

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.363 + 599.323
doi: 10.17223/19988591/46/6

А.А. Кислый¹, Ю.С. Равкин^{1,2}, И.Н. Богомолова¹,
В.П. Стариков³, С.М. Цыбулин¹, В.С. Жуков¹

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

² Томский государственный университет, г. Томск, Россия

³ Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения

Исследование выполнено по программе ФНИ государственных академий
на 2013–2020 гг. АААА–А16–116121410122–4 и частично
в рамках «Программы повышения конкурентоспособности ТГУ».

Проведены учеты мелких млекопитающих на Западно-Сибирской равнине, в Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областях во второй половине лета в период с 1954 по 2016 г. Материалы за все годы по всевозможным усреднены по группам выделов карт растительности в пределах горных провинций, равнинных природных зон, подзон и подзональных полос. Выявлены биотопические предпочтения и рассчитана численность сибирского лемминга. На основании концептуально идеализированных результатов кластерного анализа составлена классификация местообитаний равнины по степени благоприятности условий среды для сибирского лемминга. Выделено пять типов благоприятности: оптимальный, субоптимальный, субпессимальный, pessимальный и экстремальный. Больше всего относительное обилие (особей/100 цилиндро-суток) сибирского лемминга в тундровых и лугово-ивняковых долинных сообществах подзональной полосы северных моховых субарктических тундр. В этой полосе сосредоточено 89% численности этого лемминга на исследованной территории. По результатам классификации выявлено влияние на распределение сибирского лемминга ряда факторов, среди которых наиболее информативны теплообеспеченность, зональность и подзональность на равнине.

Ключевые слова: *Lemmus sibiricus*; зоогеография; среда; кластерный анализ; факторы; оценка связи.

Введение

В Западной Сибири сибирский лемминг распространен на равнине от арктических тундр до северной тайги включительно [1]. При этом его обилие многократно снижается по направлению от тундровой зоны к предтундро-

вым редколесьям и далее – к северной тайге. В тундрах этот лемминг предпочитает незаболоченные и незастроенные местообитания вне пойм крупных рек. Меньше его на болотах и в поймах.

Для сибирского лемминга характерна ярко выраженная цикличность численности. Чаще всего полный цикл занимает три года (пик, спад (депрессия) и рост), реже – два года или 4–5 лет. За 42 года наблюдений в период с 1971 по 2008 г. в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины отмечено 14 циклов численности, из них 12 занимали по три года и два – около двух лет [2, 3]. На этой территории учеты мелких млекопитающих проведены на 19 ключевых участках в течение 10 лет (1979–1982, 1986–1991 гг.), при этом три участка на Ямале обследованы ежегодно в первые четыре года [4. Рис. 1]. В арктических тундрах оценки обилия проведены по пяти годам, в северных моховых и южных кустарниковых субарктических тундрах – по шести, а в низкокустарниковых субарктических – за три года. При этом на каждый уровень обилия (спад, рост и пик) пришлось соответственно по четыре и три сезона. В северных моховых субарктических тундрах, где в среднем сибирского лемминга больше всего, учеты проведены по два года в каждой из фаз цикла численности так же, как и в южных кустарниковых тундрах. В арктических тундрах при спаде численности учеты проведены в один год, при росте и пике – по два года. В низкокустарниковых субарктических тундрах исследования проведены в два года роста и в один – пика численности этого вида. Таким образом, арктическая подзона и подзональные полосы субарктической подзоны тундр в целом обследованы хотя и в разные годы, но в сопоставимом числе ключевых участков и лет проведения работ, а также уровней численности сибирского лемминга.

В подзоне арктических тундр Гыданского полуострова во время депрессии численности больше всего сибирского лемминга отмечено в сухих осоково-моховых ивняках и зарослях ерника, в кустарничково-осоково-моховых тундрах заболоченных озерных котловин и кочкарных осоково-мохово-пушицевых тундрах [5]. В подзональной полосе южных субарктических тундр п-ва Ямал (бассейн р. Хадытаяха) сибирский лемминг охотнее занимает увлажненные, зачастую низинные участки тундры [6]. В этой же подзональной полосе, но севернее на границе с низкокустарниковыми субарктическими тундрами Ямала (район р. Паютаяха) этого лемминга чаще всего встречали на высоком берегу с заходом в травяно-кустарничково-моховые тундры, реже – в ерничково-кустарничково-лишайничково-моховых тундрах [7].

Использованные нами подходы и программное обеспечение специально разработаны и апробированы для решения задач по выявлению пространственно-типологической изменчивости животного населения по значительным эмпирическим выборкам, составленным по результатам количественных учетов. Обычно такие исследования проводят по отдельным параметрам биоразнообразия, например, при исследованиях изменений по широтному градиенту [8]. Как правило, используют данные по видовому богатству тех или иных групп животных или растений по квадратам земной

поверхности или океана [9–12]. Подобные работы на уровне местообитаний проводят чаще для изучения влияния отдельных, заданных исследователем факторов – пожаров, вырубки лесов, характеристик снежного покрова, высотной поясности и др. [13–16].

Методы и подходы, обычно используемые для анализа населения в целом [17], успешно применены для изучения неоднородности обилия одного вида [4] в рамках исследования распределения западносибирских мелких млекопитающих [18]. Эти подходы и специальное программное обеспечение позволяют закрепить в жестких рамках с помощью факторной классификации разделение местообитаний по сходству в обилии животных 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 факторами среды и природно-антропогенными режимами как неразделимыми сочетаниями факторов. Это сокращает список факторов по сравнению с напрямую проверяемыми на степень корреляции с распределением, позволяет выявить минимальный набор факторов, составляющих режимы, оценить их иерархию и минимизировать систему условий среды, аппроксимирующих распределение животных. Одинаковая степень формализации методов и подходов видовых исследований размещения мелких млекопитающих приводит к получению сравнимых результатов и в дальнейшем – к возможности их корректного обобщения.

Основная задача наших исследований состоит в сопоставлении биотопических предпочтений, обилия и численности по всем видам мелких млекопитающих и в составлении по ним общей классификации, отражающей сходство и различия в их распределении в целом по Западной Сибири. Такие исследования носят не экологический, а зоогеографический характер, поэтому сроки работ должны быть едиными, по крайней мере, в сезонном плане. Нами выбран период второй половины лета, когда чаще всего проводят учеты мелких млекопитающих. Желательность сбора многолетних данных несомненна, но не реальна по столь обширной территории, как Западная Сибирь, включая ее равнинную и горную части. Собранная и проанализированная информация может быть использована в природоохранных целях, в оценке территориальной изменчивости кормовых ресурсов хищных птиц и охотничье-промысловых пушных зверей, численность которых существенно зависит от уровня обилия мелких млекопитающих. Основное зоогеографическое значение исследования состоит в выявлении общих закономерностей распределения исследуемых видов и факторов среды, коррелирующих с пространственной неоднородностью их обилия. Поэтому предварительное разделение территории на местообитания, а также ключевые участки и время наблюдений должны быть едиными для всех видов мелких млекопитающих. Цель данной работы – анализ распределения сибирского лемминга в Западной Сибири и оценка влияния на неоднородность его обилия выявленных факторов среды с применением населенческих методов и подходов.

Материалы и методики исследования

В работе проанализированы результаты учетов мелких млекопитающих во второй половине лета в период с 1954 по 2016 г. в 3 479 биотопах Западно-Сибирской равнины, Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областей, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы. Сведения об обилии мелких млекопитающих взяты из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск, Россия) [19]. Всего в исследовании участвовали 80 специалистов, считая соавторов использованных публикаций. Их список опубликован ранее [4]. Учеты зверьков проведены с помощью давилок, ловчих канавок и заборчиков. Все показатели обилия даны в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.с.). Для этого число особей на 100 давилко-суток сначала приведено к их количеству на 1 км² (умножением на 400), а потом уменьшено в 145 раз (множитель перевода 1 км² на 100 ц.с.) [17]. Усредненные показатели рассчитаны без учета соотношения площадей местообитаний. Сибирского лемминга считали многочисленным в тех местообитаниях, где его обилие составляет 10 и более особей на 100 ц.с., обычным – от 1 до 9, редким – от 0,1 до 0,9, очень редким – менее 0,1 [20].

Для описания распределения сибирского лемминга, как и прочих мелких млекопитающих, материалы усреднены за все годы проведения учетов по группам выделов карты «Растительность Западной-Сибирской равнины» [21] раздельно по зонам, подзонам и подзональным полосам. В соответствии с геоботаническим районированием [22] тундровая зона разделена на две подзоны – арктических и субарктических тундр, из которых последняя, в свою очередь, поделена на три подзональные полосы: северные моховые, низкокустарниковые и южные кустарниковые субарктические тундры. Подзона северной тайги разделена на две подзональные полосы: 1 – редкостойных лиственничных и лиственнично-еловых лесов, 2 – северотаежных лиственнично-кедровых и сосновых лесов, т.е. северотаежных редкостойных лесов и типичной северной тайги.

Для горной части исследованной территории данные усреднены по выделам рукописной карты В.П. Седельникова «Экосистемы республики Алтай» раздельно по провинциям с уточнением по «Ландшафтной карте Алтае-Саянского экорегиона» [23]. Это в значительной степени выравнивает межгодовые колебания обилия исследуемого вида. 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 тексте названа лишь коренная формация, сказанное о ней относится и к большей части ее производных, кроме оговоренных.

Пространственно-типологическая организация биотопического распределения сибирского лемминга, как и прочих видов, выявлена с помощью

одного из методов кластерного анализа с использованием программы «Факторная классификация» [24]. В качестве меры сходства выбран коэффициент Жаккара для количественных признаков [25]. Алгоритм программы предусматривает агрегацию всех имеющихся проб в незаданное число групп, таким образом, чтобы учитываемая объединением часть дисперсии матрицы сходства стала максимальной. Для этого сначала из всех коэффициентов вычитают среднее по матрице значение. В результате показатели ниже этого порога становятся отрицательными. Далее строки с положительными в сумме значениями попарно объединяются и выбирается та пара строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре объединяют, а значения сходства усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжают, пока учитываемая его результатами дисперсия возрастает [24, 26]. При необходимости крупные классы с помощью той же программы могут быть дополнительно разделены на подклассы.

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 и однозначность классификации, приводя ее в соответствие с реальными представлениями о предмете исследования.

На основании полученной классификации местообитаний по степени их оптимальности для сибирского лемминга прослежено влияние факторов среды, определяющих межтиповую неоднородность благоприятности биотопов. Так, например, отнесение при кластерном анализе в разные таксоны классификации внепойменных болот и незаболоченных местообитаний выявляет влияние на распределение вида заболоченности, а разная степень благоприятности для вида лесов и тундр дает основание выделить как отдельные факторы тип растительности и облесенность. Оценка связи распределения сибирского лемминга с факторами среды и режимами как совокупностью неразделимых сочетаний факторов [17] проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи [27].

Применение метода факторной классификации в изучении распределения одного вида вызвало необходимость некоторой корректировки методики расчета. Например, нулевые значения обилия дают нулевые значения коэффициента сходства, т.е. абсолютное несходство даже биотопически близких смежных местообитаний. При этом кластерный анализ таких данных приводит к трудноинтерпретируемым результатам, где нулевые варианты обилия образуют значительное количество одиночных классов. В то же время два равных, но бесконечно малых числа, фактически мало отличающихся от нуля, сходны на 100%. Для устранения подобных искажений нулевые вари-

анты включены в ближайшие по условиям среды группы выделов с отличным от нуля обилием. Так, обилие сибирского лемминга усреднено в следующих группах местообитаний:

1) в низкокустарниковых и южных кустарниковых субарктических тундровых подзональных полосах: лугово-кустарниковые долины рек; кустарничково-лишайниково-моховые тундры; лишайниково-кустарничковые тундры; ерниково-ивняковые тундры;

2) вместе в ерниковых, ивняковых и ерnikово-ивняковых тундрах в предтундровых редколесьях;

3) в предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах: селитебные местообитания; лиственничные редколесья; лиственничные редкостойные леса; пойменные и долинные сообщества;

4) вместе в лесных участках в северотаежных редкостойных лесах;

5) на болотах севернее типичной северной тайги.

Нулевые значения для всех горных и равнинных, южнее северотаежных редкостойных лесов, вариантов, куда сибирский лемминг не проникает, заменены при классификации местообитаний на бесконечно малую величину обилия (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения – 0,002 особи/100 ц.с.). Это приводит к их объединению в один класс. Оценка информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по реальному обилию без такой замены.

Распространение входящих в типы и подтипы классификации местообитаний и показатели численности сибирского лемминга отражены на карте масштаба 1:30 000 000, выполненной в нормальной равнопромежуточной конической проекции Каврайского. Под численностью мы, вслед за В.Н. Беклемишевым [28], понимаем общее количество особей на той или иной территории, в том числе и полученное переводом показателей относительного обилия в абсолютное по принятым в факторной зоогеографии коэффициентам [17]. Обобщенная оценка численности сибирского лемминга, ее относительная ошибка и несимметричные доверительные интервалы рассчитаны при доверительной вероятности 0,9 по формулам Е.С. Равкина и Н.Г. Челнцева [29].

Результаты исследования и обсуждение

Распределение

На исследованной территории сибирский лемминг распространен от арктических тундр до северотаежных редкостойных лесов *Западно-Сибирской равнины* включительно. В целом по этим местообитаниям вместе он редок (0,3). Особи вида могут проникать и южнее, в типичную северную тайгу [30], но, вероятно, в столь небольших количествах, что их ни разу не встретили за годы учетов в этой подзональной полосе.

В арктических тундрах сибирский лемминг в среднем обычен (2). Больше всего его ловили в мохово-лишайниковых тундрах, приморских лугово-болотно-тундровых и долинных ивняково-луговых местообитаниях (по 3). В полтора раза меньше этого лемминга в лишайниково-, травяно- и кустарничково-моховых тундрах. На травяных и травяно-моховых болотах он редок (0,5).

В северных моховых субарктических тундрах сибирский лемминг в целом многочислен (30). В этой подзональной полосе его обилие наиболее велико в мохово-травяных тундрах (52), затем снижается к долинным лугово-ивняково-моховым сообществам (32) и далее – к кустарничково- и лишайниково-моховым тундрам (25). Как обычный вид этот лемминг отмечен в селитебных местообитаниях (1).

В низкокустарниковых субарктических тундрах сибирский лемминг в среднем обычен (1), предпочитая ерничково-ивняковые и ерничково-ольховниковые тундровые местообитания (по 2). Вдвое меньше его в селитебных и долинных лугово-кустарниковых местообитаниях, а также в лишайниковых низкокустарниковых тундрах. В кустарничково- и лишайниково-моховых тундрах и на болотах этот лемминг редок (0,9).

В южных кустарниковых субарктических тундрах сибирский лемминг в целом редок (0,4) и предпочитает лугово-кустарниковые долинные местообитания (0,8). На болотах, в лишайниковых редкокустарниковых, кустарничково-мохово-лишайниковых, ерничковых и ивняковых тундрах он не встречен.

Таким образом, в тундровой зоне сибирский лемминг распространен повсеместно в арктических и северных моховых субарктических тундрах, в отличие от южных субарктических, где в ряде местообитаний он не встречен. В целом по тундровой зоне лемминг предпочитает тундровые местообитания, а также ивняково-луговые, лугово-ивняково-моховые и лугово-кустарниковые сообщества долин рек. При сопоставлении по подзональным полосам его заметно больше в северных моховых субарктических тундрах.

В предтундровых редколесьях он в целом редок (0,2), предпочитая ерничковые тундры (0,6). Вдвое меньше сибирского лемминга здесь в селитебных местообитаниях, втрое – в лишайниковых редкокустарниковых тундрах и лиственничных редколесьях, вшестеро – в ерничково-ивняковых тундрах и лиственничных редкостойных лесах. В лугово-кустарничково-редколесных долинах притоков крупных рек этот лемминг крайне редок (0,08), а на болотах и в ивняковых тундрах – не встречен.

В северной тайге сибирский лемминг чрезвычайно редок в подзональной полосе редкостойных лесов (0,009). Здесь он редок на аапа-болотах (0,1) и очень редок в участках сосновых и лиственничных редкостойных лесов (0,07 и 0,02). В селитебных местообитаниях, лиственничных редколесьях, в темной тайге, на открытых болотах и в лугово-болотно-соровых сообществах пойм крупных рек этой подзональной полосы сибирский лемминг не встречен.

Таким образом, обилие сибирского лемминга на Западно-Сибирской равнине в среднем наиболее велико в подзональной полосе северных моховых субарктических тундр, к северу и к югу от которой оно уменьшается. Пространственная изменчивость показателей носит ромбовидный характер (рис. 1).

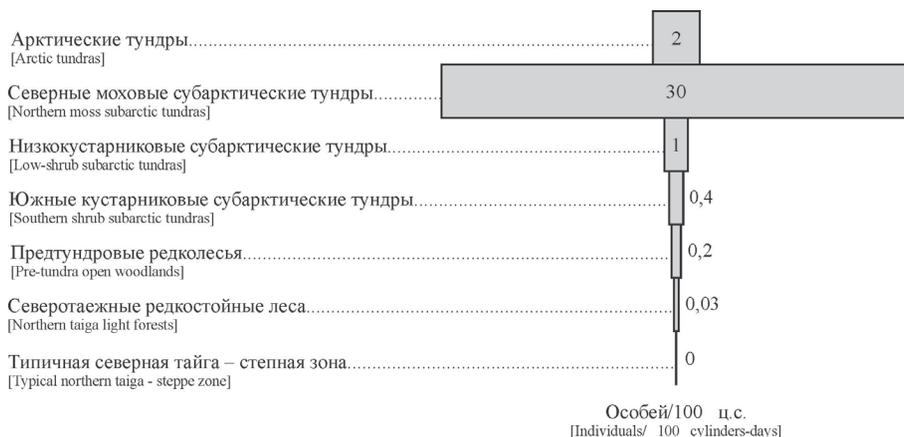


Рис. 1. Широтная изменчивость обилия *Lemmus sibiricus* на Западно-Сибирской равнине
[Fig. 1. Latitudinal variation of *Lemmus sibiricus* abundance within the West Siberian Plain]

Сибирский лемминг предпочитает тундровые местообитания и лугово-кустарниковые долинные сообщества северных субарктических тундр. В прочих субарктических подзональных полосах и в арктических тундрах этого лемминга тоже больше в тундровых биотопах, а также в долинных ивняково-луговых, лугово-ивняково-моховых и лугово-кустарниковых сообществах, с уменьшением площади которых к югу, в предтундровых редколесьях, он заселяет болота, редколесья и редкостойные леса и затем – болота и лесные местообитания в полосе северотаежных редкостойных лесов. В исследованных горных территориях не встречается.

Градиенты среды, выявленные по сходству в обилии

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов указанной карты, составлена классификация местообитаний сибирского лемминга по степени оптимальности условий среды (благоприятности) для этого вида. Одновременно такая классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по его обилию на рассматриваемой территории (рис. 2).

Наиболее предпочитаемы сибирским леммингом тундровые местообитания и лугово-ивняково-моховые сообщества долин рек в подзональной полосе северных моховых субарктических тундр.

Условия среды в местообитаниях:
[Environmental conditions in habitats]

1 – оптимальных

(тундровых и долинных лугово-ивняково-моховых в северных моховых субарктических тундрах; обилие 25-52 особей/ 100 цилиндро-суток ; в среднем - 36) [optimal (tundra and valley meadow-willow-moss habitats in the northern moss subarctic tundra; abundance, individuals per 100 cylinders-days; average value)]

2 – субоптимальных

(тундровых, приморских луговых и долинных ивняково-луговых в арктических тундрах; 1-4; 2) [suboptimal (tundra, coastal meadow and valley willow-meadow habitats in the arctic tundra)]

3 – субпессимальных

(болотных севернее типичной северной тайги, а также прочих от низкокустарниковых субарктических тундр до северотаежных редкостойных лесов, кроме pessимальных; 0,02-1; 0,4) [subpessimal (wetlands to the North of the typical northern taiga, as well as other habitats from the low-shrub subarctic tundras to the northern taiga light forests except the pessimal habitats)]

4 – pessимальных

(лесных в предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах; 0,03-0,05; 0,04) [pessimal (forests in the pre-tundra open woodlands and the northern taiga light forests)]

5 – экстремальных

(горных и равнинных южнее северотаежных редкостойных лесов; 0) [extreme (mountain and plain (to the South of the northern taiga light forests) habitats)]

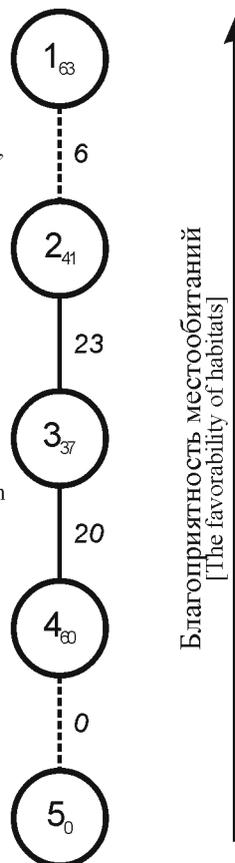


Рис. 2. Пространственно-типологические изменения благоприятности условий среды для *Lemmus sibiricus* по его обилию в Западной Сибири.

Граф построен при пороге значимости сходства 20%. Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри – номер таксона, а рядом, индексом – среднее сходство вошедших в него проб. Стрелой указано повышение благоприятности местообитаний для сибирского лемминга

[Fig. 2. Spatial-typological changes in the favorability of environmental conditions for *Lemmus sibiricus* according to its abundance in Western Siberia.

The graph is drawn at the threshold of similarity significance of 20%. The numbers near the links between the taxa, indicated by circles, mean the average similarity between them, inside - the taxon number, and next, the index - the average similarity of the samples included in it. An arrow indicates an increase in the favorability of habitats for Siberian brown lemming]

От нее обилие уменьшается к северу в арктических тундрах. Это может быть связано с отсутствием здесь характерных для Западносибирской подпровинции субарктических тундр [31] кочкарников со значительным участием арктических представителей семейства Осоковых. Эти растения составляют основу летнего рациона сибирского лемминга [32]. Увеличение к

югу от северных моховых субарктических тундр кустарниковой и древесной растительности, вероятно, определяет уменьшение благоприятности условий для этого лемминга вплоть до пессимальных лесных местообитаний предтундровых редколесий и северотаежных редкостойных лесов. Здесь лемминга меньше всего. На болотах севернее типичной северной тайги сибирский лемминг в целом редок (рис. 3, А). В Западной Сибири он населяет местообитания с включениями заболоченных участков в понижениях, но обширных болот и пойм крупных рек лемминг избегает. В горной части исследованной нами территории сибирский лемминг не встречен. При этом, его отмечали в горных тундрах Северного Урала [33].

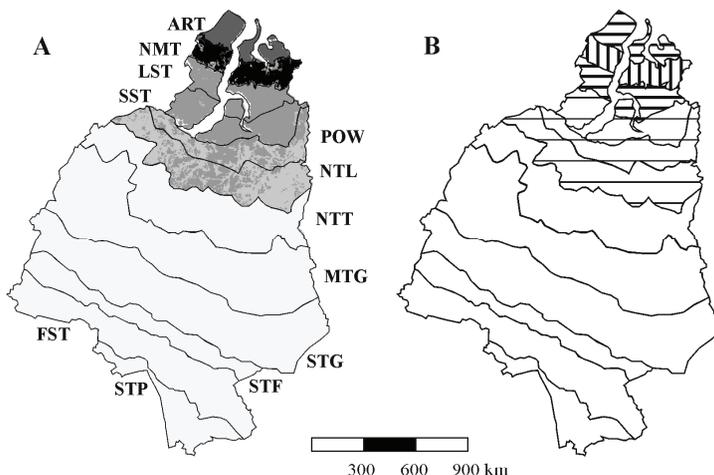
Организация распределения

Наибольшая связь с распределением сибирского лемминга по местообитаниям Западной Сибири равнины прослежена для пространственной изменчивости теплообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, высотной поясности и провинциальности в горах, а также зональности и подзональности на равнине как отдельного фактора (61% учтенной дисперсии каждый). Макрорельеф территории (равнина–горы) и тип растительности, рассматриваемые как обуславливающие распределение лемминга факторы среды, малоинформативны (табл. 1). Такие факторы, как облесенность, заболоченность, заливание в половодье и антропогенная застройка объясняют менее 1% учтенной дисперсии каждый.

Таблица 1 [Table 1]

Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия *Lemmus sibiricus* в Западной Сибири
[Estimation of strength and commonalities among environmental factors and abundance of *Lemmus sibiricus* in Western Siberia]

| Фактор, режим [Factor, regime] | Учтенная дисперсия [Accounted variance], % | |
|--|---|--|
| | индивидуально [individually] | нарастающим итогом [cumulative sum] |
| Теплообеспеченность [Heat availability] | 61 | 61 |
| Зональность и подзональность [Zoning and subzoning] | 61 | 61 |
| Макрорельеф (равнина–горы) [Macro relief (plain-mountains)] | 3 | 61 |
| Тип растительности [Vegetation type] | 2 | 61 |
| Облесенность [Forest cover degree] | 0,9 | 61 |
| Заливание в половодье [Pouring in the flood] | 0,3 | 61 |
| Застроенность [Development degree] | 0,2 | 61 |
| Заболоченность [Swampiness] | 0,03 | 61 |
| Режимы по классификациям (оптимальность условий среды в местообитаниях) [Classification modes (optimality of environmental conditions in habitats)] | 65 | 78 |

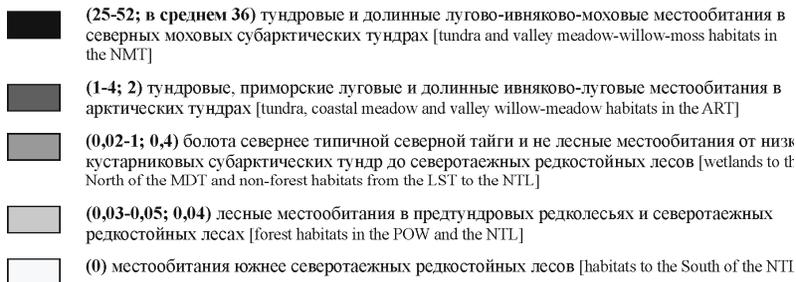


Обилие (А) и численность (В) сибирского лемминга на Западно-Сибирской равнине [Abundance (A) and number (B) of Siberian brown lemming on the West Siberian plain]

Условные обозначения [Legend]

ART – арктические тундры. Субарктические тундры: NMT – северные моховые, LST – низко-кустарниковые, SST – южные кустарниковые, POW – претундровые редколесья. Тайга: северная (NTL – редкостойные леса, NTT – типичная), MTG – средняя, STG – южная. STP – подтаежные леса. FST – лесостепь. STP – степная зона. [ART - Arctic tundras. Subarctic tundras: NMT - Northern moss, LST - Low-shrub, SST - Southern shrub, POW - Pretundra open woodlands. Taiga: Northern (NTL - light forests, NTT - typical), MTG - Middle, STG - Southern. STP - Subtaiga forests. FST - Forest steppe. STP - Steppe zone].

Обилие, особей на 100 ц.с. [Abundance, individuals per 100 cylinder-days]



Численность, млн. особей [Number, millions of individuals]

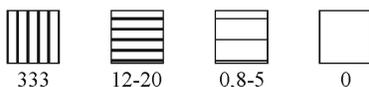


Рис. 3. Распределение и численность и *Lemmus sibiricus* на Западно-Сибирской равнине [Fig. 3. Distribution and number of *Lemmus sibiricus* within the West Siberian Plain]

Информативность наших представлений о влиянии теплообеспеченности при аппроксимации нарастающим итогом с учетом других факторов среды остается неизменной, поскольку они полностью скоррелированы с этим режимом. Классификационные режимы (представленные по оптимальности местообитаний) дают приращение в 17%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями дает 78% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0,88), что значи-

тельно больше, чем аналогичный показатель для красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) [4]. Чем шире вид распространен на исследованной территории, тем больше на неоднородность его обилия влияют частные локальные различия численности, которые сложнее нивелировать усреднением материалов по годам и группам выделов карт растительности.

Обобщенная оценка численности

В целом по Западной Сибири численность сибирского лемминга оценена в 374 млн особей, почти 90% ее сконцентрировано в северных субарктических тундрах равнины за счет высокой благоприятности местообитаний этой подзональной полосы. В арктических и низкокустарниковых субарктических тундрах его меньше на порядок, а в южных кустарниковых субарктических тундрах, предтундровых редколесьях и северотаежных редкостойных лесах – на два порядка. Южнее по равнине этого лемминга нет (рис. 3, В; табл. 2). Общий характер пространственной неоднородности в размещении сибирского лемминга определяет средняя оптимальность подзон и подзональных полос, их общая площадь и соотношение площадей местообитаний разной для сибирского лемминга благоприятности.

Таблица 2 [Table 2]

Численность *Lemmus sibiricus* по зонам, подзонам и подзональным полосам Западно-Сибирской равнины
 [Number of *Lemmus sibiricus* according to zones, subzones and subzonal belts of the West Siberian plain]

| Зона, подзона, подзональная полоса [Zone, subzone, subzonal belt] | Численность, млн особей [Number, million individuals] | Относительная ошибка [Relative error ($p = 0,1$), %] | Несимметричный доверительный интервал [Asymmetric confidence interval] | Доля численности [Percentage], % |
|---|--|--|---|-------------------------------------|
| Арктические тундры [Arctic tundras] | 20 | 21 | 15–27 | 5 |
| Северные моховые суб-арктические тундры [Northern moss sub-arctic tundras] | 333 | 34 | 213–521 | 89 |
| Низкокустарниковые субарктические тундры [Low-shrub subarctic tundras] | 12 | 23 | 9–16 | 3 |
| Южные кустарниковые субарктические тундры [Southern shrub subarctic tundras] | 5 | 90 | 2–12 | 2 |
| Субарктические тундры [Subarctic tundras] | 350 | 33 | 227–538 | 94 |

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

| Зона, подзона, подзональная полоса [Zone, subzone, subzonal belt] | Численность, млн особей [Number, million individuals] | Относительная ошибка [Relative error] ($p = 0,1$), % | Несимметричный доверительный интервал [Asymmetric confidence interval] | Доля численности [Percentage], % |
|--|--|--|---|-------------------------------------|
| Тундровая зона [Tundra zone] | 370 | 31 | 245–558 | 99 |
| Предтундровые редколесья [Pre-tundra open woodlands] | 3 | 31 | 2–5 | 0,8 |
| Северотаежные редкостойные леса [Northern taiga light forests] | 0,8 | 40 | 0,5–1 | 0,2 |
| Типичная северная тайга – подтаежные леса [Typical northern taiga – subtaiga forests] | 0 | – | – | – |
| Лесная зона [Forest zone] | 4 | 25 | 3–6 | 1 |
| Лесостепь и степная зона [Forest-steppe and steppe zones] | 0 | – | – | – |
| Всего [Total] | 374 | 31 | 249–563 | 100 |

Заключение

В Западной Сибири во второй половине лета сибирский лемминг встречен только на равнине севернее типичной северной тайги. Предпочитает он тундровые и долинные лугово-ивняково-моховые местообитания северных моховых субарктических тундр с включением заболоченных участков в понижениях. По результатам кластерного анализа выделено пять типов благоприятности условий среды в местообитаниях от оптимальных, где сибирский лемминг в среднем многочислен, до экстремальных с нулевым обилием. Характеристика условий среды, вероятно, связана с доступностью видов растений, составляющих основу рациона лемминга. С помощью классификации выявлены влияющие на распределение этого лемминга факторы среды, среди которых наиболее информативна теплообеспеченность, определяющая зональность и подзональность. Их влияние проявляется, видимо, через запасы арктических видов Осоковых, которые служат основой летнего рациона сибирского лемминга.

Литература

1. Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Ермаков Л.Н., Панов В.В., Буйдалина Ф.Р., Добротворский А.К., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Торопов К.В., Лукьянова И.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Фомин Б.Н., Стариков В.П., Шор Е.Л., Чернышова О.Н., Соловьев С.А., Чубыкина Н.Л., Ануфриев В.М., Бобков Ю.В., Ивлева Н.Г., Тертицкий Г.М. Особенности распределения мелких млекопитающих

- Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 1996. Т. 3, № 3–4. С. 307–317.
2. Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. The Puzzles of Population Cycles and Outbreaks of Small Mammals Solved? // *BioScience*. 2004. Vol. 54, № 12. PP. 1071–1079. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[1071:ТРОПСА]2.0.CO;2
 3. Жуков В.С., Дмитриев А.Е. Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц тундровой зоны Западно-Сибирской равнины в гнездовой период // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 2–1. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18531> (дата обращения: 28.01.2019).
 4. 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. № 1. С. 14–28. doi: 10.15372/SEJ20190102
 5. Волох А.М., Янушевская Ю. О сибирском лемминге (*Lemmus sibiricus*) – обитателе нетрансформированных ландшафтов на Гыданском полуострове // Фауна в антропогенному середовищі: Праці Теріологічної Школи. 2006. Вип. 8. С. 65–70.
 6. Данилов А.Н. Некоторые вопросы экологии леммингов на Южном Ямале // Фауна Урала и прилегающих территорий: сб. науч. тр. Свердловск : Изд-во УрГУ, 1984. С. 28–32.
 7. Соколова Н.А. Биотопическое распределение мелких мышевидных грызунов в районе р. Паютаяха // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 2004. № 3(29). С. 116–121.
 8. Willig M., Kaufman D., Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2003. Vol. 34. PP. 273–309. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032
 9. Simpson G. Species density of North American recent mammals // *Systematic Zoology*. 1964. Vol. 13, № 2. PP. 57–73. doi: 10.2307/2411825
 10. Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness // *The American Naturalist*. 1991. Vol. 137, № 1. PP. 27–49. URL: <http://www.jstor.org/stable/2462155> (accessed: 12.08.2013).
 11. Gaston K., Davies R., Orme C., Olson V., Thomas G., Tzung-Su D., Rasmussen P., Lennon J., Bennett P., Owens I., Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna // *Proceedings of the Royal Society*. 2007. Vol. 274. PP. 1567–1574. doi: 10.1098/rspb.2007.0236
 12. Zamora R., Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the Sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study // *Ardiola*. 2015. Vol. 62, № 1. PP. 3–18. doi: 10.13157/arla.62.1.2015.3
 13. Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П. Влияние промышленных рубок леса на фаунистические комплексы таежных экосистем (на примере мелких млекопитающих восточной Фенноскандии) // *Известия РАН. Сер. Биологическая*. 2016. № 4. С. 412–421. doi: 10.7868/S0002332916040044
 14. Васильева В.К., Охлопков И.М., Шадрин Е.Г. Влияние высотной поясности на состав и структуру сообществ мелких млекопитающих Верхоянской горной системы (северо-восточная Якутия) // *Вестник ИРГСХА*. 2017. № 82. С. 46–52.
 15. Domine F., Gauthier G., Vionnet V., Fauteux D., Dumont M., Barrere M. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic // *Arctic Science*. 2018. Vol. 4, № 4. PP. 813–826. doi: 10.1139/AS-2018-0008
 16. Cunillera-Montcusí D., Gascón S., Tornero I., Sala J., Àvila N., Quintana X.D., Boix D. Direct and indirect impacts of wildfire on faunal communities of Mediterranean temporary ponds // *Freshwater Biology*. 2019. Vol. 64, № 2. PP. 323–334. doi: 10.1111/fwb.13219
 17. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск : Наука. 2008. 205 с.
 18. Кислый А.А., Равкин Ю.С., Стариков В.П. Распределение мелких млекопитающих

- в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири // Актуальные вопросы биогеографии : материалы Междунар. конф. СПб. : СПбГУ, 2018. С. 186–188.
19. Банк данных: информация, правила для вкладчиков. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. URL: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm (дата обращения: 05.01.2012).
 20. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Ученые записки Московского областного пединститута. 1962. Т. 109, № 1. С. 3–182.
 21. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
 22. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1: 1 500 000. М. : ГУГК СССР, 1976.
 23. Ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона. М 1: 2 250 000. М. : ИГЕМ РАН – WWF Russia, 2001.
 24. Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. 1976. № 2. С. 24–36.
 25. Наумов Р.Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
 26. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л. : ЗИН РАН, 1980. С. 113–115.
 27. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. С. 253–269.
 28. Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном учете популяций эктопаразитов и нидиколов // Зоологический журнал. 1961. Т. 27, № 1. С. 5–21.
 29. Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц. М. : Изд-во ВНИИ «Природа», 1990. 33 с.
 30. Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Балахонов В.С., Павлинин В.В., Пасхальный С.П., Штро В.Г. Млекопитающие Полярного Урала. Екатеринбург : Изд-во УрГУ, 2007. 384 с.
 31. Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л. : Наука, 1976. 189 с.
 32. Кирющенко С.П., Кирющенко Т.В. Питание сибирских *Lemmus sibiricus* Kerr и копытных *Dicrostonyx torquatus* Pall. леммингов на острове Врангеля // Экология полевых и землероек на Северо-востоке Сибири. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 25–38.
 33. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. С. 1–640.

Поступила в редакцию 01.11.2018 г.; повторно 02.02.2019 г.;
принята 21.03.2019 г.; опубликована 27.06.2019 г.

Авторский коллектив:

Кислый Александр Александрович – аспирант, ст. лаборант лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9051-1458>

E-mail: alphaedelways@yandex.ru

Равкин Юрий Соломонович – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии, Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет (634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, 36); зав. лабораторией зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).
ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>

E-mail: zm.nsc@yandex.ru

Богомолова Ирина Николаевна – н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>

E-mail: i3335907@mail.ru

Стариков Владимир Павлович – д-р биол. наук, профессор кафедры биологии и биотехнологии, Институт естественных и технических наук, Сургутский государственный университет (Россия, 628412, г. Сургут, пр. Ленина, 1).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9577-8760>

E-mail: vp_starikov@mail.ru

Цыбулин Сергей Михайлович – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5063-1797>

E-mail: tcsm_tomsk@mail.ru

Жуков Виктор Семенович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8671-4896>

E-mail: vszhukov1955@mail.ru

For citation: Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Starikov VP, Tsybulin SM, Zhukov VS. Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;46:115-134. doi: 10.17223/19988591/46/6 In Russian, English Summary

**Alexander A. Kislyi¹, Yuri S. Ravkin^{1,2}, Irina N. Bogomolova¹,
Vladimir P. Starikov³, Sergei M. Tsybulin¹, Victor S. Zhukov¹**

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

² *Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation*

³ *Surgut State University, Surgut, Russian Federation*

Spatial variability of the Siberian brown lemming *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792) abundance in Western Siberia: Population approaches in distribution analysis

Analysis of small mammal distribution in Western Siberia is often carried out for a group of species as a whole or for one species in a relatively small area. In both cases, the research results are species essays with a brief description of the spatial heterogeneity of quantitative indicators to the placement of animals on the accepted level of data aggregation. The influence of environmental gradients on the distribution of species or groups is usually assessed by given natural and anthropogenic factors; their composition is not formalized and varies depending on the objectives of a particular study. All of the above makes it difficult to generalize the results of studies of the species distribution in different areas, as well as the comparison of data on the spatial variability of biotopic preferences and its causes for different species in the same territory.

The main tasks of our research were to compare biotopic preferences, abundance and number across all species of small mammals and to develop a general classification reflecting similarities and differences in their distribution across Western Siberia as a whole. The study is not ecological, but zoogeographic, so the terms should be uniform, at least in seasonal terms. The main zoogeographic meaning of the work is to identify the general patterns of

distribution of the studied species and environmental factors that correlate with the spatial heterogeneity of their abundance. Therefore, the preliminary division of the territory into habitats, as well as key sites and time of observations should be uniform. The collected and analyzed information can be used for environmental purposes, in assessing the territorial variability of prey resources for hunting birds and commercially sold fur-bearing mammals, the number of which depends significantly on the level of abundance of small mammals. The aim of this research was to analyze the distribution of Siberian brown lemming in Western Siberia and to assess the impact of the identified environmental factors on its abundance heterogeneity using population methods and approaches.

The methods and approaches implemented to study the animal population were successfully used to analyze the distribution of individual species of small mammals. It allows to secure within the limits of strict separation of habitats according to similarities in the abundance and avoid their subjective dividing into groups. The distribution of the Siberian brown lemming was analyzed by the results of small mammal surveys carried out in the second half of the summer from 1954 to 2016 in the plains and mountains of Western Siberia. The abundance indices for all years were averaged by groups of vegetation maps within the zones, subzones and subzonal belts of the plain and mountain provinces. The spatial-typological organization of the biotope distribution was revealed by means of factor classification, one of the methods of cluster analysis. As a measure of similarity, the Jaccard-Naumov coefficient for quantitative characteristics was chosen. To evaluate the relationship of habitat classification, we used the linear quality approximation of the coupling matrix. The total number of Siberian lemming was obtained by converting the relative abundance indicators into absolute ones taking into account the areas of natural zones, subzones and subzonal belts. The relative error and asymmetric confidence intervals of the generalized population estimate are calculated with a confidence probability of 0.9.

Siberian brown lemming within the West Siberian plain is widespread to the North of the typical Northern taiga (See Fig. 1). It was not encountered in the Altai and Kuznetsk-Salair mountain regions, although literary sources note its presence in the mountain tundra of the Northern Urals. In structured classification, five types of habitats are identified according to their degree of favorability for the Siberian brown lemming: optimal, suboptimal, subpessimal, pessimal and extreme (See Fig. 2). Most of its abundance is in the tundra and lowland meadow-willow-moss communities in the Northern moss tundra subzone belt (See Fig. 3A). Slightly less favorable are habitats of Arctic tundras. The next type includes swamps to the North of the Middle taiga and non-forest biotopes from low-shrub subarctic tundras to the Northern taiga light forests. The environmental conditions in pre-tundra open woodlands and the Northern taiga light forests are severe for the Siberian lemming. The last, extreme, type of favorability combines areas of the plain to the South of the Northern taiga light forests and mountain areas, where this lemming does not enter.

Using the cluster analysis, the list of environmental factors is revealed: heat availability (the mode of zoning and subzoning on the plain, altitudinal zonation and provinciality in the mountains), zoning and subzoning on the plain separately, macro relief of areas (plain-mountains), type of vegetation, forest cover degree, swampiness, pouring in the flood and human development degree. The greatest connection with the heterogeneity of the abundance of Siberian brown lemming is traced for heat availability and zoning and subzoning (See Table 1). The other factors are less significant, their local influence is undoubted, but small, in general, for the studied area. Multiple evaluation of the relationship with all identified environmental factors and their combinations gives 78% of the recorded variance (multiple correlation coefficient 0.88).

In total, the number of Siberian brown lemming in Western Siberia is estimated as 374 million individuals, almost 90% is concentrated in the Northern subarctic tundra

of the plain (See Fig. 3B, Table 2). The total number of species depends on the areas of habitats of different favorability by zones, subzones and subzonal belts. Spatial variability of relative abundance (individuals per 100 cylinder-days) and total number (million individuals) is diamond-shaped. These values are declining from the Northern moss subarctic tundras to the North, in Arctic tundras, and to the South from low-shrub subarctic tundras to the Northern taiga light forests.

The paper contains 3 Figures, 2 Tables and 33 References.

Key words: *Lemmus sibiricus*; zoogeography; environment; factors; correlation.

Funding: The research was supported by the Program of Fundamental Research of State Academies of Science for 2013-2020 AAAA-A16-116121410122-4 and partly by the “Tomsk State University Competitiveness Improvement Program”.

References

1. Ravkin YuS, Bogomolova IN, Erdakov LN, Panov VV, Buydalina FR, Dobrotvorskiy AK, Vartapetov LG, Yudkin VA, Toropov KV, Lukyanova IV, Pokrovskaya IV, Zhukov VS, Tsybulin SM, Fomin BN, Starikov VP, Shor EL, Chernyshova ON, Solovev SA, Chubykina NL, Anufriyev VM, Bobkov YV, Ivleva NG, Tertitskiy GM. Peculiarities of distribution of small mammals of West Siberian plain. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 1996;3(3-4):307-317. In Russian
2. Korpimäki E, Brown PR, Jacob J, Pech RP. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? *BioScience*. 2004;54(12):1071-1079. doi: [10.1641/0006-3568\(2004\)054\[1071:TPOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TPOPCA]2.0.CO;2)
3. Zhukov VS, Dmitriev AE. Spatial-typological structure and organization of birds communities of tundra zone of the West-Siberian plain in breeding season. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya = Modern Problems of Science and Education*. 2015;2-1. Available at: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=18531> (accessed 28.01.2019). In Russian
4. Kislyi AA, Ravkin YuS, Bogomolova IN, Tsybulin SM, Starikov VP, Panov VV, Yudkin VA, Vartapetov LG, Solovev SA. Distribution of northern red-backed vole *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) in Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019;12(1):10-22. doi: [10.1134/S1995425519010086](https://doi.org/10.1134/S1995425519010086)
5. Volokh AM, Janushevska J. About Siberian lemming (*Lemmus sibiricus*) as a habitant of non-transformed landscapes on Gydanskiy Peninsula. *Theriologia Ukrainica*. 2006;6:65-70. In Russian
6. Danilov AN. Nekotoryye voprosy ekologii lemmingov na Yuzhnom Yamale [Some questions of lemmings' ecology in Southern Yamal]. In: *Fauna Urala i prilozhashchikh territoriy: sbornik nauchnykh trudov* [Fauna of the Urals and adjacent territories: Proceedings]. Braude MI, editor. Sverdlovsk: UrSU Publ.; 1984. pp. 28-32. In Russian
7. Sokolova NA. Biotopicheskoye raspredeleniye melkikh myshevidnykh gryzunov v rayone r. Payutayakha [Biotopic distribution of small mouse-like rodents in the area of the Payutayakha river]. *Scientific Bulletin of the Yamalo-Nenets Autonomous district*. 2004;3(29):116-121. In Russian
8. Willig M, Kaufman D, Stevens R. Latitudinal gradients in biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2003;34:273-309. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032)
9. Simpson G. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*. 1964;13(2):57-73. doi: [10.2307/2411825](https://doi.org/10.2307/2411825)
10. Currie D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness. *The American Naturalist*. 1991;137(1):27-49. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2462155> (accessed 12.08.2013).
11. Gaston K, Davies R, Orme C, Olson V, Thomas G, Tzung-Su D, Rasmussen P, Lennon J, Bennett P, Owens I, Blackburn T. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society*. 2007;274:1567-1574. doi: [10.1098/rspb.2007.0236](https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0236)

12. Zamora R, Barea-Azcón J. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (Southern Spain): A 30-year case study. *Ardiola*. 2015;62(1):3-18. doi: [10.13157/arla.62.1.2015.3](https://doi.org/10.13157/arla.62.1.2015.3)
13. Ivanter EV, Kurkhinen YP. The effect of commercial cuttings on faunal associations in taiga ecosystems: a case study of small mammals in eastern Fennoscandia. *Biology Bulletin*. 2016;43(4):350-358. doi: [10.1134/S106235901604004X](https://doi.org/10.1134/S106235901604004X)
14. Vasilieva VK, Shadrina EG, Okhlopkov IM. Effect of altitudinal zonation on the composition and structure of small mammal communities of the Verkhoynsk mountains (north-eastern Yakutia). *Vestnik IRGSHA = IRGSHA Bulletin*. 2017;82:46-52. In Russian, English summary.
15. Domine F, Gauthier G, Vionnet V, Fauteux D, Dumont M, Barrere M. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic. *Arctic Science*. 2018;4(4):813-826. doi: [10.1139/AS-2018-0008](https://doi.org/10.1139/AS-2018-0008)
16. Cunillera-Montcusí D, Gascón S, Tornero I, Sala J, Àvila N, Quintana XD, Boix D. Direct and indirect impacts of wildfire on faunal communities of Mediterranean temporary ponds. *Freshwater Biology*. 2019;64(2):323-334. doi: [10.1111/fwb.13219](https://doi.org/10.1111/fwb.13219)
17. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya [Factor zoogeography]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
18. Kislyi AA, Ravkin YuS, Starikov VP. Small mammal distribution in plain and mountain landscapes of Western Siberia. In: *Current Issues of Biogeography*. Proc. of the International Conf. (St.-Petersburg, Russia, 9-12 October, 2018). Terekhina NV, Selikhovkin AV, Bakhmatova KA, Galanina OV, Egorov AA and Fat'yanova EV, editors. St.-Petersburg: SPbU Publ.; 2018. pp. 186-188. In Russian
19. *Bank dannyykh: informatsiya, pravila dlya vkladchikov. Sayt laboratorii zoologicheskogo monitoringa ISiEZH SO RAN* [Data Bank: Information, rules for depositors. Website of the laboratory of zoological monitoring, ISEA SB RAS]. Available at: http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm (accessed 05.01.2012).
20. Kuz'yakin AP. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of USSR]. *Uchenyye zapiski Moskovskogo oblasnogo pedinstituta*. 1962;109(1):3-182. In Russian
21. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-Sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1985. 251 p. In Russian
22. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskiy BA, Makhno VD. Rastitel'nost' Zapadno-Sibirskoy ravniny. Karta masshtaba 1: 1 500 000 [Vegetation of the West Siberian plain. Map scale 1: 1 500 000]. Moscow: GUGK USSR Publ.; 1976. In Russian
23. *Landshaftnaya karta Altaye-Sayanskogo ekoregiona* [Landscape map of the Altai-Sayan Ecoregion]. Map scale 1: 2 250 000. Moscow: IGEM RAS - WWF Russia Publ.; 2001. In Russian
24. Trofimov VA. Modeli i metody kachestvennogo faktornogo analiza matritsy svyazi [Models and methods of qualitative factor analysis of the communication matrix]. In: *Problemy analiza diskretnoy informatsii* [Problems of analyzing discreet information]. 1976;2:24-36. In Russian
25. Naumov RL. *Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya* [Birds in tick-borne encephalitis foci in Krasnoyarsk region. Cand. Sci. Dissertation, Biology]. Moscow: Moscow Region Pedagogical Institute named after NK Krupskaya; 1964. 149 p. In Russian
26. Trofimov VA, Ravkin YuS. Ekspress-metod otsenki svyazi prostranstvennoy neodnorodnosti zhivotnogo naseleniya i faktorov sredy [Express method for assessing the relationship between the spatial heterogeneity of animal population and environmental factors]. In: *Kolichestvennyye metody v ekologii zhivotnykh* [Quantitative methods in the ecology of animals]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 135-138. In Russian
27. Ravkin YuS, Kupershtokh VL, Trofimov VA. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits [Spatial organization of bird communities]. In: *Ptitsy lesnoy zony Priob'ya* [Birds of

- the forest zone of the Ob river region]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 253-269. In Russian
28. Beklemishev VN. Terminy i ponyatiya, neobkhodimyye pri kollichestvennom uchete populyatsiy ektoparazitov i nidikolov [Terms and concepts required for the quantitative accounting of populations of ectoparasites and nidicolous]. *Zoologicheskii zhurnal*. 1961;27(1):5-21. In Russian
 29. Ravkin ES, Chelintsev NG. Metodicheskiye rekomendatsii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptits [Methodical recommendations on complex route accounting of birds]. Moscow: RSI "Priroda" Publ.; 1990. 33 p. In Russian
 30. Berdyugin KI, Bolshakov VN, Balakhonov VS, Pavlinin VV, Paskhalnyy SP, Shtro VG. *Mlekopitayushchiye Polyarnogo Urala* [Mammals of the polar Urals]. Ekaterinburg: UrSU Publ.; 2007. 384 p. In Russian
 31. Aleksandrova VD. Geobotanicheskoye rayonirovaniye Arktiki i Antarktiki [Geobotanical zoning of the Arctic and Antarctic]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 189 p. In Russian
 32. Kiryushchenko SP, Kiryushchenko TV. Pitaniye sibirskikh *Lemmus sibiricus* Kerr i kopytnykh *Dicrostonyx torquatus* Pall. lemmingov na ostrove Vrangelya [Nutrition of Siberian brown (*Lemmus sibiricus* Kerr) and Arctic (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) lemmings on Wrangel island]. In: *Ekologiya polevok i zemleroyek na Severo-vostoke Sibiri* [Ecology of voles and shrews in the North-East of Siberia]. Krivosheyev VG, editor. Vladivostok: FESC AS USSR Publ.; 1979. pp. 25-38. In Russian
 33. Gromov IM, Gureyev AA, Novikov GA, Sokolov II, Strelkov PP, Chapskiy KK. *Mlekopitayushchiye fauny SSSR* [Mammals of the USSR]. Vol. 1. Moscow-Leningrad: AS USSR Publ.; 1963. pp. 1-640. In Russian

Received 01 November 2018; Revised 02 February 2019;

Accepted 21 March 2019; Published 27 June 2019

Author info:

Kislyi Alexander A, Postgraduate, Senior Assistant, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9051-1458>

E-mail: alphaedeliways@yandex.ru

Ravkin Yuri S, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation; Head of the Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9761-6455>

E-mail: zm.nsc@yandex.ru

Bogomolova Irina N, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-8806-701X>

E-mail: i3335907@mail.ru

Starikov Vladimir P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Biology and Biotechnology, Institute of Natural and Technical Sciences, Surgut State University, 1 Lenina Pr., Surgut 628412, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9577-8760>

E-mail: vp_starikov@mail.ru

Tsybulin Sergei M, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5063-1797>

E-mail: tcsm_tomsk@mail.ru

Zhukov Victor S, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-8671-4896>

E-mail: vszhukov1955@mail.ru