УДК 591.9(4-013)

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НАСЕЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Ю.С. Равкин[1], *И.Н. Богомолова*[2]

Проведен анализ пространственной изменчивости разнообразия населения наземных позвоночных на Западно-Сибирской равнине. Сопоставлены результаты счета по индексам Шеннона (по энергетике) и обилию отдельно по рассмотренным группам этих животных и населению в целом. Получены сходные данные, иллюстрирующие преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках четче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно болот). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям, как правило, одинакова. Общая информативность представлений, несколько выше при упорядочении по вкладу в коэффициент Шеннона. Только по обилию птиц прослежено обратное соотношение, хотя различия и незначительны (2% дисперсии). Совокупность представлений о трендах, определяемых средой обитания животных, включает обычно констатацию ряда отличий. Это зональные и подзональные различия (горизонтальные на графах), провинциальные (вертикальные) и диагональные в результате их интеграции, а также интра- и азональные. Групповые тренды и факторы, как правило, скоррелированы с зональностью, провинциальностью, интра- и азональностью. В результате формируются параллельные ряды с зонально-подзональной дифференциацией, сходной с таковой в зональных сообществах. Сходство животного населения в этих рядах выше, чем между ними.

Ключевые слова: наземные позвоночные, обилие, коэффициент Шеннона, кластерный анализ, факторы, связь, линейная качественная аппроксимация.

Для изучения биоразнообразия используют обычно такие характеристики, как видовое богатство и выравненность. Анализ проводят как отдельно, так и совместно по этим показателям, объединенным в общие коэффициенты. Последние, как и отдельно взятые значения, учитывают только суммарные характеристики сообществ (без их видовой специфики), т.е. только число видов или степень их преобладания независимо от сходства и различий видового состава растений или животных. Одни и те же значения видового богатства и выравненности нередко формируют абсолютно несходные виды. Этот недостаток в сравнимости данных можно устранить, используя при проведении кластерного анализа коэффициенты сходства. При анализе биоразнообразия следует проводить расчеты по вкладу каждого вида животных или растений в коэффициент разнообразия, например коэффициент Шеннона, который используют чаще других. Для этого обилие каждого вида в сообществе поочередно зануляли, после чего индекс разнообразия пересчитывали заново. Разницу между полученным значением и полной оценкой принимали в качестве вклада удаленного вида в разнообразие соответствующего сообщества. Поскольку при расчете коэффициента Шеннона применяется логарифмирование, выравнивающее значения показателей обилия, то, с одной стороны, нивелируются случайные отклонения и погрешности оценок, а с другой, сглаживаются действительные различия, что снижает чувствительность оценок и их разрешающую способность. В результате использования предлагаемых способов расчета этот недостаток компенсируется за счет сохранения качественной и количественной специфики по видам. Мы не можем утверждать, что этот прием никогда и никто не предлагал ранее, но нам такие работы

[1] Равкин Юрий Соломонович – зав. лабораторией зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (zm.nsc@yandex.ru); [2] Богомолова Ирина Николаевна – науч. сотр. лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (i3335907@mail.ru).

не известны, в учебном пособии «Биоразнообразие и методы его оценки» (Лебедева и др., 1999) и в более позднем издании «География и мониторинг биоразнообразия» (Лебедева, Криволуцкий, 2002) этот прием не описан.

Неоднородность населения и фауны позвоночных исследуют, как правило, по видам и обилию животных, реже – по биомассе (Северцов, 1877; Семенов-Тян-Шанский, 1936; Кузнецов, 1950; Мекаев, 1987; Блинова, Равкин, 2008; Бобров, Алещенко, 2001; Равкин Е., Равкин Ю., 2005; Равкин, Богомолова, Чеснокова, 2011; Holt et al., 2013). У каждого из этих подходов кроме несомненных достоинств есть недостатки. В частности, при анализе показателей обилия завышается значимость мелких (более многочисленных) видов, в то время как по биомассе бóльшая роль принадлежит крупным и, как правило, более редким видам, достоверность оценки численности которых существенно ниже. В первом случае недостаток данных по обилию связан с равными значениями по мелким и крупным животным, например обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) и лося (*Alces alces* (Linnaeus, 1758)) (масса 9 г и 430 кг соответственно). Считается, что высокое разнообразие поддерживает устойчивость биоценозов и в этом заключена его ценотическая значимость. Однако по животным ее корректнее оценивать через количество трансформируемой ими энергии. Разнообразие населения лучше отражают именно эти показатели, так как число видов и их функциональная значимость определяют продуктивность и разнообразие сообществ в целом и, в какой-то мере, конкурентные отношения между видами. Поэтому мы провели оценку разнообразия населения в основных ландшафтах Западно-Сибирской равнины по энергетике животных сначала на примере птиц, а затем вместе земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих. Объединение последних связано с меньшим числом встреченных видов по сравнению с птицами (Равкин, Богомолова, 2016, 2017). В завершение анализ проведен по всем этим группам позвоночных совместно. Итоговые результаты изложены в настоящей статье в сопоставлении с представлениями, полученными по обилию и биомассе животных. Такой дифференцированный подход позволил оценить пространственную изменчивость разнообразия не только отдельно каждой из упомянутых групп наземных позвоночных, но и всех их в целом, исключая крупных и средних млекопитающих, данные по обилию которых в большинстве рассматриваемых местообитаний указанной территории отсутствуют.

Цель этих сопоставлений заключается в выявлении различий основных пространственно-типологических изменений биоразнообразия при традиционном анализе по обилию и при более адекватном отображении биоценотического значения разнообразия по энергетическим показателям.

Материал и методы

Для решения поставленной задачи использованы результаты учета животных, проведенного во второй половине лета, поскольку для земноводных и млекопитающих наиболее достоверны материалы, собранные после размножения мелких млекопитающих и выхода на сушу сеголеток земноводных. В случае орнитокомплексов чаще используют сведения по гнездовому периоду, когда состав размножающихся птиц наиболее стабилен. Поскольку данное сообщение ориентировано на решение биоценотических и биомных задач, для проведения исследований выбрана именно вторая половина лета. Пресмыкающиеся подсчитаны во второй половине мая, т.е. до начала их размножения. Для приведения показателей к уровню обилия этих животных во второй половине лета полученные значения увеличены в полтора раза. По показателям обилия всех видов сначала были рассчитаны простые средние по группам выделов карты «Растительность Западно-Сибирской равнины» (Ильина и др., 1976, 1985), затем вычислено количество трансформируемой энергии для каждого вида животных отдельно, и уже по этим значениям определен их вклад в общий коэффициент разнообразия Шеннона. Полученные показатели дополнительно нормировали на сумму значений в каждом варианте населения и по ним рассчитывали коэффициенты сходства Жаккара–Наумова для количественных признаков. На этих матрицах проведен кластерный анализ. По его результатам выявлены основные факторы среды, коррелирующие с пространственно-типологической неоднородностью разнообразия животного населения. Все процедуры сбора и обработки данных, а также их анализа подробно описаны ранее (Равкин, Ливанов, 2008).

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

Для проведения указанного анализа использованы материалы по численности животных, накопленные в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. Эти сведения уже проанализированы по биомассе (Равкин, Богомолова, Чеснокова, 2011). Животное население равнинной части Западной Сибири по отдельным классам наземных позвоночных также описано ранее (Равкин и др., 2000, 2003, 2005, 2006, 2007). В указанных статьях приведены сведения о времени и объемах собранных данных, а также список всех участников работ. Следует отметить, что в перечисленных публикациях и в данной статье использованы усредненные результаты учетов, проведенных в разные годы. Кроме того, в настоящей статье проанализированы материалы только по незастроенной суше, т.е. они не включают сведения по городам, поселкам, водоемам и водотокам. Такое ограничение выборки более однородными (естественными местообитаниями суши и сельскохозяйственными угодьями) вызвано желанием снять влияние вариабельности анализируемых данных, обусловленной застроенностью и обводненностью территорий, тем более что на них достаточно представительны учеты лишь по птицам.

Результаты

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

1. Арктический тип населения (арктических тундр, болот, арктических и субарктических тампов); лидеры по вкладу в разнообразие: сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792)) – 11%, турухтан (*Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)) – 9%, кулик-воробей (*Calidris minuta* (Leisler, 1812)), шилохвость (*Anas acuta* Linnaeus, 1758) – по 7%, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus, 1758)) – 5%; среднее разнообразие 2,3 / встречены 50 видов; по вкладу преобладает арктический тип фауны (81%).

2. Северотаежно-субарктический тип населения (субарктических, лесотундровых и северотаежных тундр, лугов и болот, кроме олиготрофных); вклад в разнообразие: сибирский лемминг – 8%, тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis* Merriam, 1900) – 7%, полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* (Pallas, 1776)) и белая куропатка *(Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)) – по 6%, краснозобый конёк (*Anthus cervinus* (Pallas, 1811)) – 5%; среднее разнообразие 2,3/152 вида; по вкладу преобладают арктический тип (38%), транспалеаркты и сибирский типы фауны (по 18%), тундростепные реликты (12%).

Подтипы

2.1. Субарктический. Вклад в разнообразие: сибирский лемминг – 10%, тундряная бурозубка и полевка-экономка – по 7%, белая куропатка и краснозобый конёк – по 6%; среднее разнообразие 2,2/115 видов; по вкладу преобладают арктический тип фауны (43%), транспалеаркты (47%) и сибирский тип (16%).

2.2. Северотаежный. Вклад в разнообразие: темная полевка (*Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761)) – 10%, красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) и шилохвость – по 7%, тундряная бурозубка – 5%, белая куропатка – 4%; среднее разнообразие 2,9/122 вида; по вкладу преобладают сибирский тип фауны (26%), транспалеаркты (24%), европейский тип (20%), арктический тип (15%).

3. Лесной тип населения лесов, кроме степных сосняков, редколесий, пойм, болот, кроме бугристых, аапа и в южной лесостепи – травяных в сочетании с галофитными лугами. Вклад в разнообразие: красная полевка – 9%, полевка-экономка – 7%, обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) и водяная полевка (*Arvicola amphibius* Linnaeus, 1758) – по 6%, средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1785) – 4%; среднее разнообразие 2,8/335 видов; по вкладу преобладают европейский и сибирский типы фауны (30 и 28%), а также транспалеаркты (22%).

Подтипы

3.1. Лесотундрово-северотаежный. Вклад в разнообразие: красная полевка – 11%, экономка – 7%, темная полевка – 6%, бурозубки (тундряная и средняя) – по 5%; среднее разнообразие 2,6/203 вида; преобладают сибирский тип фауны (39%), транспалеаркты (23%) и европейский тип (18%).

3.2. Средне-южнотаежный. Вклад в разнообразие: красная полевка – 10%, бурозубка обыкновенная – 9%, бурозубка средняя – 7%, полевка-экономка – 6%, остромордая лягушка (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) – 5%; среднее разнообразие

2,8/253 вида; преобладают сибирский тип фауны (33%), европейский (32%), транспалеаркты (20%).

3.3. Подтаежно-лесостепной мезо-евтрофный (северной лесостепи, кроме сосняков, олиготрофных и травяных болот в сочетании с галофитными лугами). Вклад в разнообразие: водяная полевка – 10%, экономка – 9%, обыкновенная бурозубка – 7%, красная полевка – 6%, остромордая лягушка – 5%; среднее разнообразие 2,9/298 видов; преобладают европейский тип фауны (33%), транспалеаркты (25%), сибирский тип (14%).

3.4. Подтаежно-лесостепной сосново-олиготрофно-болотный. Вклад в разнообразие: обыкновенная бурозубка – 7%, полевки (красная, обыкновенная (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)), европейская рыжая (*Myodes glareolus* (Schreber, 1780)) и водяная) – по 5%; среднее разнообразие 3,2/187 видов; преобладают европейский тип фауны (48%), сибирский (20%), транспалеаркты (16%).

4. Степной тип (степей, сельскохозяйственных земель на их месте, травяных болот в сочетании с галофитными лугами в южной лесостепи и степи. Вклад в разнообразие: грач (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758), узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis* (Pallas, 1779)) и полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)) – по 6%, водяная полевка и остромордая лягушка – по 5%; среднее разнообразие 3,1/243 вида; преобладают европейский тип фауны (48%), сибирский (20%) и транспалеаркты (16%).

П о д т и п ы

4.1. Лугово-степной. Вклад в разнообразие: грач – 9%, узкочерепная полевка – 7%, водяная полевка и полевая мышь – по 6%, остромордая лягушка – 5%; среднее разнообразие 3,1/208 видов; преобладают европейский тип фауны (36%), транспалеаркты (25%), тундро-лесостепные реликты (18%).

4.2. Сухостепной. Вклад в разнообразие: полевая мышь – 6%, водяная и узкочерепная полевки – по 5%, полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758) – 5%, остромордая лягушка – 4%; среднее разнообразие 3,1/210 видов; преобладают транспалеаркты (34%), европейский тип фауны (22%), тундро-лесостепные реликты (13%).

5. Сосново-степной тип (степных сосняков). Вклад в разнообразие: обыкновенная полевка – 11%, тетерев (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758)) и сорока (*Pica pica* (Linnaeus, 1758)) – по 7%, большая синица (*Parus major* Linnaeus, 1758) и малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811)) – по 5%; среднее разнообразие 3,1/66 видов; преобладают европейский тип фауны (51%), транспалеаркты (21%), тундро-лесостепные реликты (11%).

Пространственно-типологическая неоднородность населения позвоночных по обилию

1. Арктический болотно-тундровый тип населения. Лидирующие по обилию виды: сибирский лемминг (32%), кулик-воробей (16%), чернозобик (*Calidris alpina* (Linnaeus, 1758)) (9%), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758)) (7%), турухтан (6%); плотность населения 954 ос./км^2; встречены 40 видов (из них 30 фоновых); преобладает по вкладу арктический тип фауны (98%).

П о д т и п ы

1.1. Тундровый. Лидирующие по обилию виды: сибирский лемминг (49%), кулик-воробей (9%), турухтан и рогатый жаворонок (по 8%), лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758)) (7%); плотность населения 792 ос./км^2; среднее разнообразие 37/22 вида; по вкладу преобладает арктический тип фауны (98%).

1.2. Болотный. Лидирующие по обилию виды: кулик-воробей (26%), чернозобик (22%), круглоносый плавунчик (17%), белохвостый песочник (*Calidris temminckii* (Leisler, 1812)) (10%), сибирский лемминг (5%); плотность населения 1439 ос./км^2; среднее разнообразие 29/25 видов; по вкладу преобладает арктический тип фауны (98%).

2. Лесотундрово-субарктический болотно-тундровый тип населения. Лидирующие по обилию виды: тундряная бурозубка (33%), сибирский лемминг (24%), полевка узкочерепная (12%), полевка-экономка (10%), средняя бурозубка (3%); плотность населения 4314 ос./км^2; среднее разнообразие 117/48 видов; по вкладу преобладают тундро-лесостепные реликты (46%); арктический тип фауны (31%), транспалеаркты (15%).

П о д т и п ы

2.1. Болотно-тундровый. Лидирующие по обилию виды: тундряная бурозубка (37%), сибирский лемминг (24%), полевка-экономка (11%), полевка узкочерепная (8%), средняя бурозубка (4%); плотность населения 4982 ос./км^2; среднее разнообразие 108/46 видов; по вкладу преобладают тундро-лесостепные реликты (45%), арктический тип фауны (31%), транспалеаркты (16%).

2.2. Тундровый (тундр в пределах лесотундры). Лидирующие по обилию виды: узкочерепная полевка (33%), сибирский лемминг (23%), тундряная бурозубка (15%), полевка-экономка (6%), полевка Миддендорфа (4%) (*Alexandromys middendorffi* (Poljakov, 1881)); плотность населения 2712 ос./км^2; среднее разнообразие 86/39 видов; по вкладу преобладают тундро-лесостепные реликты (49%) и арктический тип фауны (30%).

3. Лесотундрово-северотаежный болотно-лесной тип населения. Лидирующие по обилию виды: красная полевка (23%), остромордая лягушка (19%), бурозубки – средняя и тундряная (16 и 12%), темная полевка (7%); плотность населения 3785 ос./км^2; среднее разнообразие 203/72 вида; по вкладу преобладают европейский тип фауны (31%), сибирский (30%), транспалеаркты (22%), тундро-лесостепные реликты (14%).

Подтипы

3.1. Лесной. Лидирующие по обилию виды: красная полевка (28%), средняя и тундряная бурозубки (18 и 13%), остромордая лягушка (10%), темная полевка (6%); плотность населения 4171 ос./км^2; среднее разнообразие 193/69 видов; по вкладу преобладают сибирский тип фауны (36%), транспалеаркты (24%), европейский тип (21%), тундро-лесостепные реликты (15%).

3.2. Болотный (кроме олиготрофных болот). Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (50%), темная полевка, бурозубки тундряная и средняя (по 9%), красная полевка (6%); плотность населения 2858 ос./км^2; среднее разнообразие 130/53 вида; по вкладу преобладают европейский тип фауны (64%), транспалеаркты (13%), тундро-лесостепные реликты (11%).

4. Лесотундрово-степной мезоевтрофный тип населения с проникновением на олиготрофные болота средней и южной тайги. Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (62%), серая жаба (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) (11%), живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787), обыкновенные бурозубка и чесночница *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) (по 3%); плотность населения 49845 ос./км^2; среднее разнообразие 353/129 видов; по вкладу преобладает европейский тип фауны (84%).

Подтипы

4.1. Лесотундрово-лесостепной (кроме подтаежных и лесостепных олиготрофных болот и сосняков). Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (45%), серая жаба (22%), обыкновенная бурозубка (5%), красная полевка (4%), средняя бурозубка (3%); плотность населения 31304 ос./км^2; среднее разнообразие 317/123 вида; по вкладу преобладает европейский тип фауны (80%).

4.2. Подтаежно-лесостепной лугово-низинно-болотный. Лидирующие по обилию виды: обыкновенная чесночница (37%), остромордая лягушка (36%), зеленая жаба (*Bufo viridis* Laurenti, 1768) (18%), полевая мышь (1%) и малая бурозубка (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766) (0,9%); плотность населения 41706 ос./км^2; среднее разнообразие 214/102 вида; по вкладу преобладают европейский тип фауны (76%) и средиземноморский (19%)

4.3. Степной. Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (73%), серая жаба (6%), живородящая ящерица, сибирский углозуб (*Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870) и обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758)) (по 3%); плотность населения 72389 ос./км^2; среднее разнообразие 290/124 вида; по вкладу преобладает европейский тип фауны (87%);

5. Тип населения подтаежных, лесостепных и степных олиготрофных болот и сосняков. Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (20%), живородящая ящерица (12%), прыткая (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) (9%), обыкновенные чесночница и бурозубка (по 8%); плотность населения 11187 ос./км^2; среднее разнообразие 197/81 вид; по вкладу преобладают европейский тип фауны (62%) и транспалеаркты (19%).

Подтипы

5.1. Болотный. Лидирующие по обилию виды: остромордая лягушка (21%), живородящая ящерица (13%), прыткая ящерица (9%), обыкновенные бурозубка и чесночница (9 и 8%); плотность населения 12521 ос./км^2; среднее разнообразие 182/76 видов; по вкладу преобладают европейский тип фауны (62%) и транспалеаркты (20%);

5.2. Население степных сосняков. Лидирующие по обилию виды: зеленая жаба (20%), остромордая лягушка (16%), обыкновенная полевка (12%), прыткая ящерица (9%), обыкновенная чесночница (8%); плотность населения 5855 ос./км^2; среднее разнообразие 66/46 видов; по вкладу преобладают европейский тип фауны (59%) и средиземноморский (24%).

Дальнейшее разделение в обеих классификациях удалось интерпретировать по ряду типов, связав их с широтными различиями в тепло- и влагообеспеченности. Это позволило разделить сообщества на северные и более южные подтипы. Составленные классификации совпадают с зонально-подзональным делением территории, хотя имеются случаи объединения и разделения вариантов соседних зон и подзон.

Последовательная зонально-подзональная смена комплексов указанных позвоночных, хотя и со смещениями границ, четко видна на гра́фе сходства (рис. 1). С севера на юг по типам населения коэффициенты разнообразия Шеннона в среднем увеличиваются вплоть до степных типов от 2,2 и 2,3 до 3,1 и 3,2. Почти так же изменяется и общее число встреченных видов – от 50 до 298 (подтип 3.3). В олиготрофно-болотном и степных подтипах видовое богатство уменьшается до 66–210 видов. Внутригрупповое сходство изменяется аналогично, сначала возрастая от 28% (в арктическом типе населения) до 41% (в лугово-степных сообществах), потом снижается в сухостепных местообитаниях и степных сосняках. Межгрупповое сходство тоже увеличивается, правда, до сухостепных вариантов в пределах от 14 до 31% с некоторым снижением в степных сосняках (до 16–20%).

По обилию и вкладу в коэффициент Шеннона выделено одинаковое число типов населения. Пространственно-типологические структуры (по обилию после повторной агрегации и вкладам в коэффициент Шеннона) иллюстрируют смену в населении по мере возрастания к югу широтной теплообеспеченности. По обилию, кроме того, четче проявляется влияние трофности местообитаний (в первую очередь болот), а также влагообеспеченности, особенно заболоченности (рис. 2, 3). Достаточно последовательно и четко видно взаимопроникновение населения позвоночных по разным ландшафтам разных подзон и зон к югу от субарктических тундр (чаще от лесотундры) до лесостепи и даже до степной зоны.

Список трех первых по вкладу в разнообразие видов (рис. 1) не включает холоднокровных животных (в первых пяти зарегистрирована только остромордая лягушка). Это связано с переходом на энергетические показатели, так как интенсивность потока энергии, проходящего через популяции этих животных, значительно меньше, чем у теплокровных.

Экологическая организация разнообразия населения наземных позвоночных

Согласно классификациям, территориальную неоднородность в разнообразии населения позвоночных (вклад в коэффициент Шеннона по энергетическим показателям и разнообразие по обилию) определяет в основном зонально-подзональное изменение в теплообеспеченности. Информативность классификационных и структурных представлений по первой и второй группам позвоночных, рассмотренным отдельно, колеблется от 17 до 59%, а вместе эти режимы учитывают 45 и 59% дисперсии матриц сходства, в то время как с зонально-подзональным делением можно связать чуть меньшую долю – 40 и 63% (таблица). Эти незначительные отличия в информативности связаны с акцентами использованных программ. Так, алгоритм классификации максимизирует выявление постепенности изменений (трендов), в то время как линейная качественная аппроксимация выделенными градациями факторов, с помощью которой проведена оценка связи, положительно реагирует на увеличение среднего сходства внутри выделенных таксонов.

При индивидуальной оценке второе место по значимости занимает влияние сезонной мерзлоты, хотя при расчете нарастающим итогом суммарная величина учтенной дисперсии почти не увеличивается из-за сильной корреляции этого фактора с зонально-подзональным изменением теплообеспеченности. Разница в облесенности определяет приращение в пределах от 2 до 6% учтенной дисперсии, а увлажнения, в основном заболоченности, добавляют еще 0–2%. Множественные коэффициенты корреляции по всем факторам и режимам колеблются в пределах от 0,71 до 0,84. Информативность классификации и графа по обилию (за исключением птиц) меньше, чем по вкладу в коэффициент Шеннона, так же как объединенная оценка связи со всеми факторами и режимами. Иерархия факторов среды, выявленная по матрице сходства по обилию, почти полностью совпадает с таковой по коэффициентам Шеннона, хотя все значения по структурообразующим факторам по обилию несколько меньше. Те же изменения свойственны и всем наземным позвоночным, рассмотренным совместно.

Заключение

На примере Западно-Сибирской равнины проанализированы различия в оценках связи с факторами среды разнообразия населения наземных позвоночных (кроме крупных и средних млекопитающих) по обилию и вкладам видов в коэффициент Шеннона на основании их энергетических показателей, а также разница в общих представлениях о пространственно-типологической изменчивости сообществ этих животных. Анализ территориальных изменений разнообразия

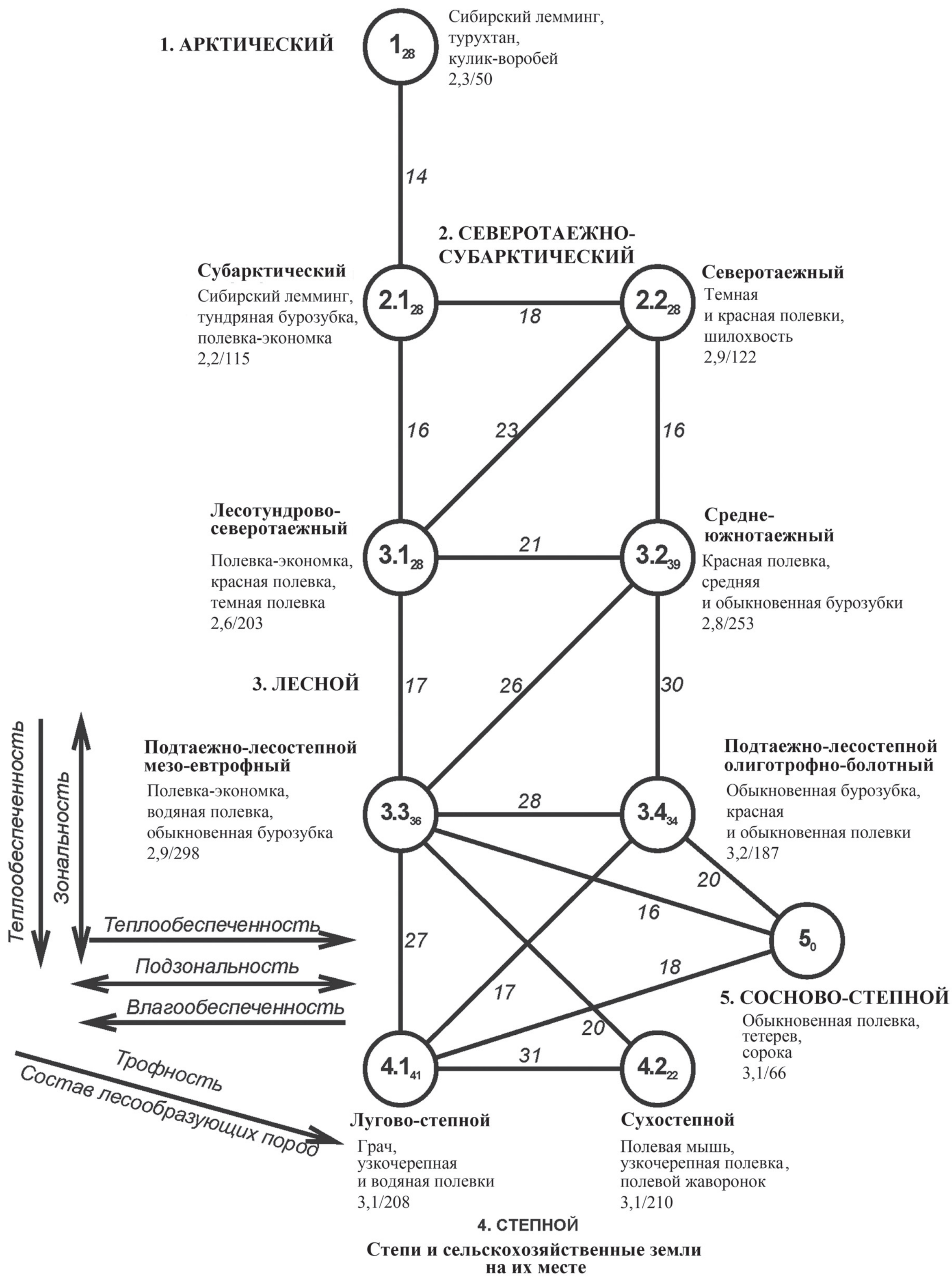

Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (II половина лета) по вкладу в коэффициент Шеннона (по энергетике) на уровне подтипа сообществ. Условные обозначения к рис. 1–3: сплошной чертой показаны значимые (сверхпороговые) связи, прерывистой – максимальные (при отсутствии значимых), пунктиром – дополнительные; рядом со связями между кружками приведены межклассовые оценки сходства; цифры в кружках – номера типов и подтипов по классификациям, индексы около них – внутригрупповое сходство; рядом с кружками указаны названия типов или подтипов и основных местообитаний, население которых отнесено к соответствующим таксонам, а также первые три вида – по вкладу в коэффициент Шеннона или по обилию, общее разнообразие или (рис. 2, 3), общее число встреченных видов и через косую черту – число фоновых видов, обилие которых составляет не менее 1 ос. /км^2

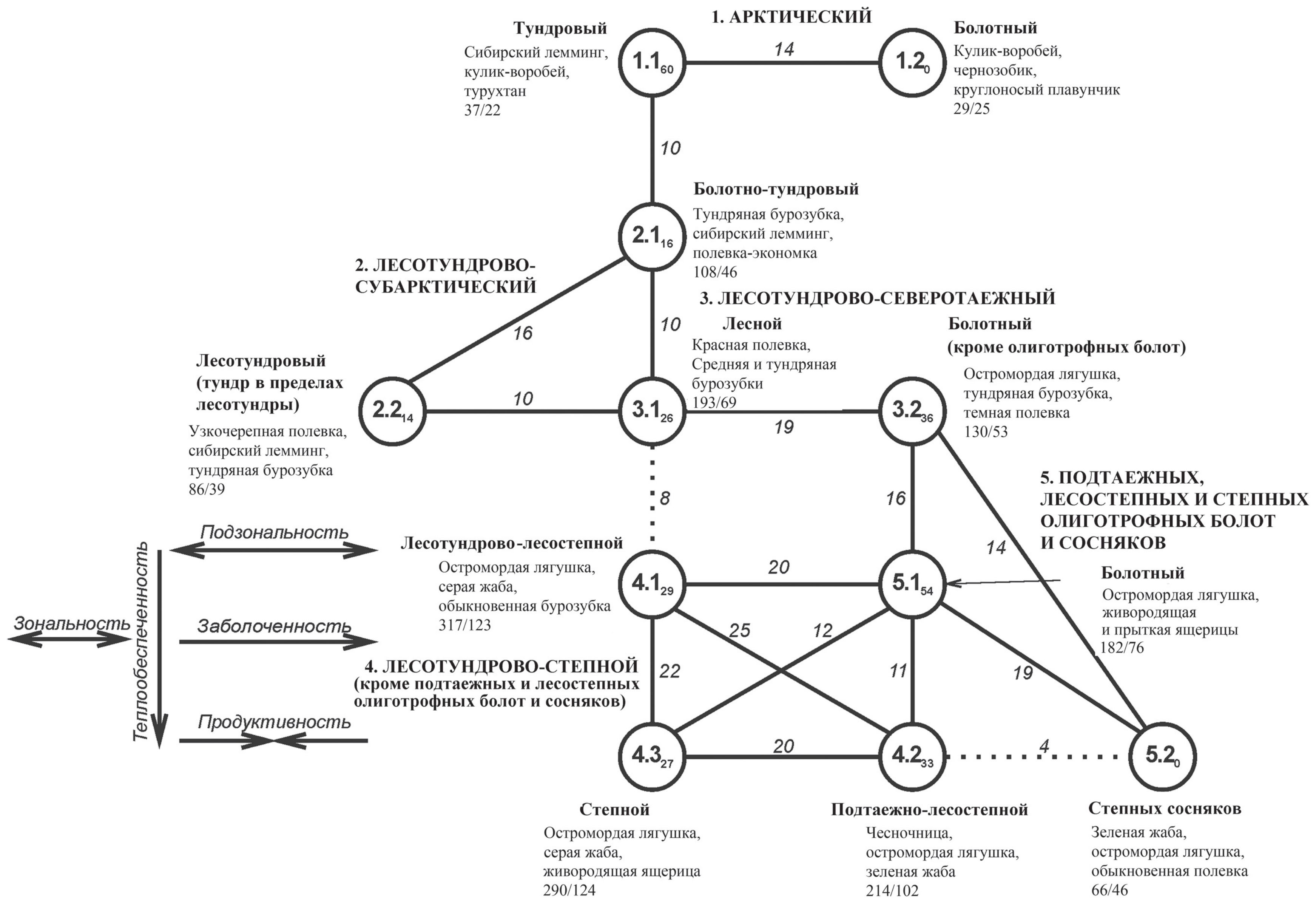

Рис. 2. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне подтипа сообществ). Условные обозначения см. в подписи к рис. 1 (полные названия подтипов и характеристики населения приведены в классификации)

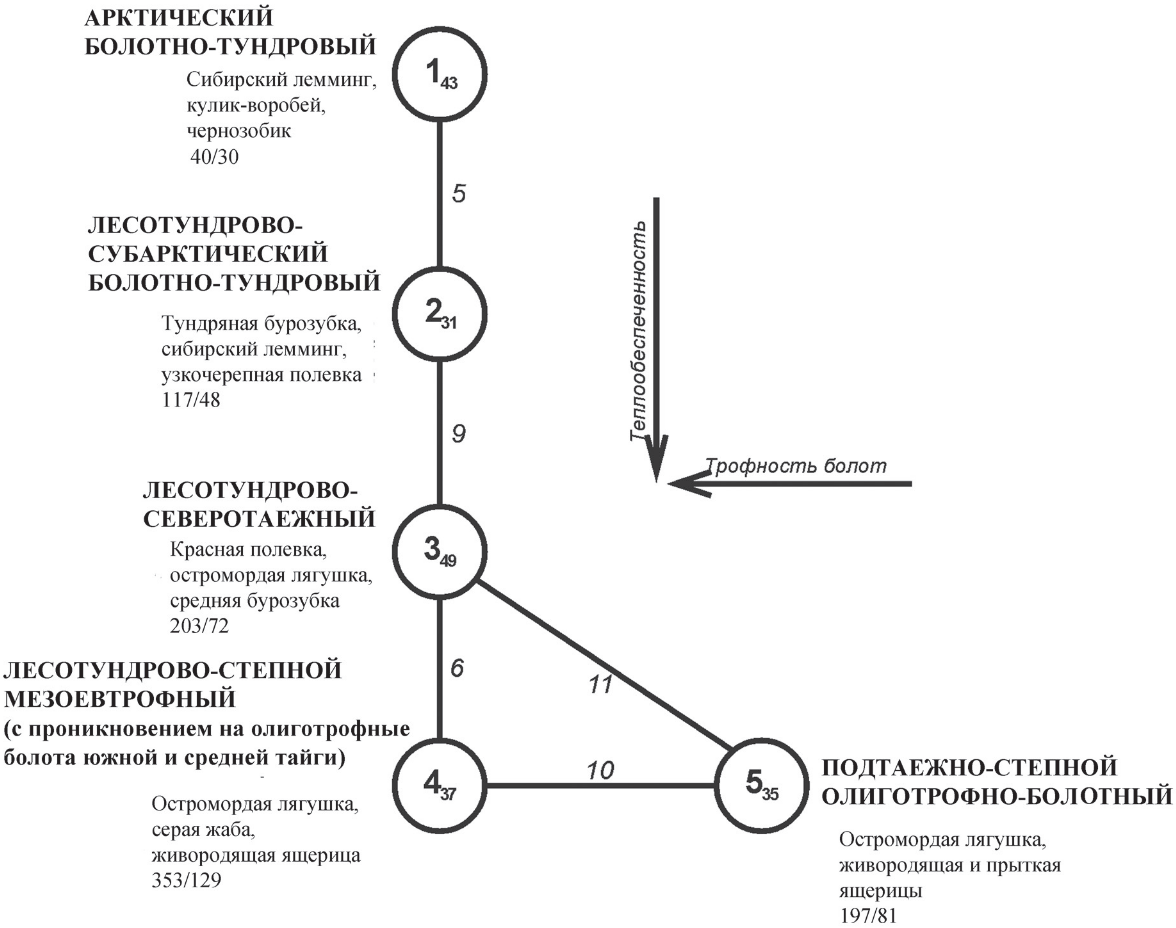

Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины (II половина лета по обилию на уровне типа сообществ). Условные обозначения см. в подписи к рис. 1

животного населения по этим показателям дает сходный результат, иллюстрируя преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако обилие при несколько более низких оценках связи четче связано с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно болот). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям одинакова, хотя по классификационным и структурным режимам оценки несколько выше при упорядочении по разнообразию. Скорее всего, эти различия обусловлены выравненностью значений в результате логарифмирования при расчете коэффициента Шеннона.

Анализ пространственных изменений разнообразия населения наземных позвоночных как в целом, так и по отдельно рассмотренным группам животных, выполненный по индексам Шеннона (по энергетике) и по обилию, дает сходный результат, иллюстрируя преимущественное влияние широтных отличий в теплообеспеченности. Однако показатели обилия при несколько более низких оценках связи четче связаны с увлажнением (заболоченностью) и трофностью биоценозов (особенно болот). Иерархия выявленных факторов среды по обоим показателям одинакова, хотя по классификационным и структурным режимам оценки несколько выше при упорядочении по вкладу в коэффициент Шеннона. Только по обилию птиц прослежено обратное соотношение, хотя различия незначительны (2% дисперсии).

Совокупность представлений о трендах, определяемых средой обитания животных, включает обычно констатацию ряда отличий: зональных и подзональных (горизонтальных на графах), провинциальных (вертикальных), диагональных в результате их интеграции, а также интра- и азональных. Групповые тренды и факторы входят в общую изменчивость и, как правило, скоррелированы с зональностью, провинциальностью, а также с интра- и азональностью. В результате формируются параллельные ряды с зонально-подзональной дифференциацией, сходной с таковой в зональных сообществах. Сходство животного населения в этих рядах выше, чем между ними.

Оценка связи неоднородности населения наземных позвоночных незастроенной суши Западно-Сибирской равнины с изменчивостью факторов среды по обилию (1) и разнообразию (2); учтенная дисперсии матриц сходства: индивидуально / нарастающим итогом)

Фактор	Птицы		Земноводные, пресмыкающиеся, мелкие млекопитающие		Все наземные позвоночные	
	1	2	1	2	1	2
Зональность, подзональность	50/50	54/54	40/40	63/63	41/41	62/62
Мерзлота	27/50	29/54	28/41	25/63	29/42	31/62
Облесенность	9/56	9/60	3/43	10/65	3/45	12/67
Увлажнение	1/57	2/61	4/43	6/67	4/45	4/68
Заливание в половодье	0,5/57	0,6/61	3/43	2/67	3/45	2/68
Минеральное питание болот	0,2/57	0,2/61	0,3/43	1/68	0,3/45	0,6/68
Множественный коэффициент корреляции	0,75	0,78	0,66	0,82	0,67	0,82
Режимы классификационные	48	41	17	47	50	48
структурные	56	51	45	59	53	63
Все режимы	57	51	45	59	54	64
Факторы и режимы	69	66	50	71	61	78
Множественный коэффициент корреляции	0,83	0,81	0,71	0,84	0,78	0,88

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, поддержаны грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00301) и частично выполнены в рамках «Программы повышения конкурентоспособности ТГУ».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121 [*Blinova T.K., Ravkin Yu.S.* Ornitofaunisticheskoe rajonirovanie Severnoj Evrazii // Sib. ekol. zhurn. 2008. T. 15. № 1. S. 101–121].

Бобров В.В., Алещенко Г.М. Схема герпетогеографического районирования России и сопредельных стран // Вопросы герпетологии. Пущино; Москва, 2001. С. 31–34 [*Bobrov V.V., Aleshchenko G.M.* Skhema gerpetogeograficheskogo rajonirovaniya Rossii i sopredel′nykh stran // Voprosy gerpetologii. Pushchino; Moskva, 2001. S. 31–34].

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 1:1500000. М., 1976 [*Il'ina I.S., Lapshina E.I., Lavrenko N.N., Mel'cer L.I., Romanova E.A., Bogoyavlenskij B.A., Makhno V.D.* Rastitel′nost′ Zapadno-Sibirskoj ravniny. Karta masshtaba 1:1500000. M., 1976].

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, 1985. 251 с. [*Il'ina I.S., Lapshina E.I., Lavrenko N.N., Mel'cer L.I., Romanova E.A., Bogoyavlenskij B.A., Makhno V.D.* Rastitel′nyj pokrov Zapadno-Sibirskoj ravniny. Novosibirsk, 1985. 251 s.].

Кузнецов Б.А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М., 1950. 176 с. [*Kuznetsov B.A.* Ocherk zoogeograficheskogo rajonirovaniya SSSR. M., 1950. 176 s.].

Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биоразнообразие и методы его оценки. М., 1999. 95 с. [*Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivolutskij D.A.* Bioraznoobrazie i metody ego otsenki. M., 1999. 95 s.].

Лебедева Н.В., Криволуцкий Д.А. География и мониторинг биоразнообразия. Раздел I. М., 2002. С. 9–75 [*Lebedeva N.V., Krivolutskij D.A.* Geografiya i monitoring bioraznoobraziya. Razdel I. M., 2002. S. 9–75].

Мекаев Ю.А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л., 1987. 121 с. [*Mekaev Yu.A.* Zoogeograficheskie kompleksy Evrazii. L., 1987. 121 s.].

Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск, 2005. 304 с. [*Ravkin E.S.,* *Ravkin Yu.S.* Ptitsy ravnin Severnoj Evrazii. Novosibirsk, 2005. 304 s.].

Равкин Ю.С., Богомолова И.Н. Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия населения земноводных, пресмыкающихся и мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Поволжский экологический журн. 2017. № 3. С. 284–297 [*Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N.* Ekologicheskaya organizatsiya prostranstvenno-tipologicheskogo raznoobraziya naseleniya zemnovodnykh, presmykayushchikhsya i melkikh mlekopitayushchikh Zapadno-Sibirskoj ravniny // Povolzhskij ekologicheskij zhurn. 2017. № 3. S. 284–297].

Равкин Ю.С., Богомолова И.Н. Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 4 (36). С. 147–163 [*Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N.* Ekologicheskaya organizatsiya prostranstvenno-tipologicheskogo raznoobraziya ornitokompleksov Zapadno-Sibirskoj ravniny // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2016. № 4 (36). S. 147–163].

Равкин Ю.С., Богомолова И.Н., Чеснокова С.В. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение IV. Наземные позвоночные // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18. № 4. С. 475–485 [*Ravkin Yu.S., Bogomolova I.N., Chesnokova S.V.* Spatial-Typological Differentiation of Ecosystems of the West-Siberian Plain. Communication IV: Terrestrial Vertebrates // Contemporary Problems of Ecology, 2011. T. 4. № 4. P. 355–365. DOI: 10.1134/S1995425511040023].

Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А., Покровская И.В., Богомолова И.Н., Цыбулин С.М., Блинов В.Н., Жуков В.С., Добротворский А.К., Блинова Т.К., Стариков В.П., Ануфриев В.М., Торопов К.В., Соловьёв С.А., Тертицкий Г.М., Шор Е.Л. Пространственно-типологическая структура населения земноводных Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10. № 5. С. 603–610 [*Ravkin Yu.S., Vartapetov L.G., Yudkin V.A., Pokrovskaya I.V., Bogomolova I.N., Tsybulin S.M., Blinov V.N., Zhukov V.S., Dobrotvorskij A.K., Blinova T.K., Starikov V.P., Anufriev V.M., Toropov K.V., Solov'yov S.A., Tertickij G.M., Shor E.L.* Prostranstvenno-tipologicheskaya struktura naseleniya zemnovodnykh Zapadno-Sibirskoj ravniny // Sib. ekol. zhurn. 2003. T. 10. № 5. S. 603–610].

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография. Новосибирск, 2008. 205 с. [*Ravkin Yu.S., Livanov S.G.* Faktornaya zoogeografiya. Novosibirsk, 2008. 205 s.].

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Миловидов С.П., Торопов К.В., Покровская И.В., Жуков В.С., Цыбулин С.М., Адам А.М., Фомин Б.Н., Ананин А.А., Блинов В.Н., Блинова Т.К., Соловьёв С.А., Шор Е.Л., Вахрушев А.А., Ануфриев В.М., Козленко А.Б., Тертицкий Г.М., Равкин Е.С. Классификация населения птиц Западно-Сибирской равнины (вторая половина лета) // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7. № 6. С. 743–754 [*Ravkin Yu.S., Yudkin V.A., Vartapetov L.G., Milovidov S.P., Toropov K.V., Pokrovskaya I.V., Zhukov V.S., Tsybulin S.M., Adam A.M., Fomin B.N., Ananin A.A., Blinov V.N., Blinova T.K., Solov'yov S.A., Shor E.L., Vakhrushev A.A., Anufriev V.M., Kozlenko A.B., Tertickij G.M., Ravkin E.S.* Klassifikatsiya naseleniya ptits Zapadno-Sibirskoj ravniny (vtoraya polovina leta) // Sib. ekol. zhurn. 2000. T. 7. № 6. S. 743–754].

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Вартапетов Л.Г., Цыбулин С.М., Торопов К.В., Куранова В.Н., Блинов В.Н., Покровская И.В., Жуков В.С., Богомолова И.Н., Блинова Т.К., Шор Е.Л., Соловьёв С.А., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Бахина Е.В., Борисович О.Б. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения земноводных (на примере Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12. № 3. С. 427–433 [*Ravkin Yu.S., Yudkin V.A., Panov V.V., Starikov V.P., Vartapetov L.G., Tsybulin S.M., Toropov K.V., Kuranova V.N., Blinov V.N., Pokrovskaya I.V., Zhukov V.S., Bogomolova I.N., Blinova T.K., Shor E.L., Solov'yov S.A., Anufriev V.M., Tertickij G.M., Bakhina E.V., Borisovich O.B.* Osobennosti kartografirovaniya i vyyavleniya prostranstvenno-tipologicheskoj struktury naseleniya zemnovodnykh (na primere Zapadnoj Sibiri) // Sib. ekol. zhurn. 2005. T. 12. № 3. S. 427–433].

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Панов В.В., Стариков В.П., Ердаков Л.Н., Вартапетов Л.Г., Богомолова И.Н., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Цыбулин С.М., Сорокина Н.В., Соловьёв С.А., Блинов В.Н., Жуков В.С., Покровская И.Н., Блинова Т.К., Торопов К.В., Сазонова И.А., Чернышова О.Н., Ануфриев В.М., Тертицкий Г.М., Москвитина Н.С., Бахина Е.В. Особенности картографирования и выявления пространственно-типологической структуры населения мелких млекопитающих (на примере Западной Сибири) // Биоразнообразие и динамика экосистем. Информационные технологии и моделирование. Интеграционные проекты. Новосибирск, 2006. Вып. 7. С. 258–276 [*Ravkin Yu.S., Yudkin V.A., Panov V.V., Starikov V.P., Erdakov L.N., Vartapetov L.G., Bogomolova I.N., Il'yashenko V.B., Onishchenko S.S., Tsybulin S.M., Sorokina N.V., Solov'yov S.A., Blinov V.N., Zhukov V.S., Pokrovskaya I.N., Blinova T.K., Toropov K.V., Sazonova I.A., Chernyshova O.N., Anufriev V.M., Tertickij G.M., Moskvitina N.S., Bakhina E.V.* Osobennosti kartografirovaniya i vyyavleniya prostranstvenno-tipologicheskoj struktury naseleniya melkikh mlekopitayushchikh (na primere Zapadnoj Sibiri) // Bioraznoobrazie i dinamika ekosistem. Informacionnye tekhnologii i modelirovanie. Integratsionnye proekty. Novosibirsk, 2006. Vyp. 7. S. 258–276].

Равкин Ю.С., Юдкин В.А., Цыбулин С.М., Куранова В.Н., Борисович О.Б., Булахова Н.А., Патраков С.В., Шамгунова Р.Р. Пространственно-типологическая структура и картографирование населения пресмыкающихся Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14. № 4. С. 557–565 [*Ravkin Yu.S., Yudkin V.A., Tsybulin S.M., Kuranova V.N., Borisovich O.B., Bulakhova N.A., Patrakov S.V., Shamgunova R.R.* Prostranstvenno-tipologicheskaya struktura i kartografirovanie naseleniya presmykayushchikhsya Zapadnoj Sibiri // Sib. ekol. zhurn. 2007. T. 14, № 4. S. 557–565.].

Северцов Н.А. О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка // Известия РГО. 1877. Т. 13. Вып. 3. С. 125–155 [*Severtsov N.A.* O zoologicheskikh (preimushchestvenno ornitologicheskikh) oblastyakh vnetropicheskikh chastej nashego materika // Izvestiya RGO. 1877. T. 13. Vyp. 3. S. 125–155].

Семенов-Тян-Шанский А.П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М.; Л., 1936. 16 с. [*Semenov-Tyan-Shanskij A.P.* Predely i zoogeograficheskie podrazdeleniya Palearkticheskoj oblasti dlya nazemnykh sukhoputnykh zhivotnykh na osnovanii geograficheskogo raspredeleniya zhestkokrylykh nasekomykh. M.; L., 1936. 16 s.].

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

Поступила в редакцию / Received 07.12.2017
Принята к публикации / Accepted 06.02.2018

ENVIRONMENTAL ORGANIZATION OF SPATIAL-TYPOLOGICAL DIVERSITY OF THE COMMUNITIES OF TERRESTRIAL VERTEBRATES OF THE WEST-SIBERIAN PLAIN

Yu.S. Ravkin[1], *I.N. Bogomolova*[2]

An analysis of the spatial variability of the diversity of the assemblages of terrestrial vertebrates in the West-Siberian Plain is carried out. Comparing the results of calculation of Shannon indices (energy) and abundance value according to the considered classes of animals separately and and the community as a whole. In General, similar results illustrate the predominant influence of latitudinal differences in heat provision. However, indices of abundance at lower assessments more clearly linked to moisture (waterlogged) and the trophicity of the ecological communities (especially wetlands). The hierarchy of the identified environmental factors for both indicators, usually the same. Assessment on the classification and structural regimes , as well as overall performance of submissions is slightly higher when arranged by the contribution to the coefficient of the Shannon. Only the abundance of birds traced an inverse relationship, although the differences are minor (2% of the variance). A set of ideas about the trends defined by the habitat of animals, usually includes a statement of some differences. This is the zonal and under-zone differences (horizontal graphs), provincial (vertical) and diagonal as a result of their integration, as well as intra- and azonal. As a result, formed of parallel rows of zonal-subzonal differentiation, similar to that in zonal communities. The similarity of the animal communities of these ranks higher than between them.

Key words: Terrestrial Vertebrates; abundance; Shannon coefficient; cluster analysis; factors; relation; linear quality approximation.

Acknowledgement. The study, which served as the basis for the present communication, supported by the RFBR grant (№ 16-04-00301) and partly performed in the framework of the "Programme of increasing of competitiveness of TSU".

[1] Ravkin Yuri Solomonovich, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Tomsk State University (zm.nsc@yandex.ru); [2] Bogomolova Irina Nikolaevna, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (i3335907@mail.ru).