на различных территориях в разные годы, средние значения по группам выделов в некоторой степени отражают пространственные различия в целом за годы работ.

Ранее проанализировано население мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири

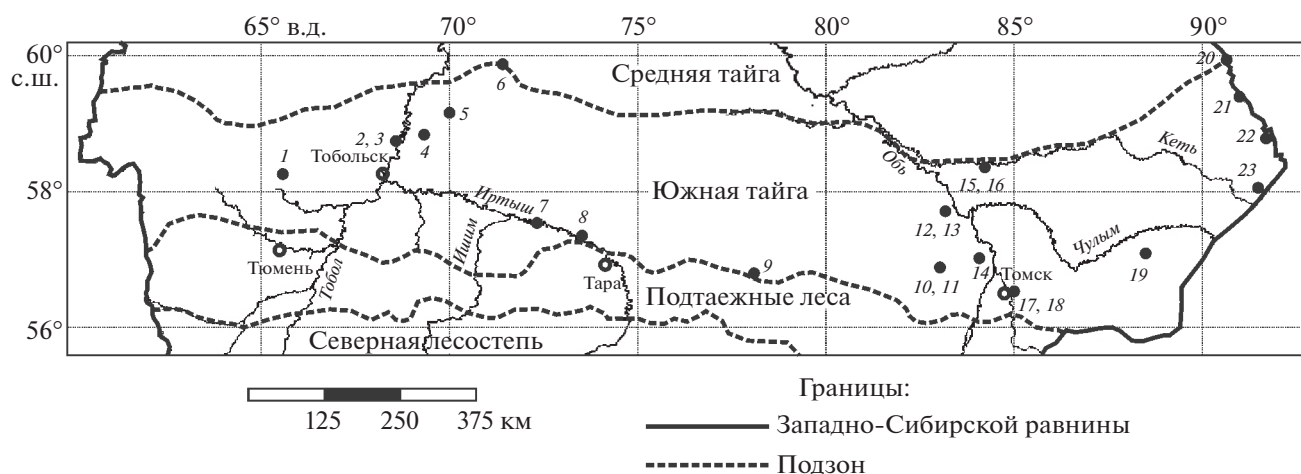


Рис. 1. Точки проведения учетов (1–23) мелких млекопитающих в южной тайге Западной Сибири. Подробная информация о местах сборов материалов приведена в табл. 1.

как в отдельности, так и в составе сообществ позвоночных в целом (Равкин, Лукьянова, 1976). Распределение зверьков рассмотрено по всей Западно-Сибирской равнине с разделением на зоны и подзоны (Равкин и др., 1996). Различия сообществ по годам описаны на примере Приобья (Цыбулин, Богомолова, 2012) и Прииртышья (Одинцева, 2013; Кислый и др., 2014). Основная цель настоящей статьи — выявление пространственной неоднородности населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири и оценка связи этой изменчивости с факторами среды, определяющими пространственно-типологические различия сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения анализа использован ряд сведений из банка данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН, опубликованных ранее (Никифоров и др., 1968; Равкин, Лукьянова, 1976; Сапогов, 1983; Пучковский, 1984; Стариков, 1985; Равкин и др., 1996; Цыбулин, Богомолова, 2012; Одинцева, 2013; Кислый и др., 2014). Информация о банке данных и правила для вкладчиков доступны на сайте лаборатории (Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012). Учеты мелких млекопитающих проведены в 23 географических пунктах в период с 16 июля по 31 августа в течение 29 полевых сезонов: 1962, 1967–1971, 1975, 1977–1994, 2005, 2012, и 2013 гг. (рис. 1, табл. 1). Всего проанализированы результаты отловов зверьков в 306 биотопах, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях и в разные годы.

Материалы собраны при отловах в 50-метровые канавки и заборчики из полиэтиленовой

пленки с пятью цилиндрами или конусами, на четверть залитыми 4% раствором формалина, а также с помощью давилок. Методика учетов численности зверьков и обработки данных подробно описана ранее (Равкин, Ливанов, 2008). В целом, при учетах мелких млекопитающих в южной тайге Западной Сибири отработано около 45 тыс. цилиндро-суток и 20 тыс. давилко-суток. Материалы в банке данных хранятся в виде количества особей каждого вида в пересчете на 100 цилиндро- или давилко-суток в период проведения учета. Информации о числе отловленных зверьков нет. Все показатели обилия приведены к значениям в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.с.). Для этого число особей грызунов на 100 давилко-суток сначала пересчитано к их количеству на 1 км² (умножением на 400), а потом уменьшено в 145 раз (множитель перевода со 100 ц.с. на 1 км²; Равкин, Ливанов, 2008). Собранные давилками материалы по обилию насекомоядных исключены из расчетов, поскольку эти зверьки очень редко попадают в давилки. Средние показатели рассчитаны без учета соотношения площадей местообитаний.

Для анализа все материалы предварительно усреднены по годам и группам выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (Ильина и др., 1976) в пределах западной и восточной ее частей. Эти части мы условно считаем провинциями, разделенными по меридиану 75° в.д. Это позволяет в некоторой мере нивелировать как межгодовые, так и частные колебания обилия мелких млекопитающих. В указанные в тексте группы выделов входят коренные формации и их производные за исключением мелколиственных лесов, а также полностью или частично распаханых участков, которые рассмотрены в качестве отдельных местообитаний. Поэтому, если в тек-

Таблица 1. Места проведения учетов мелких млекопитающих в южной тайге Западной Сибири

№	Места работ*	Координаты, град		Годы проведения учетов	Участники работ	Публикация материалов
		в.д.	с.ш.			
1	Свердловская обл., Тавдинский р-н, д. Ленино	58.13	65.34	1992	Юдкин В.А., Торопов К.В.	Равкин и др., 1996
2	Тюменская обл., Уватский р-н, р. Миссия	58.71	66.63	1968	Равкин Ю.С., Лукьянова И.В.	Равкин, Лукьянова, 1976
					Равкин Ю.С.	
3	с. Горнослинкино	58.76	68.8	1991	Шор Е.Л., Торопов К.В.	Равкин и др., 1996
				2012	Одинцева А.А.	Одинцева, 2013
				2013	Одинцева А.А., Макаров А.В.	Кислый и др., 2014
4	п. Чебунтан	58.94	69.14	1979–1981	Стариков В.П.	Стариков, 1985
6	Нефтеюганский р-н, п. Салым	60.01	71.46	1975	Пучковский С.В.	Пучковский, 1984
7	Омская обл., Тевризский р-н, с. Тевриз	57.51	72.4	1979, 1980	Стариков В.П.	Стариков, 1985
		~57	~73.5	1968–1988	Соловьев С.А.	
9	Новосибирская обл., Северный р-н, с. Останинка и с. Украинка	56.72	78.26	1993	Шор Е.Л., Бобков Ю.В., Торопов К.В., Варгапетов Л.Г., Богомолова И.Н.	Равкин и др., 1996
					1967–1969	Лукьянова И.В.
10	Томская обл., Бакчарский р-н, с. Карагай	56.93	83	1970	Равкин Ю.С.	
				1990	Юдкин В.А., Шор Е.Л., Богомолова И.Н.	Равкин и др., 1996
				2005	Цыбулин С.М., Климова Н.В.	Цыбулин, Богомолова, 2012

Таблица 1. Окончание

№	Места работ*	Координаты, град		Годы проведения учетов	Участники работ	Публикации материалов
		в.д.	с.ш.			
11	п. Плотниково	56.86	83.08	1990	Юдкин В.А., Шор Е.Л., Богомолова И.Н.	Равкин и др., 1996
				2005	Цыбулин С.М., Климова Н.В.	Цыбулин, Богомолова, 2012
				1970	Равкин Ю.С.	Равкин, Лукьянова, 1976
12	Чаинский р-н, с. Коломино	57.83	83.31	1990	Юдкин В.А., Шор Е.Л., Богомолова И.Н.	Равкин и др., 1996
				2006	Цыбулин С.М.	Цыбулин, Богомолова, 2012
				1970	Равкин Ю.С.	Равкин, Лукьянова, 1976
13	п. Кузурово	57.87	83.34	1990	Торопов К.В., Морковина Т.А., Богомолова И.Н.	Равкин и др., 1996
				2006	Цыбулин С.М.	Цыбулин, Богомолова, 2012
14	Кривошеинский р-н, пойма Оби	~57	~84	1978, 1981–1992		
15	оз. Монатка	57.36	84.15	1978, 1981–1983		
16	Верхнекетский р-н, д. Тайное	58.39	84.11	1983	Москвитина Н.С.	
17	г. Томск, Советский р-н, п. Заварзино	56.47	85.1	1981–1988		Равкин и др., 1996
18	Томская обл., Томский р-н, д. Протопопово	56.43	85.16	1978–1988		
19	Тегульдетский р-н, п. Четь-Конторка	57.06	88.12	1994	Бобков Ю.В., Торопов К.В.	
20	Красноярский край, Енисейский р-н, д. Фомка	60.04	90.57			
21	д. Колмогорово	59.26	91.32	1977	Бурский О.В., Вахрушев А.А.	Сапогов, 1983
22	с. Погодаево	58.7	92.05			
23	Западная часть Красноярского края (левый берег Енисея)	58	92	1962	Наумов Р.Л., Никифоров Л.П.	Никифоров и др., 1968

* Учеты мелких млекопитающих не селитебных местообитаний проведены в окрестностях указанных населенных пунктов.

сте названа лишь коренная формация, сказанное о ней относится и к ее производным. Например, указание “в темнохвойной тайге” включает темнохвойно-мелколиственные и мелколиственно-темнохвойные леса, а также вырубки, гари и шелкопрядники. К многочисленным отнесены виды с обилием 10 и более особей/100 ц.с., к обычным — от 1 до 9, к редким — от 0.1 до 0.9, очень редким — менее 0.1 (Кузьякин, 1962). Лидерами считали первые пять по обилию видов. Деление на фаунистические типы дано по Галкиной (по: Равкин, Лукьянова, 1976). Названия видов стандартизированы по сводке Павлинова и Лисовского (2012).

Пространственно-типологическая структура населения выявлена одним из методов кластерного анализа (Трофимов, 1976). В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара (Jaccard, 1902) для количественных признаков (Наумов, 1964). Оценка связи с факторами среды и природно-антропогенными режимами, как совокупностями неразделимых сочетаний факторов (Равкин, Ливанов, 2008), проведена с помощью линейной качественной аппроксимации (Равкин и др., 1978). Статистическая обработка материала выполнена с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (Равкин, Ефимов, 2009).

После формализованного разбиения состав выделенных классов идеализирован, т.е. концептуально переработан. Для этого отклоняющиеся от разработанной концепции пробы перенесены в те группы, в которые они должны входить в соответствии с принятым объяснением. При этом, с одной стороны, оценка информативности классификации (доля учтенной ею дисперсии) снижается. С другой стороны, подобная перестановка упрощает понимание классификации и приводит ее в соответствие с нашими реальными представлениями о предмете исследования (Равкин, Ливанов, 2008).

Классификация видов мелких млекопитающих по сходству распределения выполнена экспертно по предпочтению ими обследованных местообитаний. Формализованный подход привел по предметным соображениям к менее четким представлениям.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение мелких млекопитающих

При многолетних учетах в южной тайге Западной Сибири отмечено 29 видов мелких млекопитающих. Это кроты: европейский (*Talpa europaea* (Linnaeus 1758)) и алтайский (*T. altaica* (Nikolsky 1883)); сибирская белозубка (*Crocidura sibirica* (Dukelsky 1930)); обыкновенная кутора (*Neomys fodiens* (Pennant 1771)); бурозубки: обыкновенная

(*Sorex araneus* (Linnaeus 1758)), тундряная (*S. tundrensis* (Merriam 1900)), крупнозубая (*S. daphaenodon* (Thomas 1907)), средняя (*S. caecutiens* (Laxmann 1788)), равнозубая (*S. isodon* (Turov 1924)), плоскочерепная (*S. roboratus* (Holister 1913)), крошечная (*S. minutissimus* (Zimmermann 1780)) и малая (*S. minutus* (Linnaeus 1766)); лесная мышовка (*Sicista betulina* (Pallas 1779)); обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758)); лесной лемминг (*Myopus schisticolor* (Liljeborg 1844)); полевки: красносера (*Craseomys rufocanus* (Sundevall 1846)), европейская рыжая (*Myodes glareolus* (Schreber 1780)), красная (*M. rutilus* (Pallas 1779)), водяная (*Arvicola amphibius* (Linnaeus 1758)), узкочерепная (*Lasiopodomys gregalis* (Pallas 1779)), экономка (*Alexandromys oeconomus* (Pallas 1776)), обыкновенная (*Microtus arvalis* (Pallas 1778)) и темная (*M. agrestis* (Linnaeus 1761)); мыши: малютка (*Microtus minutus* (Pallas 1771)), малая лесная (*Sylvaemus uralensis* (Pallas 1811)), восточноазиатская (*Apodemus peninsulae* (Thomas 1907)), полевая (*A. agrarius* (Pallas 1776)), домовая (*Mus musculus* (Linnaeus 1758)), а также серая крыса (*Rattus norvegicus* (Berkenhout 1769)). Из них в среднем по подзоне (без учета соотношения площадей) многочисленна лишь обыкновенная бурозубка. Обычны 11 видов: средняя, равнозубая и малая бурозубки, полевки — европейская рыжая, красная и экономка, а также (в нижней части пределов обилия по баллу) обыкновенная кутора, красносера, обыкновенная и темная полевки и полевая мышь. Редки тоже 11 видов и очень редки — шесть. По сходству распределения все виды разделены на шесть типов предпочтения (1–6) и девять подтипов (2.1–4.3).

1. Широко распространенный вид (темная полевка).

Виды, предпочитающие в основном¹

2 — леса (европейский и алтайский кроты, средняя и равнозубая бурозубки, красная полевка и малая лесная мышь),

2.1 — особенно мелколиственные леса, а также низинные и переходные болота (обыкновенная кутора, лесная мышовка и лесной лемминг),

кроме того:

2.2 — переходные и верховые болота (крошечная бурозубка),

2.3 — поймы (европейская рыжая полевка),

2.4 — поля-перелески (обыкновенная и тундряная бурозубки, красносера полевка и восточноазиатская мышь);

3 — поля-перелески и переходные болота:

¹ Дополнительные характеристики предпочтения означают: “в основном” — с более широким распределением, “особенно” — с более высоким обилием, “кроме того” — в местообитаниях, кроме перечисленных, с меньшей встречаемостью.

3.1 – в основном поля-перелески (обыкновенный хомяк, обыкновенная полевка и полевая мышь),

3.2 – поля-перелески и переходные болота (мышь-малютка);

4 – переходные болота,

кроме того:

4.1 – леса (сибирская белозубка и плоскощепная бурозубка),

4.2 – низинные болота (малая бурозубка),

4.3 – поймы (крупнозубая бурозубка и узкощепная полевка);

5 – поймы (полевки – водяная и экономка);

6 – поселки (домовая мышь и серая крыса).

Более половины видов отнесены к лесному типу предпочтения. Второе меньше их предпочитают, в основном, поля-перелески и переходные болота, или преимущественно болота. Еще два типа распределения составляют зверьки, предпочитающие поймы и поселки (по 2 вида). Лишь темная полевка распространена повсеместно.

Неоднородность населения мелких млекопитающих и ее экологическая организация

При классификации сообществ мелких млекопитающих выделено четыре типа населения. Первые три из них разделены на два подтипа каждый (табл. 2).

Наибольшая плотность населения свойственна лесам и полям-перелескам, меньшая – поймам, низинным, переходным и особенно верховым болотам. Общее количество встречаемых видов и фоновое богатство сообществ изменяется почти так же, уменьшаясь от лесов и полей-перелесков к поймам, и далее от низинных и переходных болот к верховым. Таким образом, плотность и видовое богатство населения мелких млекопитающих увеличиваются с возрастанием облесенности и трофности болот и уменьшаются при увеличении заболоченности, степени распаханности и заливания в половодье. Кроме того, суммарное обилие повышается с запада на восток.

Во всех типах населения по обилию лидирует обыкновенная бурозубка, а малая – почти повсеместно, кроме лесов и полей-перелесков. Равнозубая бурозубка как лидер отмечена только в лесах, а средняя – еще и на верховых болотах. Европейская рыжая и красная полевки входят в число лидеров во всех типах населения, кроме низинных и переходных болот. Там лидируют обыкновенная кутора, полевая мышь и мышь-малютка. Полевка-экономка отмечена как лидер только в поймах.

Пространственно-типологическая структура сообществ мелких млекопитающих выявлена при пороге сходства 29 единиц (рис. 2). Тип населе-

ния лесов и полей-перелесков за счет подтипов образует основной горизонтальный ряд (подтипы – 1.1 и 1.2). Вертикальную часть графа составляют внепойменные сообщества (1.1) и поймы (4), что отражает влияние заливания в половодье. Два горизонтальных ряда вариантов населения болот (2.1–2.2 и 3.1–3.2) отклонены по третьей оси (2.1–3.1) и коррелируют с заболоченностью территории. Вертикальные связи между ними определяют различия в трофности болот. Все горизонтальные связи соответствуют внутритиповому разделению в связи с провинциальными различиями населения. Максимальное сходство свойственно внутритиповым горизонтальным связям (34–38%). Наибольшее межтипное сходство прослежено между восточными подтипами 1.2–2.2–3.2 (19 и 20%).

При анализе иерархической классификации и структуры населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири прослежено влияние заболоченности, облесенности, кормности местообитаний, провинциальности, а также, в меньшей степени, застроенности, рельефа (пойма – не пойма) и, особенно, степени распаханности (табл. 3). Связь заболоченности и неоднородности сообществ на основании данных, усредненных по годам и группам выделов карты растительности отдельно по провинциям, максимальна по сравнению с другими факторами среды. Далее значимость факторов снижается по облесенности, продуктивности фитоценозов (в поселках – кормности) и провинциальности. Затем следуют менее значимые факторы – застроенность, рельеф и степень распаханности. Локальная значимость этих факторов несомненна, но за счет низкой представленности в целом по подзоне невелика.

Влияние большей части факторов и режимов не ортогональны, т.е. взаимно скоррелированы. В результате множественная оценка связи меньше простой суммы индивидуальных значений. Степень такой корреляции можно проследить при расчетах нарастающим итогом – последовательным увеличением числа факторов и режимов. Так все факторы дают приращение по отношению к корреляции с заболоченностью в 1–7% дисперсии, а классификационные режимы – 16%. В целом все факторы и режимы объясняют 58% дисперсии (коэффициент множественной корреляции – 0.76).

ОБСУЖДЕНИЕ

В отличие от ранее опубликованной классификации (Равкин, Лукьянова, 1976), выполненной по не усредненным данным, включение дополнительных материалов позволило нивелировать межгодовые и частные различия местообитаний и сформулировать представления о простран-

Таблица 2. Классификация населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири

Типы* (1–4) и подтипы (2.1–3.2) населения	Лидеры по обилию, % от общей плотности населения	Плотность населения, особей/100 г.с.	Количество видов/ из них фоновых	Преобладающие по обилию типы фаун, %:		
				Европейский	Сибирский	Транспалеаркты
1 – лесов, полей-перелесков и поселков в их пределах	Обыкновенная и средняя бурозубки 30 и 16, красная и европейская рыжая полевка 15 и 7, равнозубая бурозубка 5	85	29/14	52	44	–
1.1 – западной провинции	Обыкновенная бурозубка 36, европейская рыжая полевка 14, средняя бурозубка 13, красная полевка 10, малая бурозубка 5	78	21/11	69	27	–
1.2 – восточной провинции	Обыкновенная и средняя бурозубки 28 и 19, красная полевка 18, равнозубая бурозубка 6, красносерая полевка 4	89	28/14	55	43	–
2 – низинных и переходных болот	Малая и обыкновенная бурозубки 24 и 14, полевая мышь 12, обыкновенная кутора и мышь-малютка по 7	42	28/10	74	17	–
2.1 – западной провинции	Малая и обыкновенная бурозубки 46 и 25, обыкновенная кутора и средняя бурозубка по 6, мышь-малютка 3	32	18/5	82	–	–
2.2 – восточной провинции	Обыкновенная и малая бурозубки 23 и 20, темная полевка 12, средняя бурозубка 9, обыкновенная полевка 6	69	26/13	70	23	–
3 – верховых болот	Средняя и обыкновенная бурозубки 35 и 17, красная полевка 13, малая бурозубка 9, европейская рыжая полевка 4	23	21/5	43	52	–
3.1 – западной провинции	Обыкновенная, средняя и малая бурозубки 35, 24 и 12, европейская рыжая и красная полевки по 6	17	17/5	59	35	–
3.2 – восточной провинции	Средняя бурозубка 41, красная полевка 15, обыкновенная и малая бурозубки 11, европейская рыжая полевка 4	27	17/5	33	63	–
4 – пойм крупных рек, долин их притоков и поселков в их пределах	Обыкновенная бурозубка 30, полевки: эконома и красная 24 и 8; малая бурозубка и европейская рыжая полевка по 6	50	28/10	56	16	28

* Типы 1–3 занимают междуречья и надпойменные террасы долин крупных рек, 4 – поймы крупных рек и долины их притоков.

ственно-типологической неоднородности населения мелких млекопитающих и ее экологической организации. Разделенные до этого по составу лесообразующих пород лесные классы теперь составляют единый тип населения лесов и полей-перелесков. Так же объединены в один тип классы низинных и переходных болот. Отдельный тип включает в себя классы населения верховых болот. Исключение составляют сообщества

пойменных лесов и болот, ранее отнесенные в лесной и болотный типы населения. Такие пойменные местообитания объединены по сходству с вариантами сообществ пойм крупных рек и долин их притоков. Центральная часть южной тайги Западной Сибири обследована недостаточно. Это вынудило условно разделить подзону на две полосы (западную и восточную), а не на три, как было сделано ранее для всей Западной Сибири



Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири. Население мелких млекопитающих: I – лесов; II – местообитаний, где чередуются облесенные и открытые участки. Цифрами внутри значков показаны номера типов и подтипов по классификации населения, индексом обозначено внутригрупповое сходство, у связей между значками – межгрупповое. Сплошными линиями показано сверхпороговое (значимое) сходство, пунктиром – дополнительные связи. Рядом со значками приведены названия трех первых по обилию видов, а также показатели населения: плотность (особей/ 100 ц.с.), общее/ фоновое видовое богатство. Стрелками внизу рисунка показаны направления увеличения влияния основных структурообразующих факторов среды. Запад и Восток – соответственно западная и восточная части равнины. Население всех типов, кроме четвертого, занимает территорию междуречий и надпойменных террас крупных рек.

(Равкин и др., 1996). При этом различия облика населения по соответствующим провинциям по *t*-критерию Стьюдента достоверны (уровень значимости 0.95).

Представления о пространственно-типологической структуре населения тоже отличаются от

опубликованных ранее (Равкин, Лукьянова, 1976). Так, добавление новых материалов позволило выявить значимую связь между лесным и пойменными типами населения. Это так же укрепило связь пойм и верховых болот. Кроме того, была обнаружена связь населения лесов с населением

Таблица 3. Сила и общность связи факторов среды и неоднородности населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири

Фактор, режим	Учетная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Заболоченность	18	18
Облесенность	13	25
Продуктивность, кормность	8	31
Провинциальность	6	37
Застроенность	3	39
Рельеф (поймы и не поймы)	2	41
Степень распаханности	1	42
Все факторы	42	42
Режимы по иерархической классификации	30	57
Режимы по структуре	40	58
Все режимы	40	58
Все режимы и факторы	58	58
Коэффициент множественной корреляции	0.76	

низинных и переходных болот (ранее население низинных пойменных и внепойменных болот рассматривали как разные варианты населения).

Использование не усредненных данных по населению мелких млекопитающих при работе с материалами, имеющими широкий разброс по годам и ключевым участкам, затрудняло выявление пространственно-типологической структуры и основных структурообразующих факторов среды по причине значительных межгодовых и частных отличий сообществ. Оцененная по не усредненным (исходным) данным сила и общность связи неоднородности сообществ, обусловленной годовыми колебаниями обилия мелких млекопитающих, составляет 12% учтенной дисперсии, при этом межгодовые различия по t-критерию достоверны (уровень значимости 0.99). Информативность различий ключевых участков составляет 27% дисперсии матрицы сходства исходных проб. Оценка режимов по этим данным объясняет всего 5% дисперсии (40% для усредненных материалов). Таким образом, усредненные данные лучше отражают территориальные тренды изменений, а исходные — реальную информативность наших представлений по географической изменчивости населения мелких млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При многолетних учетах в южной тайге Западной Сибири отмечено 29 видов млекопитающих. Из них в среднем по подзоне многочисленна лишь обыкновенная бурозубка, кроме нее еще 11 видов обычны и 11 видов редки. Очень редки шесть видов. По сходству распределения зверьки разделены на шесть типов преференции. В общих чертах это: эвритопный, лесной, полевой, болотный, пойменный и синантропный типы.

По результатам кластерного анализа выделено четыре типа населения: 1 — лесов, полей-перелесков и поселков в их пределах; 2 — низинных и переходных болот; 3 — верховых болот; 4 — пойм крупных рек, долин их притоков и поселков в их пределах. Население первых трех типов занимает территорию междуречий и надпойменных террас долин крупных рек, а население четвертого типа — их поймы и целиком долины притоков. Первые три типа разделены по сходству на два подтипа каждый, что совпадает с различиями по провинциальности. Связь заболоченности и неоднородности сообществ на основании данных, усредненных по годам и группам выделов карты растительности раздельно по провинциям, максимальна по сравнению с другими факторами среды. Остальные факторы, с учетом представленности в выборке, менее значимы. Локальное влияние этих факторов несомненно, но за счет низкой представленности в целом по южной тайге невелико.

Классификация населения мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири, разработанная ранее (Равкин, Лукьянова, 1976) по меньшему как в пространстве, так и по годам объему материала и с использованием менее совершенного алгоритма кластерного анализа, показала более дробное, но менее надежное по объяснению разделение сообществ. Это связано с годовыми колебаниями численности животных. После усреднения данных многие таксоны классификации уже не прослеживались, т.е. они были свойственны лишь отдельным годам и после усреднения данных не могли быть выявлены. Списки основных структурообразующих факторов среды по обоим массивам данных одинаковы, но иерархия факторов по их влиянию разная. Последнее связано не только с годовыми колебаниями численности зверьков, но и со спецификой использованных алгоритмов анализа. Кроме того, во время проведения первого этапа работ еще не была разработана программа оценки силы и общности связи факторов среды и изменчивости животного населения. Это также повлекло за собой различия в представлениях об их иерархии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, выполнены по программе ФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. АААА–А16–116121410122–4, проекту РФФИ 16-04-00301 и частично в рамках “Программы повышения конкурентоспособности ТГУ”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банк данных: информация, правила для вкладчиков, 2012. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_g.htm. Дата обновления: 05.01.2012.
- Ильина И.С., Лапишина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А. и др., 1976. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1 : 1500000. М.: ГУГК СССР.
- Кислый А.А., Макаров А.В., Одинцев О.А., 2014. Влияние экстремальных погодных условий на обилие мелких млекопитающих // Зоологические чтения — 2014: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с международ. участием. Новосибирск: Изд-во НГПУ. С. 193–199.
- Кузякин А.П., 1962. Зоогеография СССР // Ученые записки МОПИ им. Н.К. Крупской. Т. 109. № 1. С. 3–182.
- Наумов Р.Л., 1964. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский областной педагогический институт. 19 с.
- Никифоров Л.П., Наумов Р.Л., Бабенко Л.В., 1968. Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и

- биологические закономерности в его природном очаге. М.: Медицина. 432 с.
- Одинцева А.А., 2013. Межгодовые отличия населения земноводных и мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири // Динамика современных экосистем в голоцене. Казань: Изд-во "Отечество". С. 264–265.
- Орлов В.И., 1963. Зона лесов // Западная Сибирь. Отв. ред. Рихтер Г.Д. М.: Изд-во Академии наук СССР. С. 331–376.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Товарищество научных изданий КМК. 604 с.
- Пучковский С.В., 1984. Распространение и численность мелких млекопитающих в тайге Тюменской области // Тезисы докладов VIII Всесоюз. зоогеограф. конф. М. С. 353–354.
- Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ермаков Л.Н., Панов В.В., Буйдалина Ф.Р. и др., 1996. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. Т. 3. № 3-4. С. 307–317.
- Равкин Ю.С., Ефимов В.М., 2009. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения. Материалы Международной научно-практической конференции. Барнаул: "АРИКА" (ИП Жерносенко С.С.). С. 205–214.
- Равкин Ю.С., Куперитох В.Л., Трофимов В.А., 1978. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. С. 253–269.
- Равкин Ю.С., Ливанов С.Г., 2008. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Равкин Ю.С., Лукьянова И.В., 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 359 с.
- Сапогов А.В., 1983. Зональные особенности населения мышевидных грызунов Енисейской тайги // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука. С. 204–214.
- Старииков В.П., 1985. Пространственная структура населения мелких млекопитающих. Лесостепная и лесная зоны Западной Сибири // Пространственно-временная динамика животного населения. Новосибирск: Наука. С. 176–185.
- Трофимов В.А., 1976. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск: Наука. Ч. 2. С. 24–36.
- Цыбулин С.М., Богомолова И.Н., 2012. Межгодовая изменчивость населения мелких млекопитающих южной тайги Приобья // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск: ООО "Сиб-регион Инфо". С. 20.
- Jaccard P., 1902. Louis de distribution florale dans la zone alpine // Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles. V. 38. P. 69–130.

DISTRIBUTION AND TERRITORIAL HETEROGENEITY OF SMALL MAMMAL POPULATIONS IN WESTERN SIBERIA'S SOUTHERN TAIGA

A. A. Kislyi^a, Yu. S. Ravkin^{a, b, *}, I. N. Bogomolova^a, A. A. Odintseva^a,
S. M. Tsybulin^a and O. A. Odintsev^c

^aInstitute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia

^bTomsk State University, Tomsk 634050, Russia

^cOmsk State Pedagogical University, Omsk 644099, Russia

*e-mail: zm.nsc@yandex.ru

The southern taiga of western Siberia is divided along the 75° E meridian into two strips which we conditionally regard as provinces. The results of surveying the small mammal populations are averaged and plotted over a geobotanical map for all years of observation for each province. A cluster classification of 29 species of small mammals based on their distributions was developed. There are 6 types of preferences. According to the results of the cluster analysis, four types of population are identified. The greatest values of the population density, the total number of the species encountered, and the background richness are characteristic of the forests and coppice fields type. *Sorex araneus* (Linnaeus 1758) is the leader in abundance in all types of population. The density and species richness of small mammal populations increase with intensified afforestation and trophicity levels of swamps and decrease with swamp growth and the levels of plowing and flooding in high water times. In addition, the total abundance of small mammals increases from west to east. The present and earlier results of analyses of the spatial heterogeneity of small mammal populations in the study subzone are compared.

Keywords: small mammals, distribution, population heterogeneity, cluster analysis, southern taiga, western Siberia