

Распределение красной полевки *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) в Западной Сибири

А. А. КИСЛЫЙ¹, Ю. С. РАВКИН^{1,2}, И. Н. БОГОМОЛОВА¹, С. М. ЦЫБУЛИН¹, В. П. СТАРИКОВ³,
В. В. ПАНОВ¹, В. А. ЮДКИН^{1,4}, Л. Г. ВАРТАПЕТОВ¹, С. А. СОЛОВЬЕВ⁵

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

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

³ *Сургутский государственный университет*
628412, Сургут, просп. Ленина, 1

⁴ *Новосибирский государственный университет*
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2

⁵ *Омский государственный университет им. Ф. М. Достоевского*
644077, Омск, просп. Мира, 55-А

Статья поступила 16.03.2018

После доработки 18.04.2018

Принята к печати 27.03.2018

АННОТАЦИЯ

По материалам, собранным во второй половине лета с 1954 по 2016 г. в равнинной и горной частях Западной Сибири, проанализировано биотопическое распределение красной полевки в зональном и провинциальном аспектах. Подтверждено отмеченное ранее предпочтение данным равнинных и горных лесов с участием темнохвойных пород в пределах лесной зоны, Северо-Восточного Алтая и Кузнецкого Алатау. На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия составлена классификация местообитаний красной полевки по степени оптимальности условий среды (благоприятности) для этого вида. Одновременно эта классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по обилию на рассматриваемой территории. Выделено пять типов условий: оптимальные, субоптимальные, субпессимальные, pessимальные и экстремальные, первый из которых разделен на два подтипа. Подтипы местообитаний отличаются обилием красной полевки в меньшей степени, чем типы. По классификации и структурному графу выявлена зависимость обилия от ряда факторов и их неразделимых сочетаний – режимов. В целом по Западной Сибири – это тепло- и влагообеспеченность, характеристика макрорельефа (равнина – горы), тип растительности, степень облесенности, состав лесообразующих пород, заливание в половодье, заболочен-

ность, распашка и застроенность. Наибольшая связь с распределением красной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности (зональности и подзональности на равнине и высотной поясности в горах). Проведенные исследования по распределению данного вида уточняют результаты работ предыдущих исследователей, и дают более дробную характеристику распределения по местообитаниям.

Ключевые слова: красная полевка, *Myodes rutilus*, Западная Сибирь, распределение, среда, кластерный анализ, факторы, оценка связи.

В монографиях, посвященных млекопитающим таежной зоны Западной Сибири [Лаптев, 1958] и Алтае-Саянской горной страны [Юдин и др., 1979; Виноградов, 2007], показано, что красная полевка широко распространена на указанной территории и предпочитает леса, особенно с участием темнохвойных пород, в первую очередь – кедровых. Кроме того, она встречается во всех местообитаниях, где имеются отдельные участки древесной или кустарниковой растительности, обычна по окраинам моховых болот, заходит в поля, луга и поселки. На равнине она встречена за пределами лесной зоны – как к северу, так и к югу. В Алтае-Саянской горной стране обилие данного грызуна наиболее велико в среднегорных лесах и снижается по мере увеличения и уменьшения абсолютных высот местности [Юдин и др., 1979; Лукьянова, 1980; Равкин и др., 1985; Виноградов, 2007]. На равнине максимальная заселенность местообитаний красной полевкой свойственна южной и средней тайге, уменьшаясь по направлениям к северу и югу от них. Прослежено также увеличение ее обилия в восточной части равнины [Равкин и др., 1996]. Отмечена компенсаторная смена предпочитаемых местообитаний в неблагоприятных условиях: в южных субарктических тундрах и лесотундре с суходолов на долины притоков и поймы крупных рек, а иногда и болота. При заметном уменьшении влагообеспеченности эта полевка переходит на облепленные болота. В среднем по Западно-Сибирской равнине, судя по относительным показателям обилия, красная полевка обычна.

В работах по изучению оптимальности лесных местообитаний внутри ареала красной полевки отмечена высокая степень благоприятности для нее темнохвойных лесов и их производных [Окулова, Хляп, 2016; Окулова и др., 2016]. При этом уровень данного показателя для Алтае-Саянской горной стра-

ны в целом выше, чем для Западно-Сибирской равнины. В упомянутых публикациях участки ареала разделены по обилию красной полевки на пять групп по степени оптимальности: супероптимальные, оптимальные, субоптимальные, субпессимальные, pessимальные и пограничные. Авторы считают, что по отношению к ареалу в целом Западная Сибирь представляет собой один из оптимумов. На этой территории, в условиях средней тепло- и влагообеспеченности – по сравнению с наиболее влажной по сумме осадков и теплой Восточной Европой, а также с более холодной и сухой Восточной Сибирью – красная полевка имеет в среднем более высокое обилие.

В ходе проведенных нами работ методы и подходы, обычно используемые для анализа населения всех составляющих его видов [Равкин, Ливанов, 2008], применены для изучения распределения одного из них. Эти подходы и специальное программное обеспечение позволяют закрепить в жестких рамках с помощью факторной классификации разделение местообитаний по сходству в обилии животных и уменьшить субъективизм деления их на группы, использовать экспертные качественные оценки неоднородности среды, однозначно выявлять и оценивать различия природно-антропогенных режимов. Это сокращает список факторов по сравнению с набором напрямую проверяемых на степень корреляции с распределением, позволяет выявить минимальный набор факторов, составляющих режимы, оценить их иерархию и минимизировать систему условий среды, аппроксимирующую распределение.

Значительный объем многолетней информации по обилию красной полевки в Западной Сибири позволил подробно описать распределение этого вида, выявить и оценить факторы среды, определяющие его обилие на биотопическом уровне, что составило цель исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

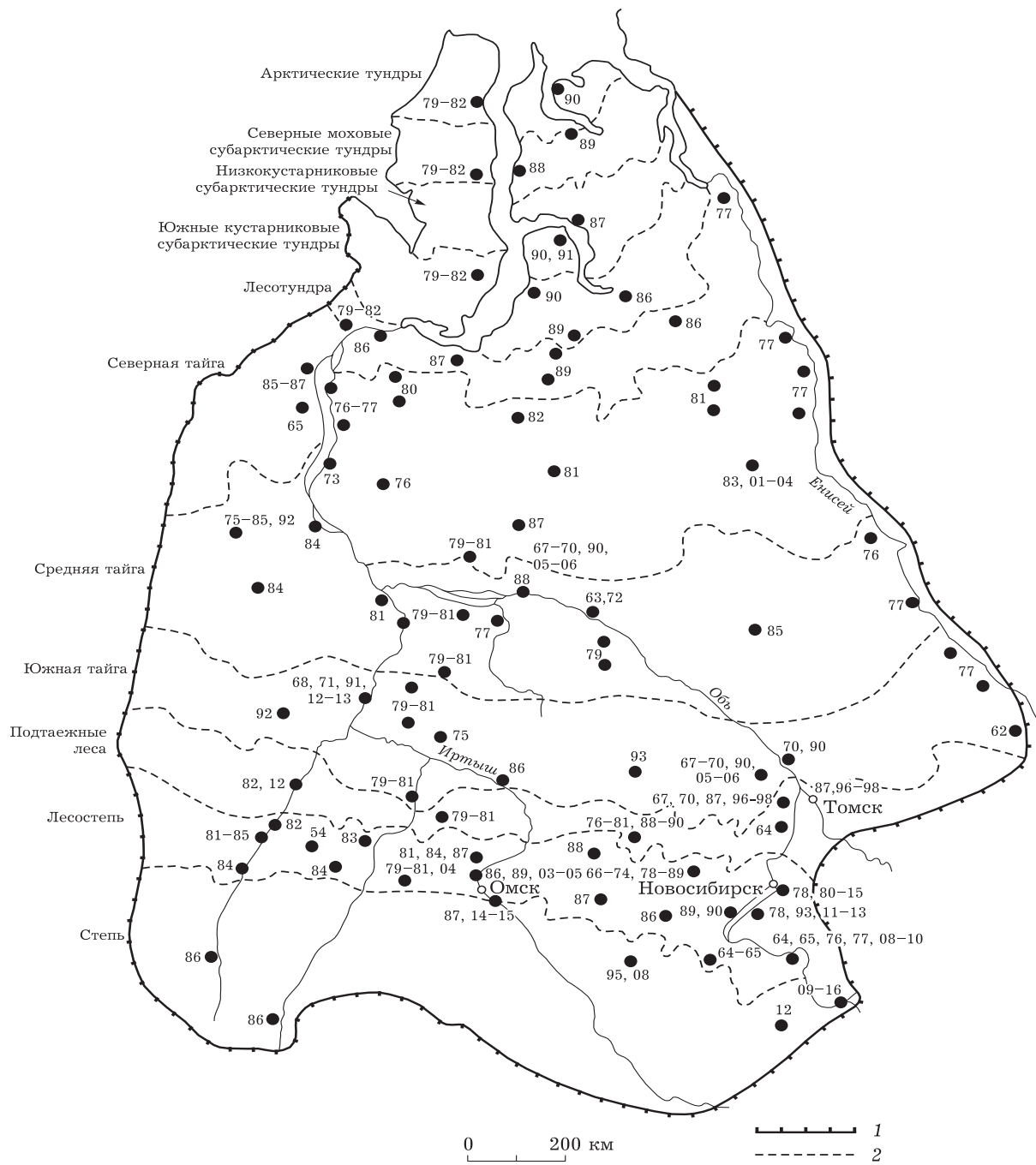
В работе использовали сведения из литературных источников [Равкин, Лукьянова, 1976; Глотов и др., 1978; Юдин и др., 1979; Лукьянова, 1980; Вартапетов, 1982; Равкин и др., 1985, 1996, 2006; Вознийчук и др., 2006; Виноградов, 2007] и неопубликованные материалы вкладчиков банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, собранные, как правило, с 16 июля по 31 августа в 1954–2016 гг. В общей сложности проанализированы результаты учета мелких млекопитающих в 3479 биотопах, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы. Помимо авторов настоящей статьи и ряда использованных публикаций в сборе материала участвовали: Е. Н. Бочкарева, Е. А. Горбунова, Н. Г. Дмитриева, В. Г. Козин, А. Н. Конунова, А. В. Макаров, А. А. Одинцева и С. В. Пучковский. Кроме того, при подготовке настоящей статьи в анализ включены незначительные по объему данные, заимствованные из частных публикаций. Библиография по ним не приведена в целях сокращения объема статьи. Всего в исследовании участвовали 80 специалистов, считая с авторами использованных публикаций. Учеты зверьков проводили с помощью давилок, ловчих канавок и заборчиков. Все показатели обилия представлены 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 со 100 ц.с. на 1 км²) [Равкин, Ливанов, 2008]. Усредненные показатели рассчитаны без учета соотношения площадей местообитаний. Места сбора материала по Западно-Сибирской равнине (в пределах Российской Федерации и Республики Казахстан) показаны на рис. 1, а по горам – на рис. 2.

Для описания распределения красной полевки использовали материалы, усредненные за все годы проведения учетов по группам выделов карты растительности Западно-Сибирской равнины [Ильина и др., 1985] отдельно по зонам и подзонам, что в значительной степени позволило выровнять влияние межгодовых колебаний обилия исследу-

емого вида. Подзону субарктических тундр при расчете разделяли на три подзональные полосы в соответствии с геоботаническим районированием [Ильина и др., 1976]. Для горной части исследованной территории данные усредняли по выделам рукописной карты В. П. Седельникова с соавт. “Экосистемы республики Алтай” отдельно по провинциям с уточнением по “Ландшафтной карте Алтае-Саянского экорегиона” [2001]. В указанные в тексте группы выделов входят коренные формации и их производные за исключением мелколиственных лесов, а также полностью или частично распаханых участков. Таким образом, коренные и производные мелколиственные леса рассмотрены как единое местообитание, так же как поля – чистые и в сочетании с перелесками. Поэтому, если в тексте названа только коренная формация, сказанное о ней относится и к большей части ее производных, кроме оговоренных.

Красную полевку считали многочисленной в местообитаниях, где ее обилие составляет 10 и более особей на 100 ц.с., обычной – от 1 до 9, редкой – от 0,1 до 0,9, очень редкой – менее 0,1 [Кузякин, 1962]. В случаях, когда рядом с конкретным значением не приведена единица пересчета, она соответствует 100 ц.с.

Пространственно-типологическую организацию распределения красной полевки выявляли с помощью одного из методов кластерного анализа [Трофимов, 1976]. В качестве меры сходства выбрали коэффициент Жаккара [Jaccard, 1902] для количественных признаков [Наумов, 1964]. Кластерный анализ проводили с помощью программы “Факторная классификация”, предусматривающей агрегацию всех имеющихся проб в незаданное число групп таким образом, чтобы учитываемая объединением часть дисперсии матрицы сходства оказалась 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 по ней усред-



Кислый_1

Рис. 1. Места и годы учетов мелких млекопитающих на Западно-Сибирской равнине.
61-99, 01-16 – соответственно 1961-1999, 2001-2016 гг. учетов. Границы: 1 – равнины, 2 – зон и подзон

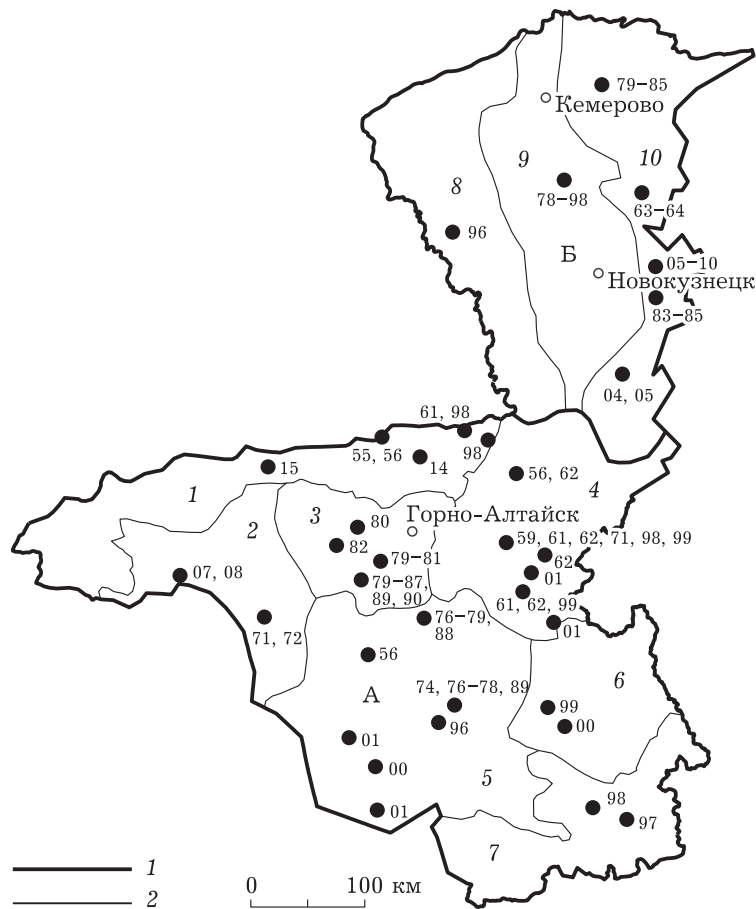


Рис. 2. Места и годы учетов мелких млекопитающих в горах юга Западной Сибири.

54–99, 01–15 – соответственно 1954–1999, 2001–2015 гг. учетов. Границы: 1 – горных областей, 2 – горных провинций. Алтайская горная область (А), провинции: 1 – Северо-Предалтайская, 2 – Северо-Западная, 3 – Северная, 4 – Северо-Восточная, 5 – Центральная, 6 – Восточная, 7 – Юго-Восточная. Кузнецко-Салаирская горная область (Б), провинции: 8 – Салаирский кряж, 9 – Кузнецкая котловина, 10 – Кузнецкий Алатау и Горная Шория

няют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжается, пока учитываемая его результатами дисперсия возрастает [Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980]. При необходимости крупные классы с помощью той же программы могут быть дополнительно разделены на подклассы.

Оценку связи с факторами среды и режимами как совокупностью неразделимых сочетаний факторов [Равкин, Ливанов, 2008] проводили с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи [Равкин и др., 1978]. Для снятия дисперсии из коэффициентов сходства проб, вошедших в одну градацию фактора или класса, вычитали среднее внутриклассовое значение сход-

ства, а к межклассовым связям прибавляли среднее по ним значение. Это приводило к уменьшению различий в коэффициентах матрицы сходства и, соответственно, ее дисперсии. Доля ее уменьшения принята в качестве учтенной части дисперсии. Объясненной ее можно считать, если анализируемый класс соответствует градациям того или иного фактора, например, высокой, средней или низкой облесенности. Оценка множественной аппроксимации в этом случае рассчитана как общее уменьшение дисперсии всеми факторами и режимами вместе взятыми. Коэффициент множественной корреляции равен корню квадратному из этого значения, представленному в долях единицы. Статистическую обработку материала

проводили с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Равкин, Ефимов, 2009].

Применение метода факторной классификации в изучении распределения одного вида вызвало необходимость некоторой корректировки методики расчета. Например, нулевые значения обилия красной полевки дают нулевые значения коэффициента сходства, указывающие на абсолютное несходство даже биотопически близких смежных местообитаний. При этом кластерный анализ таких данных приводит к трудно интерпретируемым результатам, где нулевые варианты обилия образуют значительное количество одиночных классов. В то же время, два равных, но бесконечно малых числа, фактически мало отличающиеся по предметным соотношениям от нуля, сходны на 100 %. Для устранения подобных искажений нулевые варианты включены в ближайшие по условиям среды группы выделов с отличным от нуля обилием. Так, в субарктических тундрах, где красная полевка встречается только в отдельных местообитаниях, ее обилие (кроме долинных сообществ) усреднено отдельно по полосам: северным моховым, низкокустарниковым и южным кустарниковым тундрам. Усреднены также показатели учетов на предтундровых и северотаежных болотах и в лесостепи и степи на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами. По всем алтайским провинциям усреднено обилие по группам местообитаний: 1 – болот; 2 – открытых полей и полей-перелесков; 3 – мохово-лишайниковых и каменистых тундр; 4 – селитебных местообитаний Центрального и Восточного Алтая. Нулевые значения показателя для всех местообитаний подзоны арктических тундр, куда красная полевка не проникает, заменены при расчетах на бесконечно малую величину обилия (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения – 0,004 особи/100 ц.с.). Это приводит к объединению таких проб в один класс, так же как в случае, если даже сильно различающиеся показатели обилия имеют в ряду плавный переход. Оценка информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по обилию без такой замены.

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 [Равкин, Ливанов, 2008].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение

Западно-Сибирская равнина. На Западно-Сибирской равнине красная полевка в пределах ареала в среднем обычна (5¹) и встречается во всех зонах и подзонах, за исключением подзоны арктических тундр.

В северных моховых субарктических тундрах она в среднем редка (0,2) и предпочитает лугово-ивняково-моховые сообщества долин притоков крупных рек (0,6). Втрое меньше ее в кустарниково- и лишайниково-моховых тундрах.

В низкокустарниковых субарктических тундрах красной полевки в 4,5 раза больше (в среднем 0,9), хотя она по-прежнему распространена не повсеместно. Здесь она обычна в лугово-кустарниковых долинах притоков крупных рек (4), редка – в лишайниково-низкокустарниковых (0,4) и очень редка – в ерничково-ивняковых (0,05) тундрах. В остальных местообитаниях вид не встречается.

В южных кустарниковых субарктических тундрах красная полевка в среднем обычна (3) и также предпочитает лугово-кустарниковые долины рек (6). Редка она в ерничковых тундрах (0,2).

Таким образом, в тундровой зоне грызун не встречается в арктических тундрах, а в субарктических – распространен не повсеместно, предпочитая лугово-кустарниковые сообщества долин притоков крупных рек.

¹ Здесь и далее в скобках приведены показатели обилия в числе особей/100 ц.с.

В предтундровых редколесьях красная полевка в среднем обычна (2) и предпочитает лиственничные редколесья (4). Несколько меньше ее в редкостойных лиственничных лесах, лугово-кустарниково-лесных долинах притоков крупных рек, на участках нефтегазовых промыслов, а также в селитебных местообитаниях² (1–3). Редка она в тундровых биотопах (0,3–0,6).

В северной тайге красная полевка в среднем обычна (7), предпочтение отдает соснякам и редкостойным лиственничным лесам, где многочисленна (12 и 11). Несколько меньше ее в лиственничных и темнохвойных лесах нормальной полноты и на плоскобугристых болотах (8 и по 7). Кроме того, эта полевка обычна на крупнобугристых и аапа болотах, в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах поймы р. Обь, участках нефтегазовых промыслов и в селитебных местообитаниях (1–4). Изредка ловили ее в лиственничных редколесьях и болотно-озерных комплексах (0,8 и 0,1). На открытых низинных болотах она не встречена.

В средней тайге красная полевка в целом обычна (5). Больше всего ее в темнохвойной тайге (12) и несколько меньше – в мелколиственных лесах (9). Значительно реже встречали эту полевку на болотах, в сосновых лесах, лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах поймы р. Обь, лугово-кустарниково-лесных долинах притоков р. Обь, полях-перелесках и селитебных местообитаниях (1–4). Редка она на участках нефтегазовых промыслов (0,8).

В южной тайге красной полевки в 1,5 раза больше, чем в средней тайге. Здесь она тоже в среднем обычна (9), предпочитая темнохвойную тайгу (16). В 1,5 раза меньше ее в полях-перелесках, сосновых и мелколиственных лесах (по 11). Обычна она на болотах, в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек, открытых полях и селитебных местообитаниях (1–4).

В подтаежных лесах красной полевки меньше, чем в южной тайге, но и здесь она в среднем обычна (3). В участках темнохвойных лесов эта полевка многочисленна (19), в

2,5 раза ее меньше в мелколиственных лесах и вчетверо – в сосняках и селитебных местообитаниях. Кроме того, она встречается на верховых и переходных болотах, открытых полях и в полях-перелесках (1–2), редка – на низинных болотах, в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм и долин притоков крупных рек (0,4–0,6).

Итак, в лесной зоне красная полевка в среднем обычна, встречается почти повсеместно, предпочитая лесные, особенно темнохвойно-таежные, местообитания.

В лесостепи красная полевка в среднем столь же обычна, как в подтаежных лесах (3). Больше всего ее здесь в мелколиственных лесах, полях-перелесках, болотно-лугово-лесных сообществах долин малых рек и на облесенных переходных болотах (по 4). Кроме того, она обычна в сосновых лесах, на низинных болотах, в том числе и травяных в сочетании с галофитными лугами, а также на открытых полях (1–3). Изредка ее ловили на сплавинах озер, в селитебных местообитаниях и луговых степях (0,3–0,6). На участках настоящих степей она не встречена.

В степной зоне красной полевки вдвое меньше, чем в лесостепи, хотя она и здесь в среднем обычна (2), предпочитая поля-перелески (6). Вдвое меньше ее на открытых полях и в мелколиственных лесах, вшестеро – в сосняках и селитебных местообитаниях. Редка она в степях (0,4). В болотно-лугово-лесных долинах рек, на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами и озерных сплавинах эта полевка не встречена.

На Западно-Сибирской равнине среднее обилие красной полевки выше всего в южной тайге, к северу и к югу от которой оно уменьшается с ослаблением тепло- и влагообеспеченности соответственно, за исключением всплеска численности в северной тайге. Такое отклонение от общего тренда, характерное также для птиц, вызвано, видимо, разреженностью древостоев подзоны и, соответственно, лучшей прогреваемостью приземного яруса, в сравнении со средней тайгой [Равкин, 1978]. В целом по равнине красная полевка предпочитает темнохвойные леса лесной зоны. В прочих природных зонах равнины она отдает предпочтение местообитаниям, контрастно отличающимся от типич-

² В селитебные местообитания включены поселки и участки малоэтажной застройки окраин городов. Учеты здесь проведены только вне строений.

ных для конкретной зоны или подзоны сообществ по тепло- и влагообеспеченности: долинные местообитания в субарктических тундрах, переходные болота в лесостепи и поля-перелески в степной зоне.

Алтайская горная область. В среднем по Алтайской горной области красная полевка обычна причем ее несколько больше, чем на равнине (6 и 5 соответственно).

В Северо-Предалтайской провинции эта полевка в среднем тоже обычна (4). Здесь она многочисленна в полях-перелесках (10). Несколько меньше ее в черневой тайге (9) и особенно в мелколиственных лесах, луговых степях и селитебных местообитаниях (1-4). Редка красная полевка в сосняках (0,5).

На Северо-Западном Алтае красной полевки вдвое меньше. Здесь она предпочитает сосновые леса (7). Реже ее ловили в темнохвойных и мелколиственных лесах, а также в луговых и ерниковых тундрах (1-3). Редка эта полевка в подгольцовых редколесьях и селитебных местообитаниях (0,4 и 0,9).

На Северном Алтае в среднем по провинции красная полевка тоже обычна (4). Многочисленна она в темнохвойных и сосновых лесах (по 11), а также в темнохвойных подгольцовых редколесьях (10), обычна в лиственных и мелколиственных лесах (8 и 7), и в меньшей степени в лесо-луговых сообществах долин рек и луговых степях (3 и 2). Изредка ее ловили в лесных лугах, полях, полях-перелесках и селитебных местообитаниях (0,2-0,4).

На Северо-Восточном Алтае красная полевка в среднем многочисленна (17). Больше всего ее в подгольцовых редколесьях и черневой тайге (33 и 31). Кроме того, она массово обнаружена в темнохвойных, лиственных, сосновых и мелколиственных лесах (10-23). Обычна - на болотах, в луговых и ерниковых тундрах (4-5), редка - в полях-перелесках и селитебных местообитаниях (по 0,5).

В Центрально-Алтайской провинции красная полевка в среднем обычна (3), предпочитая черневую тайгу (14). Здесь она часто встречается в темнохвойных лесах (8), в полтора раза ее меньше в лесо-луговых сообществах долин рек, вдвое - в тундростепях. Кроме того, эта полевка обычна в листвен-

ничных и мелколиственных лесах, подгольцовых редколесьях, субальпийских и альпийских лугах, луговых и ерниковых тундрах (1-3). Изредка ее отмечали в луговых и настоящих степях, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (0,3-0,8).

На Восточном Алтае красная полевка в среднем обычна (2), предпочитая болотные местообитания (10). Несколько меньше ее в луговых и ерниковых тундрах (7). Кроме того, эта полевка постоянно встречается в лиственных лесах, лесо-луговых сообществах долин рек и полях-перелесках (2-4), редка - в настоящих и опустыненных степях, полях и селитебных местообитаниях (0,2-0,7).

В Юго-Восточной провинции Алтая красная полевка в среднем тоже обычна (2). Больше всего ее в лиственных лесах (8), в 1,5 раза меньше - в субальпийских и альпийских лугах (6), вчетверо - на болотах, в мелколиственных лесах, настоящих степях, луговых и ерниковых тундрах (по 2), и в восемь раз меньше в тундростепях (1). Редка эта полевка в селитебных местообитаниях и на открытых полях (0,4 и 0,5).

Кузнецко-Салаирская горная область. В целом по Кузнецко-Салаирской горной области красная полевка обычна (6).

В Салаирской провинции она в среднем тоже обычна (4), предпочитая черневую тайгу (8). Меньше ее в мелколиственных лесах, селитебных местообитаниях и полях-перелесках (7, 4 и 2). Редка она в сосняках (0,5).

В Кузнецком Алатау красная полевка в среднем многочисленна (10). Больше всего ее в черневой тайге (19). Несколько реже ее ловили в темнохвойных, лиственных и мелколиственных лесах (10-13). Кроме того, эта полевка обычна в луговых степях (9), лесных лугах и полях-перелесках (по 8), лесо-луговых сообществах долин рек (6), субальпийских и альпийских лугах (4). Меньше ее в карьерах и зарастающих отвалах, луговых и ерниковых тундрах и подгольцовых редколесьях (по 2). Изредка этого грызуна встречали на болотах и в тундрах - мохово-лишайниковых, в сочетании с каменистыми (0,9 и 0,3).

В Кузнецкой котловине красная полевка в среднем обычна (2), предпочитая мелколи-

ственные леса (3). В 1,5 раза реже ее ловили в черневой тайге и луговых степях (по 2), втрое реже – в полях-перелесках (1). Редка эта полевка в лесных лугах, лесо-луговых сообществах долин рек и настоящих степях (по 0,8 и 0,3).

В горной части исследованной территории красная полевка предпочитает более облесенные низкогорно-среднегорные провинции – Северо-Восточный Алтай и Кузнецкий Ала-тау, где ее в среднем больше в черневой тайге.

Таким образом, красная полевка в целом по Западно-Сибирской равнине, а также в Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областях отдает предпочтение лесам, особенно с участием темнохвойных пород. Эти биотопы, судя по обилию, оптимальны для нее. В кедровых и смешанных темнохвойных лесах на равнине обилие красной полевки соответствует в среднем 37 и 15 особям/100 ц.с. (по пересчитанным на 100 ц.с. данным Н. С. Москвитиной и Н. Г. Сучковой [2015] 32 и 22 соответственно). В горных смешанных лесах количество ее уменьшается с сокращением доли кедра в древостое, хотя для среднегорных кедровников показатель обилия красной полевки равен 19 особям/100 ц.с. Здесь ее меньше, чем в смешанных лесах с участием кедра, за исключением долинных березово-еловых переувлажненных лесов. Видимо, это связано с тем, что урожай кедра бывает обычно раз в 3–5 лет [Переясловец, Стариков, 2015], а при неурожае кормность этих местообитаний, даже с учетом почвенного запаса семян, ниже, чем в смешанных темнохвойных лесах.

Градиенты среды, выявленные по сходству в обилии

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов указанных карт, составлена классификация местообитаний красной полевки по степени оптимальности условий среды (благоприятности) для этого вида. Одновременно такая классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по обилию красной полевки на рассматриваемой терри-

тории. На основании классификации местообитаний по их благоприятности для красной полевки построен граф, отражающий распределение этого вида (рис. 3). Вертикальное изменение соответствует отличиям в оптимальности местообитаний по типам, горизонтальное – по подтипам.

Судя по приведенным описаниям, наиболее предпочитаемы красной полевкой леса, особенно с участием темнохвойных пород. Обилие ее обычно уменьшается в нелесных местообитаниях. Существенно меньше этого вида в равнинных степных и тундровых биотопах, причем в арктических тундрах эта полевка не встречена.

В иерархической классификации прослежена корреляция изменений обилия красной полевки в целом по Западной Сибири с тепло- и влагообеспеченностью, характеристикой макрорельефа (равнина – горы), типом растительности, степенью облесенности, составом лесообразующих пород, заливанием в половодье, заболоченностью, распашкой и застроенностью, а также с зонально-подзональными отличиями на равнине, провинциальными и высотно-поясными – в горах.

Организация распределения

Наибольшая связь с распределением красной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, а также высотной поясности в горах (10 % дисперсии; см. таблицу). Зональность и подзональность (как отдельный фактор) столь же информативны. Каждый из таких факторов, как облесенность, тип растительности и состав лесообразующих пород, а также провинциальность и высотная поясность в горах, учитывают в целом по Западной Сибири от 1 до 5 % дисперсии. Оценки влияния заливания в половодье, заболоченности, распашки, застроенности и макрорельефа в целом по всей совокупности биотопов составляют для каждого фактора менее 1 % дисперсии. Их локальное влияние несомненно, но за счет низкой представленности этих место-

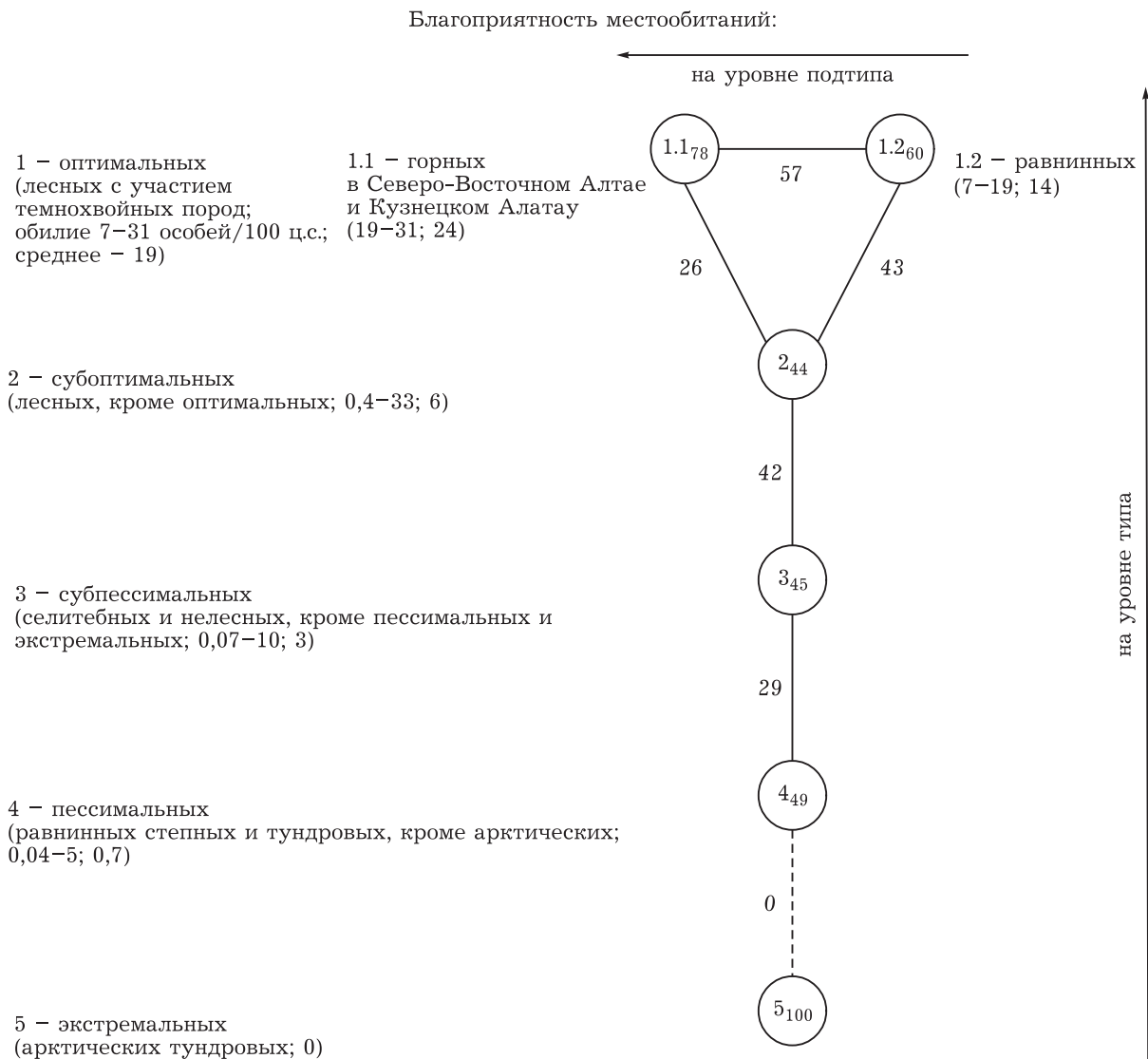


Рис. 3. Пространственно-типологические изменения благоприятности условий среды для красной полевки по ее обилию в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири на уровне подтипа местообитаний (порог значимости сходства – 26 %). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками – среднее сходство между ними, внутри – номер таксона, индексом – среднее сходство вошедших в него проб. Стрелками показано увеличение благоприятности местообитаний для красной полевки

обитаний по Западной Сибири в целом невелико.

Приращение учтенной дисперсии при аппроксимации нарастающим итогом добавляет к информативности представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет остальных факторов среды от 1 до 4 % учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по оптимальности местообитаний) учитывают 21 % дисперсии матрицы сход-

ства и дают приращение в 6 %. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) равна 27 % учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0,52). Такая невысокая степень объяснения связана с неполной нивелировкой межгодовых колебаний обилия красной полевки при описании ее распределения.

**Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия красной полевки
в Западной Сибири**

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность*	10	10
Подзональность и зональность на равнине	10	11
Облесенность	5	15
Тип растительности	3	17
Состав лесообразующих пород	3	18
Провинциальность в горах*	2	20
Высотная поясность	1	20
Заливание в половодье	0,7	20
Заболоченность	0,4	21
Распашка	0,2	21
Застроенность	0,2	21
Макрорельеф (равнина – горы)	0,05	21
Режимы по классификациям (оптимальность условий среды в местообитаниях)	21	27

*По средним значениям гидротермического коэффициента Г. Т. Селянинова [1937] по карте средней среднесуточной температуры воздуха и осадков [Афонин, Липицкий, Цепелев, 2006].

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования по выявлению пространственно-типологической изменчивости животного населения обычно проводят по отдельным параметрам биоразнообразия. Как правило, используют данные по видовому богатству групп растений или животных по квадратам земной поверхности или океана [Simpson, 1964; Currie, 1991; Gaston et al., 2007; Zamora, Varea-Azcon, 2015]. Такие данные позволяют проводить анализ только по двум трендам – широтному и долготному. Выявленные направления в неоднородности обычно объясняют изменением тепло- и влагообеспеченности (как в целом, так и по совокупности более конкретных климатических переменных) в среднем и мелком масштабе. Зависимость распределения отдельных видов мелких млекопитающих и неоднородности их населения в целом от широтной и высотной изменчивости тепло- и влагообеспеченности прослежена неоднократно [Даниленко и др., 1978; Лукьянова, 1980; Вартапетов, 1982; Равкин и др., 1985; Виноградов, 2007]. При этом сходные показатели численности видов нередко определяют совершенно различные факторы среды, которые бо-

лее или менее одинаково лимитируют благополучие популяций. Эти различия в организации животного населения и особенностях распределения животных препятствуют широким обобщениям при рассмотрении на обширных и разнородных по ландшафтным условиям территориях, в частности – равнинных и горных. Особенно четко это прослеживается при анализе распределения отдельных видов. В этом случае отсутствует влияние интегральной изменчивости состава сообществ, которая при анализе упрощает объяснение их смены по градиентам среды. Использованный населенческий подход при кластерном анализе распределения отдельных видов отчасти устраняет эти недостатки.

Обилие красной полевки в наивысшей степени связано с тепло- и влагообеспеченностью. Этот фактор может рассматриваться в виде значений гидротермического режима по коэффициенту Г. Т. Селянинова [1937] по зонам и подзонам на равнине, т. е. в соответствии с широтным градиентом, и высотной поясностью – в горах. Среднее обилие красной полевки на Западно-Сибирской равнине больше всего в южной тайге, к северу и к югу от которой оно уменьшается с ослаблением тепло- или влагообеспеченности соответственно

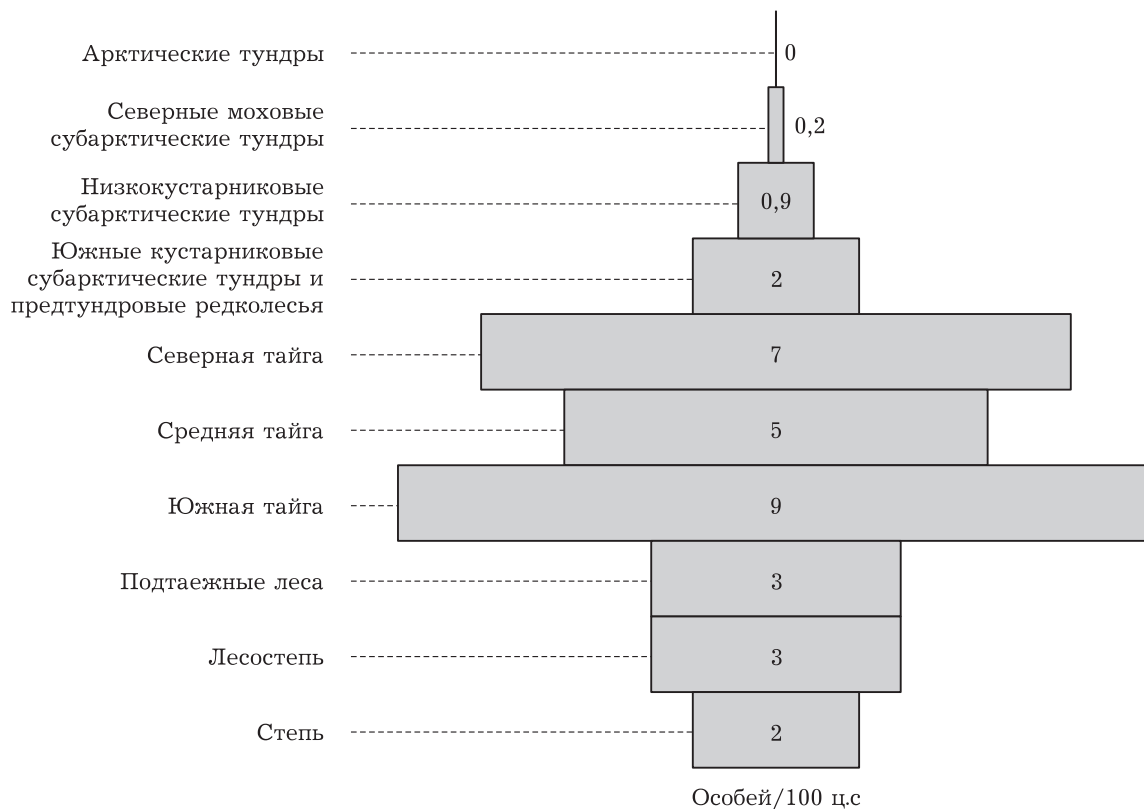


Рис. 4. Широтная неоднородность обилия красной полевки на Западно-Сибирской равнине

(за исключением всплеска в северной тайге) (рис. 4). С тепло- и влагообеспеченностью, отраженной принадлежностью к зонам и подзонам связано 10 % учтенной дисперсии матрицы сходства в обилии. В среднем по Алтайской и Кузнецко-Салаирской горным областям красная полевка предпочитает местообитания низко- и среднегорных высотных поясов (рис. 5). Таким образом, как на равнине, так и в горах, изменение обилия красной полевки идет по ромбовидному типу, т. е.

с уменьшением к северу и югу от южной тайги или таежных подзон в целом, а также вверх и вниз от низкогорно-среднегорного уровня. Таким образом, высотно-поясный градиент в тепло- и влагообеспеченности в целом аналогичен, хотя и неабсолютно, широтному. Это отмечено ранее на других территориях, например, при исследовании высотных изменений видового состава и богатства мелких млекопитающих Патагонии [Andrade, Monjeau, 2014].

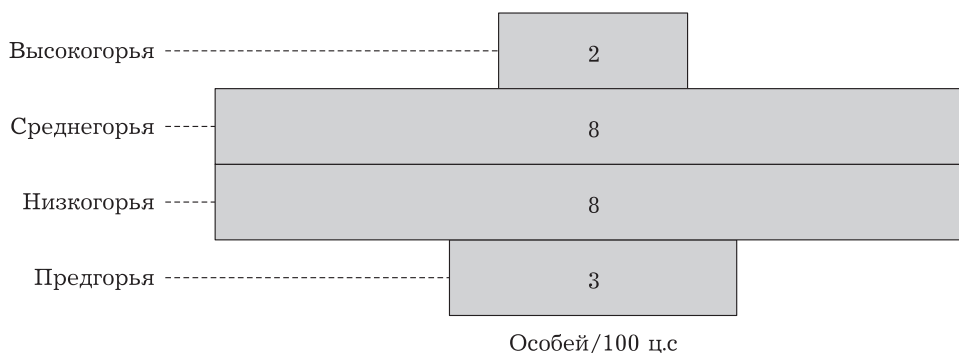


Рис. 5. Высотная неоднородность обилия красной полевки в Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областях

Следует отметить, что терминологические оценки градаций благоприятности для красной полевки равнинных и горных местообитаний Западной Сибири могут быть отнесены только к исследуемой территории и только в принятых рамках обобщения материалов. Н. М. Окулова и Л. А. Хляп [2016], экспертно анализируя ряд лесных местообитаний по увеличению обилия красной полевки, выделили пять градаций их оптимальности от супероптимальных с максимальным обилием до пограничных – с наименьшим. Приведенное разделение на типы 1 (с двумя подтипами) и 2, связанное с лесными биотопами, примерно соответствует их классификации. При этом смещена часть наименований градаций благоприятности. Эти авторы считают лиственничные и березово-еловые леса Западно-Сибирской равнины пессимумом ареала красной полевки, однако включение в анализ нелесных вариантов с меньшим, чем в лесах, обилием и экстремальных территорий, где эта полевка не встречена, по мнению авторов статьи, дает основание для отнесения указанных местообитаний к субоптимальному типу. Таким образом, лиственничные и березово-еловые леса соответствуют пессимуму лесного фрагмента российской части ареала красной полевки и субоптимуму для Западно-Сибирской равнины вместе с Алтайской и Кузнецко-Салаирской горными областями в целом. Кроме того, Н. М. Окулова и Л. А. Хляп рассмотрели изменения обилия на той же территории по равнинной и горной частям Западной Сибири раздельно. Едва ли такое разделение оправдано при включении в расчет нелесных местообитаний, так как различия в обилии на этих территориях учитывают в целом всего 0,05 % дисперсии матрицы сходства распределения красной полевки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При анализе усредненных многолетних материалов по обилию красной полевки в Западной Сибири выявлены основные биотопические предпочтения этой полевки. Она отмечена почти повсеместно (кроме арктических тундр), предпочитая леса, особенно с участием темнохвойных пород. На Западно-

Сибирской равнине ее больше всего в южной тайге или в целом по таежным подзонам. В горной части исследованной территории данный вид предпочитает более облесенные низкогорно-среднегорные провинции – Северо-Восточный Алтай и Кузнецкий Алатау. Его обилие в среднем по зонам, подзонам и горным провинциям связано с широтным и высотным уровнями тепло- и влагообеспеченности, которые проявляются в основном через степень облесенности, но в среднем могут быть отражены через зональность, подзональность и абсолютные высоты местности.

По результатам кластерного анализа выделено пять типов благоприятности условий среды в местообитаниях от оптимальных, где красная полевка в среднем многочисленна, до экстремальных, где она не встречена вовсе. При этом подтиповое разделение первого типа иллюстрирует увеличение обилия этой полевки от равнинных к биотопически близким горным местообитаниям. Сила связи факторов среды и неоднородности обилия вида максимальна при дифференцированной оценке оптимальности местообитаний, и несколько меньше по тепло- и влагообеспеченности в целом. Остальные факторы в среднем по исследованной территории существенно менее значимы. Их локальное влияние несомненно, но за счет низкой представленности этих местообитаний, в целом по Западной Сибири, невелико.

Таким образом, проведенные исследования по распределению красной полевки уточняют результаты анализа, предыдущих исследователей, и дают более детальную картину ее распределения по местообитаниям. В том числе относительно новым можно считать большую детальность количественной оценки связей с факторами среды, определяющими локальные особенности распределения исследованного вида, что существенно повышает результативность прогнозирования его численности.

Авторы искренне признательны В. С. Жукову, В. Г. Ивлиеву, Е. С. Равкину и Л. А. Хляп за плодотворное обсуждение статьи до ее публикации, а также вкладчикам банка данных ИСиЭЖ СО РАН, разрешившим использование их материалов.

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, выполнены по программе ФНИ государственных академий на 2013–2020 гг. АААА–А16–116121410122–4, проекту РФФИ № 16-04-00301 и частично в рамках “Программы повышения конкурентоспособности ТГУ”.

ЛИТЕРАТУРА

- Афонин А. Н., Липияйнен К. Л., Цепелев В. Ю. Карты средней среднегодовой температуры воздуха и осадков // Интерактивный атлас полезных растений, их вредителей и экологических факторов России и сопредельных государств [Интернет-версия 1.0]. СПб.: С.-Петербург. гос. ун-т, факультет географии, 2006. URL: <http://www.agroatlas.ru>
- Вартапетов Л. Г. Сообщества мелких млекопитающих таежных междуречий Западной Сибири // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 237–253.
- Виноградов В. В. Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск: Краснояр. гос. пед. ун-т, 2007. 212 с.
- Вознийчук О. П., Богомолова И. Н., Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 4. С. 541–547.
- Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузьякин В. А., Максимов А. А., Мерзлякова Е. П., Николаев А. С., Сергеев В. Е. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 232 с.
- Даниленко А. К., Кандалова Г. Т., Тупикова Н. В., Хляп Л. А., Чельцов-Бebutov А. М. Териогеографическая карта // Алтайский край (атлас). М.; Барнаул, 1978. С. 132–135.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Боговяленский Б. А., Махно В. Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 251 с.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Боговяленский Б. А., Махно В. Д. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта м-ба 1 : 1 500 000. М.: ГУГК СССР, 1976.
- Кузьякин А. П. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1962. Т. 109, № 1. С. 3–182.
- Ландшафтная карта Алтае-Саянского экорегиона. М-б 1 : 2 250 000. М.: ИГЕМ РАН – WWF Russia, 2001.
- Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1958. 285 с.
- Лукьянова И. В. Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск, 1980. С.255–273.
- Москвитина Н. С., Сучкова Н. Г. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие: учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 2015. 310 с.
- Наумов Р. Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Окулова Н. М., Хляп Л. А. Экологические аспекты структуры ареала вида на примере красной полевки (*Myodes rutilus*) // Териофауна России и сопредельных территорий: X съезд териологического общества при РАН. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2016. С. 297.
- Окулова Н. М., Хляп Л. А., Варшавский А. А. Эколого-географическое моделирование как метод изучения ареалов и экологических ниш // Принципы экологии. 2016. Т. 5, № 3. С. 114.
- Переясловец В. М., Стариков В. П. Анализ влияния урожайности кедров на динамику численности соболя Юганского заповедника // Вестн. Сургут. гос. ун-та. Биол. науки. 2015. Вып. 3 (9). С. 38–41.
- 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 // Сиб. экол. журн. 1996. Т. 3, № 3–4. С. 307–317 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Erdakov L. N., Panov V. V., Buidalina F. R., Dobrotvorsky A. K., Vartapetov L. G., Yudkin V. A., Toropov K. V., Lukiyanova I. V., Pokrovskaya I. V., Zhukov V. S., Tsybulin S. M., Fomin B. N., Starikov V. P., Shor E. L., Chernyshova O. N., Solovev S. A., Chubykina N. L., Anufriev V. M., Bobkov Yu. V., Ivleva N. G., Tertitsky G. M. Peculiarities of distribution of small mammals of West Siberian Plain // Contemporary Problems of Ecology. 1996. Vol. 3, N 3–4. P. 307–317].
- Равкин Ю. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Фомин Б. Н., Вартапетов Л. Г., Бурский О. В., Вахрушев А. А., Преображенская Е. С., Малков Н. П., Равкин Е. С., Козлов Н. А., Торопов К. В., Блинов В. Н., Юдкин В. А., Жуков В. С., Стариков В. П., Богомолова И. Н., Шадрин В. И. Пространственно-временная динамика животного населения. Новосибирск: Наука, 1985. 206 с.
- Равкин Ю. С., Ефимов В. М. Банк данных по численности и распределению животных в пределах бывшего СССР // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: “АРИКА” (ИП С. С. Жерносенко), 2009. С. 205–214.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 338 с.
- Равкин Ю. С., Юдкин В. А., Панов В. В., Стариков В. П., Ермаков Л. Н., Вартапетов Л. Г., Богомолова И. Н., Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С., Цыбулин С. М., Сорокина Н. В., Соловьев 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 За-

- падной Сибири) // Биоразнообразие и динамика экосистем. Информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. Вып. 7. С. 258–276.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 288 с.
- Селянинов Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата // Мировой агроклиматический справочник. Л.; М., 1937. С. 5–28.
- Трофимов В. А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
- Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 113–115.
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- Andrade A., Monjeau A. Patterns in community assemblage and species richness of small mammals across an altitudinal gradient in semi-arid Patagonia, Argentina // *J. Arid Environ.* 2014. Vol. 106. P. 18–26.
- Currie D. J. Energy and large-scale patterns of animal and plants species richness // *Am. Naturalist.* 1991. Vol. 137, N 1. P. 27–49.
- Gaston J. K., Davies R. G., Orme C. D. L., Olson V. A., Thomas G. H., Ding T.-S., Rasmussen P. S., Lennon J. J., Bennett P. M., Owens I. P. F., Blackburn T. M. Spatial turnover in the global avifauna // *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.* 2007. Vol. 274. P. 1567–1574.
- Simpson G. G. Species density of North American recent mammals // *Systematic Zool.* 1964. Vol. 13, N 2. P. 57–73.
- Zamora R., Barea-Azcon J. M. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (Southern Spain): A 30-year case study // *Ardiola.* 2015. Vol. 62, N 1. P. 3–18.
- Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 1902. Vol. 38. P. 69–130.

Distribution of *Myodes rutilus* (Pallas, 1779) in Western Siberia

A. A. KISLYI¹, Yu. S. RAVKIN^{1,2}, I. N. BOGOMOLOVA¹, S. M. TSYBULIN¹, V. P. STARIKOV³,
V. V. PANOV¹, V. A. YUDKIN^{1,4}, L. G. VARTAPETOV¹, S. A. SOLOVYOV⁵

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS*
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru

² *Tomsk State University*
634050, Tomsk, Lenin ave., 36

³ *Surgut State University*
628412, Surgut, Lenin ave., 1

⁴ *Novosibirsk State University*
630090, Novosibirsk, Pirogov str., 2

⁵ *Dostoevsky Omsk State University*
644077, Omsk, Mira ave., 55-A

The biotope distribution of *Myodes rutilus* in the zonal and provincial aspects based on materials collected in the second half of summer for the period from 1954 to 2016 in the plain and mountains of Western Siberia was analyzed. The previously noted preference for plain and mountain forests containing dark coniferous species within the taiga zone of the plain, the Northeast Altai and the Kuznetsk Alatau was confirmed. On the basis of cluster analysis of the matrix of similarity of coefficients of abundance indices the classification of habitats of northern red-backed vole by the degree of optimality of environmental conditions (favorability) for this species was made. The subtypes of habitats characterize an abundance to a lesser extent than types. According to the classification and the structural graph the dependence of abundance is tracked on the zonal-subzonal affiliation of habitats, provincial differences in mountain areas, and also on the vegetation types, altitude zonation in the mountains, the degree of afforestation, the composition of forest-forming species, flooding, swampiness and plowing. The highest correlation between the distribution of the northern red-backed vole and habitats in Western Siberia is traced to warmth and humidity (zoning and subzoning on the plains and altitudinal belts in the mountains). Our research on the distribution of *Myodes rutilus* clarifies the results of the analysis conducted by previous researchers and gives a more detailed picture of its distribution in habitats.

Key words: *Myodes rutilus*, distribution, West Siberian Plain, Altai, Kuznetsk-Salair mountainous terrain, cluster analysis.