

УДК 591.9(4-013)

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
НАСЕЛЕНИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ, ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ
И МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ**

Ю. С. Равкин^{1,2}, И. Н. Богомолова¹

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

² *Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, просп. Ленина, 36*

Поступила в редакцию 13.02.17 г.

Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины. – Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. – На примере Западно-Сибирской равнины проанализированы различия в оценках связи с факторами среды разнообразия населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих по обилию и вкладам видов в коэффициент Шеннона на основании их энергетических показателей, а также разница в общих представлениях о пространственно-типологической изменчивости сообществ этих групп животных. Показано, что анализ пространственных изменений разнообразия их населения по этим показателям дает сходный результат, иллюстрируя преимущественно влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно болот). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям одинакова, хотя по классификационному и структурным режимам оценки, как и общая информативность представлений, несколько выше при их упорядочении по разнообразию. Скорее всего, эти различия связаны с выравниваемостью значений после логарифмирования, использованного в коэффициенте Шеннона.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, мелкие млекопитающие, обилие, коэффициент Шеннона, факторы, связь, линейная качественная аппроксимация.

Environmental organization of the spatial-typological diversity of communities of amphibians, reptiles and small mammals in the West Siberian Plain. – Ravkin Yu. S. and Bogomolova I. N. – The differences in estimates of the relation of the population diversity of amphibians, reptiles and small mammals with environmental factors were analyzed by the species' abundance and contributions to the Shannon index on the basis of their energy indices, as well as the difference in general representations of the spatial-typological variability of the communities of these animal groups with the West Siberian Plain as an example. Analysis of spatial changes in the diversity of their communities by these indicators is shown to give a similar result, thus illustrating the primary influence of latitudinal differences in heat supply. However, the abundance indices with somewhat lower assessments of the relation are more clearly associated with the moisture content (swamped nature) and trophicity of the biocenoses (especially bogs). The hierarchy of their environmental factors revealed is the same by both indicators, although, by the classification and structural modes, the estimates, as well as the general information content of representations, are somewhat higher when ordering the representations by diversity. These differences are most likely due to the uniformity of the values after taking the logarithm used in the Shannon index.

Key words: amphibians, reptiles, small mammals, abundance, Shannon coefficient, factors, relation, linear quality approximation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-3-284-297

ВВЕДЕНИЕ

Анализ биоразнообразия проводят обычно по видовому богатству и выравненности как отдельно, так и совместно по этим показателям, объединённым в общие коэффициенты. Последние, так же, как отдельно взятые значения, учитывают только суммарные характеристики сообществ, без их видовой специфики, т.е. только число видов или степень их преобладания независимо от сходства и различий видового состава растений или животных. Одни и те же значения видового богатства и выравненности нередко формируют абсолютно несходные виды. Этот недостаток может быть устранен через коэффициенты сходства при использовании кластерного анализа. Такие варианты при одинаковых значениях разнообразия, но при разном видовом составе могут быть отнесены к различным группам сообществ. Однако при анализе биоразнообразия для сравнимости с используемыми коэффициентами, видимо, следует по каждому виду животных или растений проводить расчеты по их доле в коэффициенте разнообразия, например Шеннона, который используется чаще других. При этом показатели становятся относительными, т.е. приведенными к участию в составе сообщества по отношению к суммарному значению. Эта процедура равна нормированию по сумме. Кроме того, в коэффициенте Шеннона использовано логарифмирование, которое выравнивает значения показателей обилия. С одной стороны, это нивелирует случайные отклонения и погрешности оценок, а с другой – выравнивает действительные отличия. Это снижает чувствительность оценок и разрешающую способность их в анализе. В результате предлагаемых способов расчета этот недостаток компенсируется за счет сохранения качественной и количественной специфики по видам. Мы не можем утверждать, что этот приём никогда и никто не предлагал ранее, но нам такие работы неизвестны. Во всяком случае, в учебном пособии «Биоразнообразии и методы его оценки» (Лебедева и др., 1999) и в более позднем издании «География и мониторинг биоразнообразия» (Лебедева, Криволуцкий, 2002) этого приема не обнаружено.

Неоднородность населения позвоночных исследуют, как правило, по обилию животных, реже – по биомассе и видовому составу (Северцов, 1877; Семенов-Тянь-Шанский, 1936; Кузнецов, 1950; Мекаев, 1987; Блинова, Равкин, 2008; Бобров, Алещенко, 2001; Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Равкин и др., 2011; Holt et al., 2013). У каждого из этих подходов есть как несомненные достоинства, так и некоторые недостатки. В частности, при анализе показателей обилия, несомненно, завышается значимость мелких, более многочисленных видов, в то время как по биомассе большая роль принадлежит крупным и, как правило, более редким видам, достоверность оценки численности которых существенно ниже. В первом случае недостаток данных по обилию связан с приравниванием значений мелких и крупных

животных, скажем, обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758)¹ и лося (*Alces alces* Linnaeus, 1758) (масса 9 г и 430 кг). Ценогическая значимость перечисленных в этом примере животных корректнее при оценке через количество трансформируемой ими энергии. Видовое разнообразие населения, видимо, лучше отражают именно эти показатели, так как число видов и их обилие определяют продуктивность и разнообразие сообществ в целом и, в какой-то мере, конкурентные отношения между видами. Поэтому возникла идея провести такую оценку разнообразия животного населения на примере земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих по их энергетике в основных ландшафтах Западно-Сибирской равнины, а результаты сопоставить с представлениями, полученными по обилию. Последнее связано с тем, что качественные отличия по видовому составу тоже характеризуют разнообразие сообществ, хотя и в ненормированном и нелогарифмированном виде. В предлагаемой вниманию читателей статье такое сравнение проведено на примере холоднокровных животных и мелких млекопитающих вместе, поскольку по видовому богатству каждая из этих подгрупп существенно уступает орнитокомплексам, которые проанализированы ранее (Равкин, Богомолова, 2016). Значения индексов разнообразия Шеннона по орнитокомплексам выше, чем по остальным группам наземных позвоночных из-за большего видового богатства и выравненности. Это и повлекло за собой необходимость раздельного анализа данных групп. В итоге все классы указанных животных будут объединены для исследования в одну совокупность. Такой дифференцированный подход позволит оценить изменчивость в пространстве разнообразия не только отдельно каждой из упомянутых групп наземных позвоночных, но и всех их в целом, исключая крупных и средних млекопитающих, данные по обилию которых в ранге объединённых местообитаний для указанной территории отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения поставленной задачи использованы результаты учёта животных во второй половине лета, поскольку подсчёт земноводных и млекопитающих наиболее представителен после размножения мелких млекопитающих и выхода на сушу сеголеток земноводных. Пресмыкающиеся подсчитаны во второй половине мая, то есть до начала размножения. Для приведения этих показателей к уровню обилия во второй половине лета значения увеличены в 1.5 раза. По птицам чаще используют учёты в гнездовой период из-за наиболее стабильного состава размножающихся птиц. Данная статья преследует решение биоценотических и биомных задач, поэтому для сравнения и выбран указанный период. По этим показателям обилия сначала рассчитаны простые средние по группам выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (Ильина и др., 1976, 1985), затем вычислены показатели количества трансформируемой энергии для каждого вида животных отдельно и уже по этим значениям – вклад их в общий коэффициент

¹ Названия животных приводятся по «Каталогу млекопитающих СССР» (1981) и А. Г. Банникову с соавторами (1977).

разнообразия Шеннона. Полученные показатели дополнительно нормировали на сумму значений в каждом варианте населения и по ним рассчитали коэффициенты сходства Жаккара – Наумова для количественных признаков. На этих матрицах проведен кластерный анализ. По результатам его выявлены основные факторы среды, коррелирующие с пространственно-типологической неоднородностью разнообразия животного населения. Все процедуры сбора данных и анализа подробно описаны ранее (Равкин, Ливанов, 2008).

Повторная нормировка коэффициентов Шеннона не привела к существенным изменениям в классификации. Лишь отдельные варианты в них входили не в одни и те же группы, что было нивелировано идеализацией результатов разбиения. Отсутствие влияния дополнительной нормировки связано с использованием в формуле Шеннона нормированных и логарифмированных значений обилия, что уже в значительной степени выравнивает их.

Для проведения указанного анализа использованы материалы по численности животных, накопленные в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Эти сведения уже проанализированы по биомассе (Равкин и др., 2011). Животное население равнинной части Западной Сибири по отдельным классам наземных позвоночных описано ранее (Равкин и др., 2000, 2003, 2005 – 2007). В указанных статьях приведены сведения о времени и объемах собранных данных, а также список всех участников работ. Следует отметить, что в перечисленных публикациях и в данной статье использованы усредненные результаты учетов, проведенных в разные годы. Кроме того, в настоящей статье проанализированы материалы только по незастроенной суше, т.е. они не включают сведения по городам, поселкам, водоёмам и водотокам. Такое ограничение выборки более однородными (естественными местообитаниями суши и сельскохозяйственными угодьями) связано с желанием снять влияние вариативности анализируемых данных, которую определяет застроенность и водность территорий, тем более что на них лишь по птицам учёт достаточно представительны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственно-типологическая неоднородность разнообразия животного населения по вкладу в коэффициент Шеннона (по энергетике)

Типы населения:

1. Арктический тундровый (лидирует по вкладу в разнообразие, % – сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr, 1792) – 100%; разнообразие: коэффициент Шеннона / число встреченных видов – 0/1; на долю арктического типа фауны приходится 100% особей²).
2. Лесотундрово-субарктический, все варианты населения указанных подзон, кроме лесотундровых долин притоков и пойм крупных рек (тундряная бурозубка

² Далее в классификациях эти показатели приведены в том же порядке без наименования, кроме первого или второго таксона классификации.

- (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900) 19, полёвка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776) и сибирский лемминг (*L. sibiricus*) по 16, красная полёвка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1778) 13, узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis* Pallas, 1779) 7; 1.1/17; доля преобладающих типов фауны: тундро-лесостепные реликты 28, транспалеаркты 23, арктический тип фауны 22, сибирский 13).
3. Лесной (лесотундровых долин притоков и пойм крупных рек и всех местообитаний от северной тайги до степной зоны включительно, кроме настоящих степей, сельскохозяйственных земель на их месте и степных сосняков; полёвки – красная и экономка (*Cl. rutilus* и *M. oeconomus*) 11 и 10, обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) 10, водяная полёвка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) 8 и остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) 7; 2.1/54; европейский тип фауны 36, сибирский 20, транспалеаркты и тундро-лесостепные реликты по 18):

подтипы:

- 3.1 – лесотундрово-северотаёжный (полёвки – красная (*Cl. rutilus*) 19, тёмная (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761) 14, экономка (*M. oeconomus*) 12, бурозубки – тундряная и средняя (*S. tundrensis* и *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) по 11; 1.7/30; европейский тип фауны 30, сибирский 24, транспалеаркты 23, тундро-лесостепные реликты 18);
- 3.2 – среднетаёжно-степной (обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) 10, полёвки – экономка, водяная и красная (*M. oeconomus*, *Arv. terrestris* и *Cl. rutilus*) по 9, остромордая лягушка (*R. arvalis*) 7; 2.2/51; европейский тип фауны 38, тундро-лесостепные реликты 19, сибирский 17, транспалеаркты 16).
4. Степной (настоящих степей, сельскохозяйственных земель на их месте и степных сосняков; узкочерепная полёвка (*M. gregalis*) 12, полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) и водяная полёвка (*Arv. terrestris*) по 10, остромордая лягушка (*R. arvalis*) и обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) по 8; 2/27; европейский тип фауны 37, тундро-лесостепные реликты 24, средиземноморский 15 и европеико-китайский 12).

Дальнейшее разделение оказалось интерпретируемым только по Лесному типу, которое совпадает с зонально-подзональными отличиями, что позволяет разделить сообщества на северные (лесотундрово-северотаёжные) и южные (от средней тайги до степной зоны). Итак, составленная классификация в общем совпадает с зонально-подзональным делением территории, хотя имеется два случая объединения вариантов из соседних зон и подзон. Так, в субарктический тип, кроме субарктических тундровых, входят почти все сообщества предтундровых (лесотундровых) редколесий. В следующий (третий) Лесной тип населения входят почти все варианты сообществ от северной тайги до степной зоны, кроме настоящих степей, сельскохозяйственных земель на их месте и степных сосняков, которые входят в четвёртый Степной тип.

Следует учитывать, что карта растительности, использованная нами в качестве основы для выделения групп местообитаний, выполнена по типологическому принципу, т.е. без учёта территориальной смежности и зонально-подзональной принадлежности. Составленную классификацию животного населения тоже следует считать типологической, то есть учитывающей в качестве самостоятельных вы-

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

делов проникновения чуждых, обычно относимых к другим зонам и подзонам фитоценозов и, соответственно, вариантов сообществ животных как аналогов, входящих в разные широтные полосы.

Последовательная зональная смена комплексов указанных позвоночных с отмеченными смещениями границ чётко видна на графе сходства (рис. 1). С севера на юг по типам населения коэффициенты разнообразия Шеннона в среднем увеличиваются до Лесного типа от 0 до 2.1 и уменьшается до 2 в Степном типе населения. Изменяется и видовое богатство (общее число встреченных видов) от 1 до 54, которое в Степном типе уменьшается до 27 видов. Внутригрупповое сходство изменяется также, а межгрупповое максимально между Субарктическим и Лесным типами и уменьшается к северу и югу от него.

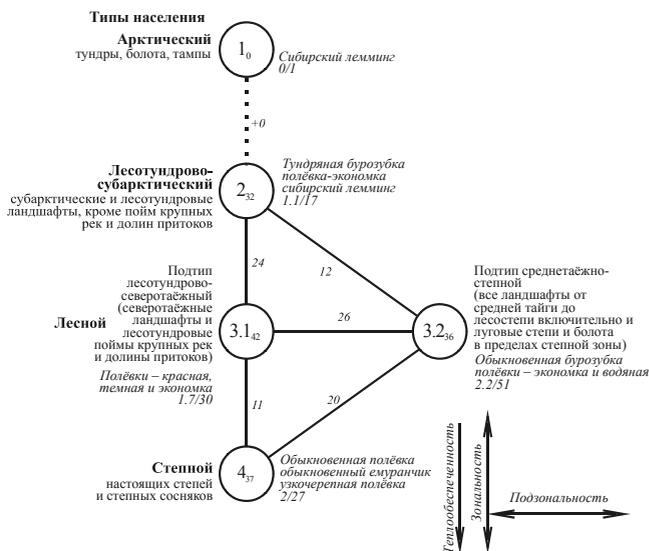


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по вкладу в коэффициент Шеннона (по энергетике) на уровне типа сообществ. Условные обозначения: сплошной линией показаны значимые (сверхпороговые) связи, прерывистой – максимальные (при отсутствии значимых), пунктиром – дополнительные; рядом со связями между кружками приведены межклассовые оценки сходства; цифры в кружках – номера типов и подтипов по классификациям, индексы около них – внутригрупповое сходство; рядом с кружками – названия типов или подтипов и основных местообитаний, население которых отнесено к соответствующим таксонам, а также первые три вида – по вкладу в коэффициент Шеннона или по обилию, общее разнообразие или плотность населения (особей/км²), общее количество встреченных видов и через косую черту – число фоновых видов, обилие которых не менее 1 особи/км²

Пространственно-типологическая неоднородность животного населения по обилию

Типы населения:

1. Арктический (тундр, болот и тампов; лидирует сибирский лемминг (*L. sibiricus*) 100% 308; 1/1; доля представителей арктического типа фауны – 100%).
2. Лесотундрово-субарктический (тундр, болот, лугов, притоков крупных рек; лидируют, % – тундрная бурозубка (*S. tundrensis*) 37, сибирский лемминг (*L. sibiricus*) 27, полёвки – узкочерепная и экономка (*M. gregalis* и *M. oeconomus*)

14 и 11, средняя бурозубка (*S. caecutiens*) 4; плотность населения 3841 особей/км²; встречено видов 15, в том числе фоновых 12; доля представителей фаунистических типов, %: тундро-лесостепных реликтов 51, представителей арктического типа фауны 28, транспалеарктов 15):

подтипы:

- 2.1 – субарктический (тундряная бурозубка (*S. tundrensis*) 42, сибирский лемминг (*L. sibiricus*) 27, полёвки – экономка и узкочерепная (*M. oeconomus* и *M. gregalis*) 12 и 8, средняя бурозубка (*S. caecutiens*) 4; 4451; 14/12; тундро-лесостепные реликты 50, представителей арктического типа фауны 28, транспалеарктов 16);
- 2.2 – лесотундровый (кроме лесов и редколесий; узкочерепная полёвка (*M. gregalis*) 38, сибирский лемминг (*L. sibiricus*) 26, тундряная бурозубка (*S. tundrensis*) 17, полёвки – экономка и Миддендорфа (*M. oeconomus* и *M. middendorffi* Poljakov, 1881) 7 и 4; 2377; 13/12; тундро-лесостепных реликтов 56, представителей арктического типа фауны 31).
3. Лесотундрово-северотаёжный лесной (лесов и редколесий; остромордая лягушка (*R. arvalis*) 45, красная полёвка (*Cl. rutilus*) 14, бурозубки – тундряная, средняя (*S. tundrensis*, *S. caecutiens*) по 9 и обыкновенная (*S. araneus*) 8; 8436; 27/24; представителей европейского типа фауны 57, сибирского и транспалеарктов по 15, тундро-лесостепных реликтов 10):

подтипы:

- 3.1 – лесотундровый (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 25, тундряная бурозубка (*S. tundrensis*) 20, полёвки – красная и экономка (*Cl. rutilus* и *M. oeconomus*) 18 и 10, средняя бурозубка (*S. caecutiens*) 9; 5876; 23/21; представителей европейского типа фауны 36, тундро-лесостепных реликтов 22, представителей сибирского типа фауны 21, транспалеарктов 19);
- 3.2 – северотаёжный (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 55, красная полёвка (*Cl. rutilus*) 11, бурозубки – средняя и обыкновенная (*S. caecutiens* и *S. araneus*) 9 и 7, тёмная полёвка (*M. agrestis*) 4; 10997; 25/22; представителей европейского типа фауны 69, сибирского типа и транспалеарктов по 13).
4. Среднетаёжно-степной мезо-евтрофный (лесов, кроме сосновых, долин притоков, пойм крупных рек; остромордая лягушка (*R. arvalis*) 52, серая жаба (*Bufo bufo* (L., 1758)) 11, живородящая ящерица (*Lacerta vivipara* Jacq., 1787) 6, обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* L., 1758) 5, обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) 4; 43499; 50/43; представителей европейского типа фауны 77, транспалеарктов 10):

подтипы:

- 4.1 – средней и южной тайги и подтаёжных лесов (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 46, серая жаба (*B. bufo*) 14, живородящая ящерица (*L. vivipara*) 8, обыкновенный тритон (*T. vulgaris*) 7, сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi* (Dyb., 1870)) 5; 50141; 40/37; представителей европейского типа фауны 75, транспалеарктов 12, сибирского типа 11);

- 4.2 – лесостепи и степной зоны (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 68, обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus* (Laur., 1768)) 5, прыткая ящерица (*Lacerta agilis* L., 1758) 4, озёрная лягушка (*Rana ridibunda* Pall., 1771) и серая жаба (*B. bufo*) по 3; 32113; 48/44; представителей европейского типа фауны 84).
5. Лесотундрово-степной олиготрофный (олиготрофных и облесённых мезо-евтрофных болот и сосняков; остромордая лягушка (*R. arvalis*) 66, серая жаба (*B. bufo*) 15, живородящая ящерица (*L. vivipara*), обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) и сибирский углозуб (*H. keyserlingi*) по 2; 41563; 49/41; представителей европейского типа фауны 88):
- подтипы:
- 5.1 – сосняков и олиготрофных болот северной тайги (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 43, полёвки – красная и тёмная (*Cl. rutilus* и *M. agrestis*) 23 и 7, бурозубки – средняя и тундряная (*S. caecutiens* и *S. tundrensis*) 7 и 5; 4107; 24/22; представителей европейского типа фауны 55, сибирского 28, транспалерактов 10);
- 5.2 – бугристых и аапа болот и болотно-озёрных комплексов лесотундры и северной тайги (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 62, бурозубки – тундряная и средняя (*S. tundrensis* и *S. caecutiens*) по 9, тёмная полёвка (*M. agrestis*) 8, малая бурозубка (*S. minutus*) 4; 2837; 18/18; представителей европейского типа фауны 75, транспалерактов 11, тундро-лесостепных реликтов 10);
- 5.3 – лесостепных и степных сосняков (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 26, обыкновенная чесночница (*P. fuscus*) 18, обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) 10, прыткая ящерица (*L. agilis*) 6, обыкновенная полёвка (*M. arvalis*) 5; 8613; 39/37; представителей европейского типа фауны 77);
- 5.4 – облесённых мезо-евтрофных болот и пойм крупных рек от средней тайги до лесостепи (остромордая лягушка (*R. arvalis*) 80, серая жаба (*B. bufo*) 8, сибирский углозуб (*H. keyserlingi*) 2, бурозубки – обыкновенная и малая (*S. araneus* и *S. minutus*) по 1; 107538; 39/37; представителей европейского типа фауны 92);
- 5.5 – сосняков и олиготрофных болот от средней тайги до подгаёжных лесов (серая жаба (*B. bufo*) 37, остромордая лягушка (*R. arvalis*) 34, ящерицы – живородящая и прыткая (*L. vivipara* и *L. agilis*) 8 и 4, обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) 3; 34282; 37/35; представителей европейского типа фауны 82, транспалерактов 11).
6. Степной (степи, сельскохозяйственные земли, болота и галофитные луга; остромордая лягушка (*R. arvalis*) 70, обыкновенная чесночница (*P. fuscus*) 15, зелёная жаба (*Bufo viridis* Laur., 1768) 6, бурозубки – обыкновенная и малая (*S. araneus* и *S. minutus*) по 1; 39497; 47/43; представителей европейского типа фауны 88).

По облицию выделено на два типа населения больше, чем по вкладу в коэффициент Шеннона за счёт разделения Лесного типа первой классификации на три самостоятельных. Один из них включает лесотундрово-северотаёжные сообщества, а два других делятся, в соответствии с трофностью ценозов, на мезо-евтрофный

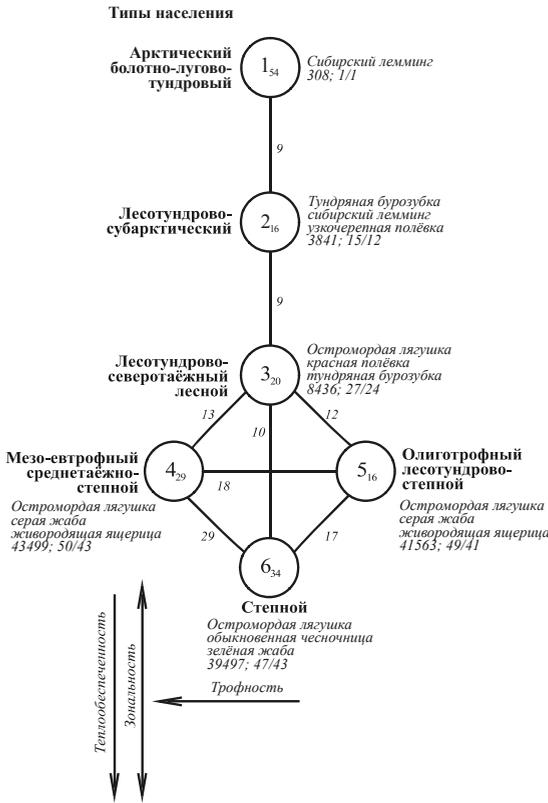


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне типа сообществ). Условные обозначения см. рис. 1

и олиготрофный типы сообществ. По разнообразию эти типы имели подтиповой ранг, кроме того, лишь один из типов может быть разделён на два подтипа, в то время как по обилию на подтипы делятся четыре типа. Причём, два типа разделены на два подтипа, а один – на пять. То есть интерпретируемая дробность разделения в классификации по обилию значительно выше, чем по вкладу в коэффициент Шеннона. Пространственно-типологические структуры, выявленные по обилию, так же как по вкладам в коэффициент Шеннона, иллюстрируют смену в населении по мере возрастания к югу широтной теплообеспеченности. В отличие от первой классификации, по обилию чётче проявляется влияние подзональных отличий, а также влагообеспеченности (особенно заболоченности) и трофности, в первую очередь болот (рис. 2, 3). Структуру изменений по обилию на уровне подтипа лучше отражает трёхмерная схема (см. рис. 3, б), где подтипы 4.1 – 5.5 и тип 6 показаны в объёме.

Экологическая организация разнообразия животного населения

Судя по классификациям, территориальную неоднородность в разнообразии животного населения, как по вкладу в коэффициент Шеннона по энергетическим показателям, так и по обилию определяет в основном зонально-подзональное изменение в теплообеспеченности. Информативность классификационных и структурных представлений колеблется от 17 до 59%, а вместе учитывают 59 и 45% дисперсии матрицы сходства, в то время как с зонально-подзональным делением можно связать 63 и 40% (таблица). Это в общем незначительное превышение информативности зонально-подзонального деления связано с различиями в акцентах использованных программ. Так, алгоритм классификации максимизирует выявление постепенности изменений (трендов), в то время как линейная качественная аппроксимация выделен-

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Типы населения 1 – 6, подтипы 2.1 – 5.5

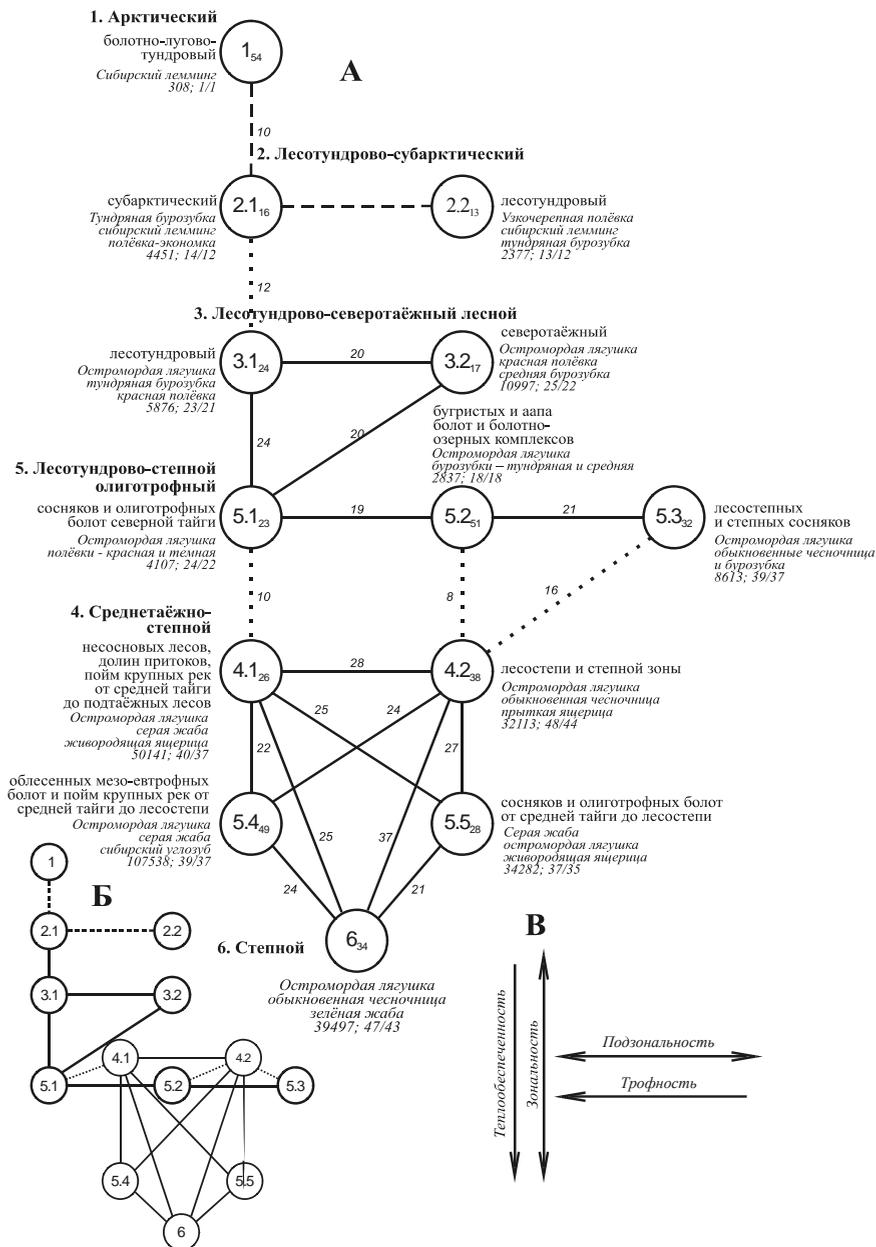


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне подтипа сообществ). Условные обозначения см. рис. 1

ными градациями факторов, с помощью которой проведена оценка связи, положительно реагирует на увеличение среднего сходства внутри выделенных таксонов.

При индивидуальной оценке второе место приходится на влияние сезонной мерзлоты, хотя при нарастающем итоге приращения силы связи в этом случае почти нет из-за их взаимной корреляции. Разница в облесенности определяет приращение в 2% учтенной дисперсии, а увлажнение, в основном заболоченность, еще один процент. Множественные коэффициенты корреляции составляют по всем факторам 0.82 и 0.66, а вместе с природно-антропогенными режимами 0.84 и 0.71. Информативность классификации и графа по обилию меньше, чем по вкладу в коэффициент Шеннона, так же как объединённая оценка связи со всеми факторами и режимами. Иерархия факторов среды, выявленная по матрице сходства по обилию, почти полностью совпадает с таковой по коэффициентам Шеннона, хотя все значения по структурообразующим факторам по обилию, как правило, несколько меньше. То же было прослежено и по населению птиц.

Оценка связи неоднородности населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих незастроенной суши Западно-Сибирской равнины,
% учтённой дисперсии индивидуально / нарастающим итогом

Фактор, режим	Вклад в коэффициент Шеннона	Обилие
Зональность, подзональность	63/63	40/40
Мерзлота	25/63	28/41
Облесённость	10/65	3/43
Увлажнение	6/67	4/43
Заливание в половодье	2/67	3/43
Минеральное питание болот	1/68	0.3/43
Множественный коэффициент корреляции	0.82	0.66
Режимы: классификационные	47	17
структурные	59	45
вместе	59	45
Факторы и режимы	71	50
Общий множественный коэффициент корреляции	0.84	0.71

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, анализ пространственных изменений разнообразия населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих по индексам Шеннона и по обилию даёт так же, как по орнитокомплексам, сходный результат, иллюстрируя преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких в целом оценках связи чётче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно на болотах). Иерархия выявленных факторов среды по обилию показателям, как правило, одинакова, хотя по классификационным и структурным режимам оценки, так же как общая информативность представлений, несколько выше при упорядочении по вкладу в коэффициент Шеннона. По орнитокомплексам было прослежено обратное соотношение, хотя и незначительное и, скорее всего, эти различия недостоверны.

Совокупность представлений о трендах, определяемых средой обитания животных, включает констатацию ряда отличий: зональных и подзональных (горизонтальных), провинциальных (вертикальных), диагональных в результате их интеграции, интра- и азональных, а также вертикальных групповых. Последние проявляются как влияние застроенности и водно-околоводной специфики местообитаний на отдельные группы животных. Групповые тренды и факторы входят в общую изменчивость и, как правило, скоррелированы с зональностью, провинциальностью, а также с интра- и азональностью. В результате формируются параллельные ряды с зонально-подзональной дифференциацией, сходной с таковой в зональных сообществах. Сходство животного населения в этих рядах выше, чем между ними (Равкин и др., 2000, 2007).

Всё это создаёт впечатление о доминировании дискретности в животном населении, в то время как различия в интенсивности влияния факторов и доля их в общей неоднородности сообществ порождают, с одной стороны, континуальность биоценозов и составляющих их блоков, с другой – при кластерных методах анализа возможность разработки классификаций с двойным и даже тройным подчинением таксонов меньшего ранга вышестоящим подразделениям (образование кондоминиумов). Полученные классификации внешне противоречат друг другу, и появляется соблазн считать одни из них правильными (истинными), другие – ошибочными. На самом деле все особенности, выявленные разными подходами и методами при различных совокупностях допущений и наборах подготовительных процедур, имеются в рассматриваемых комплексах как в статистических ансамблях с внешним ограничением, а иногда – частично и с внутренней организацией взаимодействующих компонентов. Поэтому совокупность факторов, образующих пространственно-временную структуру животного населения, можно рассматривать как векторное или скалярное поле. Векторами или скалярами их можно считать в зависимости от отсутствия или наличия (использования) информации о градациях факторов, коррелирующих с трендами сообществ. Если имеются или взяты лишь направления изменений, то поле следует называть векторным, а если по градациям использованы оценки силы воздействия, то оно будет скалярным. Нового в этом, наверное, ничего нет, просто не следует забывать, что аналитические расчленения на тренды и таксоны классификаций при синтезе возвращают нас к интегральным представлениям о среде как едином целом, определяющем пространственно-временную неоднородность животного населения.

В какой-то мере тренды можно рассматривать как аналоги силовых линий внутри полей. Их отражают графы пространственно-типологических структур. Так, зональность отражена вертикальными рядами, провинциальность и интразональность – горизонтальными или вертикальными отклонениями от них, а диагональность – связями под углом, соединяющими таксоны параллельных рядов. Однако на графах отражены лишь доминирующие по силе влияния тренды и особо значимые их отрезки. Поле же образует вся совокупность связей, независимо от силы их проявления. Полнее всего факторное поле отражает вся матрица коэффициентов сходства, но даже в ней часть отличий подавлена (завуалирована) влиянием более сильных факторов, организующих исследуемую изменчивость.

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00301) и частично в рамках «Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М. : Просвещение, 1977. 415 с.

Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 1. С. 101 – 121.

Бобров В. В., Алещенко Г. М. Схема герпетогеографического районирования России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии : материалы Первого съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. Пушино ; М. : Изд-во МГУ, 2001. С. 31 – 34.

Ильина И. С., Лапина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1:1500000. М. : ГУГК, 1976. 1 л.

Ильина И. С., Лапина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 251 с.

Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 456 с.

Кузнецов Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М. : Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1950. 176 с.

Лебедева Н. В., Криволицкий Д. А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия. М. : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. С. 9 – 75.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А. Биоразнообразие и методы его оценки. М. : Изд-во МГУ, 1999. 95 с.

Мекаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 121 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 304 с.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2016. № 4 (36). С. 147 – 163.

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2008. 205 с.

Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Вартапетов Л. Г., Миловидов С. П., Торопов К. В., Покровская И. В., Жуков В. С., Цыбулин С. М., Адам А. М., Фомин Б. Н., Ананин А. А., Блинов В. Н., Блинова Т. К., Соловьёв С. А., Шор Е. Л., Вахрушев А. А., Ануфриев В. М., Козленко А. Б., Тертицкий Г. М., Равкин Е. С. Классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины (вторая половина лета) // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7, № 6. С. 743 – 754.

Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Покровская И. В., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Блинов В. Н., Жуков В. С., Добротворский А. К., Блинова Т. К., Стариков В. П., Ануфриев В. М., Торопов К. В., Соловьёв С. А., Тертицкий Г. М., Шор Е. Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 5. С. 603 – 610.

Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В., Стариков В. П., Вартапетов Л. Г., Цыбулин С. М., Торопов К. В., Куранова В. Н., Блинов В. Н., Покровская И. В., Жуков В. С., Бого-

молова И. Н., Блинова Т. К., Шор Е. Л., Соловьёв С. А., Ануфриев В. М., Тертицкий Г. М., Бахина Е. В., Борисович О. Б. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12, № 3. С. 427 – 433.

Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В., Стариков В. П., Ердаков Л. Н., Вартапетов Л. Г., Богомолова И. Н., Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С., Цыбулин С. М., Сорокина Н. В., Соловьёв С. А., Блинов В. Н., Жуков В. С., Покровская И. Н., Блинова Т. К., Торопов К. В., Сазонова И. А., Чернышова О. Н., Ануфриев В. М., Тертицкий Г. М., Москвитина Н. С., Бахина Е. В. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразии и динамика экосистем. Информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2006. Вып. 7. С. 258 – 276.

Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Цыбулин С. М., Куранова В. Н., Борисович О. Б., Булахова Н. А., Патраков С. В., Шамгунова Р. Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 4. С. 557 – 565.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение IV. Наземные позвоночные // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 4. С. 475 – 485.

Северцов Н. А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях вне-тропических частей нашего материка // Изв. Рос. геогр. о-ва. 1877. Т. 13, вып. 3. С. 125 – 155.

Семенов-Тянь-Шанский А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 16 с.

Holt B. G., Lessard J.-Ph., Borregaard M. K., Fritz S. A., Araújo M. B., Dimitrov D., Fabre P.-H., Graham C. H., Graves G. R., Jansson K. A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R. J., Fjeldsá J., Rahbek C. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World // Science. 2013. Vol. 339, № 4. P. 74 – 79.