Сибирский экологический журнал, 3 (2005) 427–433

УДК 591.52

Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири)

Ю. С. РАВКИН, В. А. ЮДКИН, В. В. ПАНОВ, В. П. СТАРИКОВ, Л. Г. ВАРТАПЕТОВ, С. М. ЦЫБУЛИН, К. В. ТОРОПОВ, В. Н. КУРАНОВА, В. Н. БЛИНОВ, И В. ПОКРОВСКАЯ, В. С. ЖУКОВ,, И. Н. БОГОМОЛОВА, Т. К. БЛИНОВА, Е. Л. ШОР, С. А. СОЛОВЬЕВ, В. М. АНУФРИЕВ, Г. М. ТЕРТИЦКИЙ, Е. В. БАХИНА, О. Б. БОРИСОВИЧ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

Увеличение в полтора раза объема собранного материала и усреднение данных на уровне групп выделов карты растительности не привели к изменениям в прежних взглядах на структуру населения земноводных Западной Сибири, хотя и позволили уточнить представления за счет большего числа встреч обыкновенного тритона и озерной лягушки. Это свидетельствует о достаточности прежней выборки. Усреднение по группам выделов позволяет избавиться от локальных нулевых проб, связанных с редкостью и неравномерностью распределения большинства видов земноводных, что особенно важно при составлении карт населения этого класса позвоночных по результатам предварительного кластерного анализа.

ВВЕДЕНИЕ

При использовании факторного анализа прирост объема данных нередко приводит к существенному изменению представлений. Причина этого или в недостаточности прежней выборки, или в выходе при сборе в иную генеральную совокупность. Во втором случае выявленные структуры принципиально не изменяются, а лишь достраиваются. После этого они отражают характер изменений в обеих совокупностях.

Ранее нами использованы данные учетов земноводных в 667 местообитаниях Западной Сибири, обследованных с 1970 по 1991 г. [1–6]. К 2004 г. в банке данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН объем собранных материалов по этой территории увеличился до 975 проб, что позволило проверить надежность представлений, изложенных нами в первых сообщениях. Кроме того, использование всех материалов стало необходимым для составления карты населения земноводных Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Большая часть мест проведения учетов и методы сбора данных описаны ранее [2]. Для составления классификации использованы несколько иные, чем раньше, подходы. В опубликованном варианте материалы сначала обобщались с помощью кластерного анализа раздельно по подзонам, а потом на средних по этим классам вновь проводилась агрегация. При этом вторично выделенные кластеры использовались для построения структурного графа. Поскольку карта сообществ земноводных составлена в серии с аналогичными картами по населению птиц и мелких млекопитающих, то для сравнимости необходимо было использовать наиболее близ-

кие подходы и методы. Поэтому сначала все данные по земноводным усреднены так же, как по другим группам животных, по выделам карты растительности Западно-Сибирской равнины (1976) [7]. При этом в полосе от подтаежных лесов до степной зоны усреднение проведено дифференцированно по западной и остальной (центральной и восточной) частям равнины. Это деление связано с тем, что обыкновенная чесночница и зеленая жаба встречаются только на западе этих зон и подзон. Кроме того, зеленая жаба локально обитает в окрестностях Новосибирска, где была интродуцирована [8].

Анализ, проведенный по бóльшим, чем ранее, материалам, в целом подтвердил полученные ранее структурные представления. Прежняя структура образована тремя рядами изменений, связанных со степенью благоприятности условий для отдельных видов земноводных из числа доминирующих. Однако эта трактовка касалась территорий, где земноводные зарегистрированы при проведении учетов, или там, где они практически не встречаются (к северу от южной субарктической тундры). Остальные пробы, где земноводные не отмечены из-за их редкости и удаленности ловчих канавок от водоемов с успешным выплодом или от местообитаний, где обилие амфибий достаточно высоко, усреднены с материалами по остальным подобным в ландшафтном отношении территориям. Расчет средних избавляет от локально нулевых проб, использование которых приводит к ряду неразрешимых математических трудностей [6].

Для составления карты избран более простой способ усреднения и избавления от нулевых значений. Данные усреднены по группам выделов той же карты растительности, например всех сосновых лесов и их производных в пределах той или иной подзоны. Этот способ позволил, перейдя на более высокий уровень рассмотрения, получить менее противоречивую классификацию и структурный граф, чем по средним, рассчитанным по отдельным пробам или выделам геоботанической карты. Кроме того, этот подход избавил от необходимости ряда экспертных решений при отсутствии в литературе подробных сведений по растительности мест проведения учетов. Ранее нами использовано более грубое, по сравнению с геоботаническим, усреднение по ландшафтам.

Следует отметить также, что анализ данных без сеголеток, а также по показателям энергии существования или с переходом, как по мелким млекопитающим, на долю в коэффициенте разнообразия К. Шеннона не дал ожидаемого эффекта, поскольку этими способами не удается избавиться от локально нулевых проб. Вторичная экспертная агрегация использована и в этом случае, но только для построения иерархической классификации. Коэффициенты сходства рассчитаны по Жаккару [9] для количественных признаков [10]. На матрице этих коэффициентов проведена классификация одним из методов агрегации [11, 12].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С использованием указанных подходов и алгоритмов получена следующая классификация населения земноводных Западной Сибири, включая ее казахстанскую часть.

Типы населения территорий с условиями среды:

1 – экстремальными – земноводные не встречены (в подзонах арктических и северных субарктических тундр, а также южных субарктических тундр, кроме ивняковых тундр[1] и пойм крупных рек; в подзоне лесотундровых редколесий – в лиственнично-еловых и еловых редколесьях, тундрах и на морских побережьях; в южной лесостепи – на островах, сплавинах и песчаных пляжах соленых озер);

2 – пессимальными – остромордая лягушка 0,8 особей/100 цилиндро-суток (ц/с), серая жаба 0,2, сибирский углозуб 0,04; плотность населения 1 особь/100 ц/с – встречено видов 3[2] (в южных субарктических ивняковых тундрах и поймах крупных рек; в лесотундровых редколесьях и редкостойных ле-

[1]В перечнях местообитаний указаны лишь коренные формации, в то время как после усреднения в те же таксоны входят и все их производные, которые входят в те же группы выделов карты растительности. Кроме того, из списков исключены застроенные территории, которые имеют, как правило, обедненное население окрестных местообитаний.

[2]Далее эти показатели перечисляются без указания их наименования.

сах с преобладанием лиственницы и в поймах крупных рек; в северотаежных лесах и редколесьях с преобладанием лиственницы и сосны);

3 – субпессимальными – остромордая лягушка 9, серая жаба 4, обыкновенная чесночница 0,8, сибирский углозуб 0,4, сибирская лягушка 0,3, зеленая жаба 0,2, обыкновенный тритон 0,03; 14-7 (список местообитаний – в характеристиках подтипов).

Подтипы населения:

3.1 – обыкновенная чесночница 5, остромордая лягушка 3, зеленая жаба 1; 10-3 (в западных лесостепных сухих поймах и западных степных сосняках);

3.2 – остромордая лягушка 10, серая жаба 4, сибирский углозуб 0,4, сибирская лягушка 0,3, обыкновенная чесночница 0,1, обыкновенный тритон 0,03; 14-6 (в лесотундре на бугристых болотах и в долинах притоков; в северной тайге в лиственнично-еловых и еловых редкостойных лесах, лиственнично-елово-кедровых лесах, болотно-озерных комплексах и болотах; в среднетаежных темнохвойных лесах; на южно-таежных верховых болотах; в подтаежных верховых и облесенных низинных болотах, в центральных и восточных березово-осиновых и темнохвойных лесах; в северной лесостепи – в сосняках и на верховых болотах, в центральных и восточных березово-осиновых лесах; в настоящих степях южной лесостепи и степной зоны; в восточных и центральных степных сосняках);

4 – субоптимальными – остромордая лягушка 66, обыкновенная чесночница 8, серая жаба 7, обыкновенный тритон 3, сибирский углозуб 2, сибирская и озерная лягушки 1 и 0,4, зеленая жаба 0,1; 87-8 (список местообитаний в характеристиках подтипов).

Подтипы населения:

4.1 – обыкновенная чесночница 50, остромордая лягушка 21, зеленая жаба 1, обыкновенный тритон 0,02; 73-4; (в западных лесах южной лесостепи; в степной зоне – в западных лугах и луговых степях);

4.2 – остромордая лягушка 70, серая жаба 7, обыкновенная чесночница 4, сибирский углозуб и обыкновенный тритон по 3, сибирская и озерная лягушки 2 и 0,4; 88-7 (в северной тайге в поймах крупных рек и долинах их притоков; на среднетаежных верховых и облесенных низинных болотах; в южной тайге в темнохвойных и сосновых лесах и в долинах притоков; в подтаежных западных березово-осиновых и темнохвойных лесах и низинных болотах, поймах крупных рек и долинах притоков, в займищах и галофитных лугах; в северной лесостепи – в долинах притоков, лугах, луговых степях и западных березово-осиновых лесах и на сплавинах пресных озер; в южной лесостепи – в лесах, поймах крупных рек, долинах притоков, на займищах и галофитных лугах; в центральной и восточной частях степной зоны – на сплавинах пресных озер, займищах, галофитных лугах).

Типы населения территорий с наиболее благоприятными условиями среды для:

5 – **зеленой жабы и обыкновенной чесночницы** (132 и 91, кроме того, встречена остромордая лягушка 28; 251-3; в западных лугах, на сплавинах пресных озер и займищах степной зоны);

6 – **серой жабы и сибирского углозуба** (1452 и 13; кроме того, встречены остромордая лягушка 70, обыкновенный тритон 10, обыкновенная чесночница 4, сибирская лягушка 0,1; 1539-6; в среднетаежных сосняках; в южно-таежных сосняках, на облесенных низинных и переходных болотах; в подтаежных сосняках);

7 – **остромордой и сибирской лягушек** (418 и 16, кроме того, встречены: сибирский углозуб 4, серая жаба 3, обыкновенная чесночница 1, зеленая жаба 1, обыкновенный тритон 0,08; 443-7; на открытых внепойменных низинных болотах от средней тайги до лесостепи, кроме западных подтаежных; в поймах крупных рек средней и южной тайги; на облесенных низинных и переходных болотах лесостепи; на займищах и галофитных лугах северной лесостепи и на сплавинах пресных озер южной лесостепи);

8 – **озерной лягушки** (345; на приобских лесостепных водоемах).

В наших прежних публикациях иерархической классификации нет, был лишь структурный граф, который может рассматриваться как неиерархическая классификация с межклассовыми связями. В новой (иерархической) классификации представлено четыре типа населения территорий с экстремальными, пессимальными, субпессимальными и субоптимальными условиями среды и столько же –

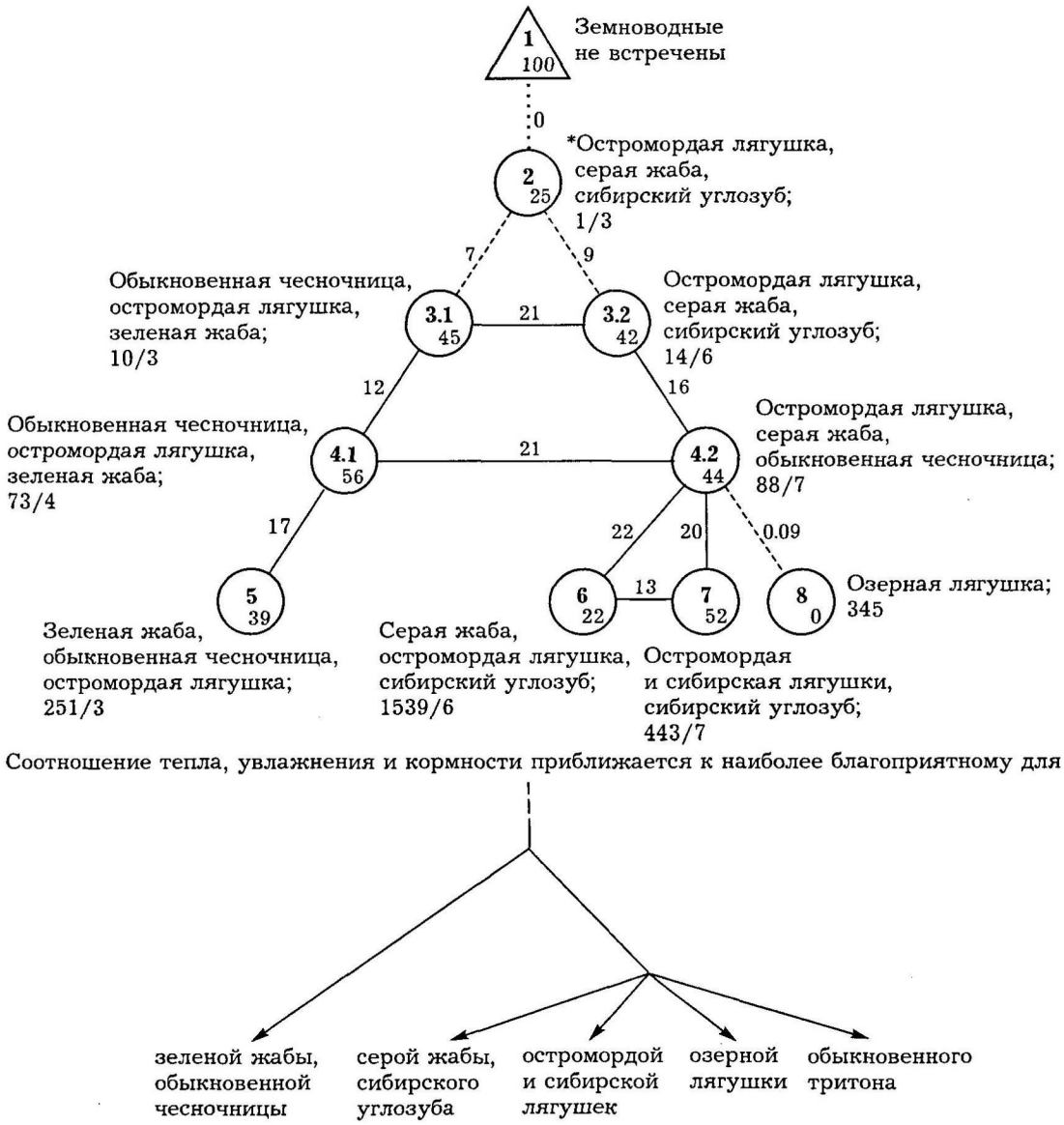

Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западной Сибири.
*Лидирующие виды (первые три по обилию); плотность населения (особей/км^2)/число встреченных видов.

с благоприятными, соответственно для зеленой жабы и обыкновенной чесночницы; серой жабы и сибирского углозуба; остромордой и сибирской лягушек и отдельно – озерной лягушки. Снижение благоприятности среды связано с уменьшением теплообеспеченности, увлажнения, числа и качества нерестовых водоемов, а также с увеличением затенения, распаханности, застроенности, расстояния от рефугиумов или центров распространения. В поймах на численность земноводных существенное влияние оказывают уровень и длительность половодья. Обилие возрастает при высоких и длительных разливах, когда образуются временные, хорошо прогреваемые нерестовые водоемы, где успешно проходит эмбриональное и личиночное развитие земноводных. Маловодные разливы, резкий спад воды, заиление кладок, снос икры и молоди в половодье, которое связано с поздним таянием снегов в горах, отрицательно сказываются на численности земноводных. Некоторые из них, такие как серая жаба и сибирский углозуб, избегают низких, часто и надолго затапливаемых пойм. При этом следует отметить, что сходное население может сформироваться при дефиците как по одному из разных

Рис. 2. Население земноводных Западной Сибири (описание в классификации сообществ).

факторов среды, так и по их совокупности [13]. Это внешне и создает необобщаемый по ландшафтным и геоботаническим признакам список местообитаний, население которых входит в тот или иной таксон. По сравнению с птицами и мелкими млекопитающими меньшая связь неоднородности населения земноводных с общими ландшафтными характеристиками среды обусловлена высокой степенью доминирования отдельных видов, малым числом видов земноводных, распространенных в Западной Сибири, и их экологическим сходством.

В опубликованных сообщениях [1–4] на графах четко прослеживается три ряда изменений, связанных с уменьшением степени благоприятности условий среды для указанных доминирующих видов. В настоящей публикации таких рядов уже четыре (рис. 1). Кроме отраженных на графе четырех рядов уменьшения обилия и степени оптимальности условий среды можно выделить еще один ряд, связанный с уменьшением обилия обыкновенного тритона. Его максимальная численность отмечена в подтаежных отрезках пойм Оби и Иртыша, сухих и слабо заливаемых в половодье в связи с зарегулированностью стока гидростанциями. Многочисленные мелководья, старичные озера благоприятны для нереста тритона при общей относительной суходольности пойм. Однако при классификации не выделился тренд по данному виду из-за низкой степени его доминирования в населении. Поэтому сообщество оптимальных для него территорий отнесено к подтипу населения участков с субоптимальными условиями по уровню обилия преобладающей здесь остромордой лягушки.

Наличие пяти трендов на структурном графе, связанных с преференцией условий среды всеми видами земноводных, избавляет от необходимости классификации видов по сходству их распределения.

Выполненную карту населения земноводных (рис. 2) можно сопоставить пока только с аналогичной картой населения птиц [14]. Они сопоставимы далеко не полностью. Во-первых, сказываются сезонные отличия – по птицам картографированы сообщества первой, а по земноводным – по второй половине лета. Во-вторых, по птицам в качестве основы использована карта растительности масштаба 1 : 17 000 000, а по земноводным – 1 : 1 500 000. Кроме того, по птицам классификация проведена на едином массиве данных по Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнинам, а по земноводным – только по последней из этих физико-географических стран.

Тем не менее следует отметить, что по птицам граница северной и срединной надтиповых группировок проведена между средней и северной тайгой, а по земноводным столь же значимая граница смещена почти на две подзоны севернее и проходит между южной субарктической тундрой и лесотундрой. При этом северная группировка по птицам состоит из двух типов, а по амфибиям целесообразно выделение одного типа. На занятой им территории они практически не встречаются. Кроме того, по птицам северная группировка представлена населением шести подзон трех зон, а по земноводным – почти четырех подзон двух зон, если не считать лесостепных вкраплений. Принципиальная мозаичность, т. е. не зависящая от дробности карты-основы, у земноводных выше за счет проникновения одних типов на территорию, занимаемую другими, а также из-за того, что одинаковое население амфибий может быть сформировано при лимитировании различными факторами среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Увеличение в полтора раза объема собранного материала и использование усреднения данных на уровне групп выделов карты растительности не привели к изменениям прежних взглядов на структуру населения земноводных Западной Сибири, хотя и позволили уточнить представления за счет большего числа встреч обыкновенного тритона и озерной лягушки. Это свидетельствует о достаточности имевшейся ранее выборки.

В отличие от птиц и млекопитающих, земноводным свойственны пойкилотермность, большая зависимость от влажности и меньшая подвижность, поэтому они концентри-

руются в наиболее влажных, теплых и кормных участках местообитаний. В связи с этим аппроксимация их распределения и неоднородности населения ландшафтными характеристиками среды на уровне сложных урочищ недостаточно эффективна. Переход на фациальный и субфациальный уровень по материалам, собранным в ранге урочищ, исключен. Поэтому единственно возможным в этом случае способом следует признать переход с уровня урочищ на местности, ландшафты или, как сделано при подготовке данного сообщения, на уровень групп выделов карты растительности. Это позволяет выявить связь с сочетаниями факторов среды в среднем масштабе. Усреднение по группам выделов позволяет избавиться от локальных нулевых проб, связанных с редкостью или мозаичностью распределения большинства видов земноводных, что особенно важно при составлении карт населения этого класса позвоночных по результатам предварительного кластерного анализа.

Исследования, результаты которых изложены в сообщении, поддержаны по программе Президиума РАН «Научные основы изучения биологического разнообразия» и интеграционному проекту СО РАН № 49.

ЛИТЕРАТУРА

1. Yu. S. Ravkin, L. G. Vartapetov, V. A. Yudkin et al., Amphibian Populations in the Commonwealth of Independent States: Current Status and Declines, Moskow, Pensoft, 1995, 74–87.
2. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 1995, **2:** 2, 110–124.
3. Yu. S. Ravkin, V. V. Panov, L. G. Vartapetov et al., Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union, Sofia–Moskow, Pensoft, 1996, v. 1. 67–90.
4. Ю. С. Равкин, В. В. Панов, Л. Г. Вартапетов и др., Вопросы экологии и охраны позвоночных животных, Киев–Львов, 1998, вып. 2, 49–77.
5. Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин и др., *Сиб. экол. журн.*, 2003, **10:** 5, 603–610.
6. Ю. С. Равкин, *Зоол.журн.*, 2002, **81:** 9, 1116–1184.
7. И. С. Ильина, Е. И. Лапшина, Н. Н. Лавренко и др., Растительный покров Западно-Сибирской равнины, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
8. Г. С. Золотаренко, Вопросы герпетологии, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1985, 80–81.
9. P. Jaccard, *Bull. Sos. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, 38, 69–130.
10. Р. Л. Наумов, Птицы очага клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф.. дис. ... канд. биол. наук, М., Моск. обл. пед. ин-т, 1964.
11. В. А. Трофимов, Ю. С. Равкин, Количественные методы в экологии животных, Л., 1980, 113–115.
12. П. В. Терентьев, *Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.*, 1959, 9, 137–141.
13. Ю. С. Равкин, В. А. Юдкин, Л. Г. Вартапетов и др., *Сиб. экол. журн.*, 2004, 5, 671–686.
14. Е. С. Равкин, Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов и др., *Сиб. экол. журн.*, 2001, **8:** 6, 741–765.

Peculiarities of Mapping and Detection of Spatiotypological Structure of Amphibian Population (on the Example of West Siberia)

YU. S. RAVKIN, V. A. YUDKIN, V. V. PANOV, V. P. STARIKOV, L. G. VARTAPETOV, S. M. TSYBULIN, K. V. TOROPOV, V. N. KURANOVA, V. N. BLINOV, I. V. POKROVSKAYA, V. S. ZHUKOV. I. N. BOGOMOLOVA., T. K. BLINOVA, E. L. SHOR, S. A. SOLOVYEV, V. M. ANUFRIEV, G. M. TERTITSKY, E. V. BAKHINA, O. B. BORISOVICH

An increase by one and a half time of the volume of collected material and an averaging of the data at the level of groups of individuals of vegetation map have not resulted in any changes of the past ideas of the amphibian population structure of West Siberia, although they have made it possible to specify the notions due to a larger number of incidence of the smooth newt and lacustrine frog. This witnesses to the sufficiency of the available sample. The averaging across individual groups permits getting rid of local zero samples associated with rarity and irregularity of distribution of the majority of amphibian species, which is especially important in mapping the population of this class of vertebrate by the results of preliminary claster analysis.