

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РАН

На правах рукописи

УДК 599.323.5

Кислый Александр Александрович

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ  
ЛЕСНЫХ И СЕРЫХ ПОЛЕВОК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор,  
Равкин Юрий Соломонович

Новосибирск – 2020

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	9
1.1. Места и методы сбора материалов, объем использованных данных. ....	9
1.2. Методы и подходы к обработке данных .....	12
ГЛАВА 2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ .....	19
2.1. Красно-серая полевка <i>Myodes rufocanus</i> (Sundevall, 1846) .....	20
2.2. Рыжая полевка <i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780) .....	27
2.3. Красная полевка <i>Myodes rutilus</i> (Pallas, 1779).....	34
2.4. Узкочерепная полевка <i>Microtus gregalis</i> (Pallas, 1779).....	44
2.5. Обыкновенная <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778) и восточноевропейская <i>M.</i> <i>rossiameridionalis</i> (Ognev, 1924) полевки.....	52
2.6. Темная полевка <i>Microtus agrestis</i> (Linnaeus, 1761) .....	59
2.7. Полевка-экономка <i>Microtus oeconomus</i> (Pallas, 1776) .....	68
2.8. Монгольская полевка <i>Microtus mongolicus</i> (Radde, 1861) .....	77
2.9. Полевка Миддендорфа <i>Microtus middendorffi</i> (Poljakov, 1881).....	77
2.10. Сравнительный анализ силы и общности связи выявленных градиентов среды с распределением широко распространенных видов .....	78
ГЛАВА 3. ЧИСЛЕННОСТЬ .....	81
ГЛАВА 4. КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ПО СХОДСТВУ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ..	98
ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ .....	104
ВЫВОДЫ .....	113
ЛИТЕРАТУРА.....	115

## ВВЕДЕНИЕ

*Актуальность.* Распределение мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Западной Сибири в целом по территории проанализировано достаточно подробно (Равкин и др., 1996, 2014). По отдельным видам оно рассмотрено лишь в некоторых природных зонах и горных провинциях или на еще более локальных территориях (Лобанова, 1978; Лукьянова, 1980; Пучковский, 1984; Вознийчук и др., 2006; Виноградов, 2010; Макаров, Шапетько, 2010; Соколова, Соколов, Штро, 2011; Долговых, Кеденов, Богомолова, 2013; Морозкина, Стариков, 2015; Нурмагобетова, Дериглазов, Скотников, 2017 и другие). При этом обычно рассматривали лишь главные предпочтения видов, характеризующие их экологическую нишу в изучаемой группе биоценозов. Это уместно скорее при анализе распределения птиц, которые в силу высокой мобильности могут избегать менее благоприятные ландшафты (Равкин Ю.С., 1973, 1976, 1978; Вартапетов, 1984; Юдкин, 2000; Ливанов, 2003; Равкин Е.С., 2003; Торопов, 2008; Блинова, Равкин Ю.С., 2009; Цыбулин, 2009; Бочкарева, Ливанов, 2013 и другие). Распределение лесных и серых полевков (как и мелких млекопитающих в целом) носит менее определенный характер: зверьки чаще вынуждены заселять смежные географически, а не биотопически близкие предпочитаемым ландшафтам местообитания. Эта особенность данной группы животных определяет важность изучения их территориальных предпочтений, особенно в условиях недоступности наиболее привлекательных геоботанических комплексов.

Свойственные мелким млекопитающим значительные межгодовые различия в численности зачастую затрудняют выявление биотопических предпочтений отдельных видов. Изменения обилия по местообитаниям могут быть следствием разной степени их привлекательности для животных, несовпадения фаз циклов численности в разные годы, неочевидных локальных особенностей условий среды в отдельных точках, либо, нередко, некоторых разночтений в методике проведения учетов среди специалистов. Усреднение многолетних сведений об

обилии лесных и серых полевков и обобщение рассматриваемых местообитаний до уровня групп выделов геоботанических карт позволяет в некоторой степени нивелировать межгодовые и локальные колебания численности исследуемых видов, а значит детальнее выявлять широкомасштабные закономерности их ландшафтного распределения. При этом такой подход к обработке результатов полевых работ дает возможность обобщения значительного объема материалов Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, собранных разными специалистами за длительный период времени.

Использованные в исследовании методы и программное обеспечение специально разработаны и апробированы для решения задач по выявлению пространственно-типологической изменчивости животного населения по результатам количественных учётов (Равкин, Ливанов, 2008). Обычно такие исследования проводят по отдельным параметрам биоразнообразия, например, при исследовании изменений по широтному градиенту (Willig et al., 2003). При этом, как правило, используют данные по видовому богатству тех или иных групп животных или растений по квадратам земной поверхности или океана (Simpson, 1964; Currie, 1991; Gaston et al., 2007; Zamora, Varea-Azcon, 2015). Нередко подобные работы ведут для изучения влияния отдельных, заданных исследователем, факторов, например, пожаров, вырубки лесов, особенностей снежного покрова, высотной поясности и других (Ивантер, Курхинен, 2016; Васильева и др., 2017; Domine et al., 2018; Cunillera-Montcusi et al., 2019).

Применение населенческих методов и подходов при анализе повидовых особенностей распределения позволяет выявить минимальный набор основных структурообразующих факторов среды и их сочетаний, избавляя от необходимости оценки силы и общности связи большого количества субъективно заданных градиентов среды с неоднородностью обилия. Кроме того, ранжирование местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности для отдельных видов лесных и серых полевков приводит к возможности замены условно исходного обилия на средние по таксонам классификации значения. Использование этих индивидуальных для каждого вида «среднебалльных»

значений минимизирует долю межгодовых и частных отличий в неоднородности значений населенческих показателей лесных и серых полевков в целом, что приводит к более корректным результатам анализа изменчивости населения исследуемых грызунов и их сходства в распределении.

Результаты изучения распределения и населения лесных и серых полевков Западной Сибири позволяют внести изменения в Красные книги соответствующих регионов, учитывать роль полевков в поддержании эпидемических и эпизоотических очагов и угроз, отслеживать последствия антропогенной трансформации экосистем. Мелкие млекопитающие служат кормовой базой охотничье-промысловых зверей и краснокнижных хищников, поэтому сведения о численности грызунов могут быть использованы для оценки благополучия популяций зависящих от них видов. Это увеличивает актуальность изучения пространственной неоднородности обилия и численности лесных и серых полевков как компонента зоологического мониторинга позвоночных животных в целом.

**Цель и задачи исследования.** Цель диссертационной работы заключается в изучении пространственной неоднородности обилия и численности лесных *Myodes* (Pallas, 1779) и серых *Microtus* (Schrank, 1798) полевков Западной Сибири. Для достижения указанной цели поставлены следующие задачи:

- выполнить классификации местообитаний Западной Сибири по степени их благоприятности отдельно для каждого из широко распространенных видов лесных и серых полевков;
- оценить численность каждого из видов лесных и серых полевков в Западной Сибири;
- классифицировать все виды лесных и серых полевков в целом по сходству их распределения по Западной Сибири;
- выполнить классификацию населения лесных и серых полевков и оценить силу связи изменчивости среды и их сообществ;

- проанализировать отличия в классификациях по сходству распределения и неоднородности населения лесных и серых полевков, выполненных с использованием условно исходных и усредненных показателей обилия.

***Основные положения, выносимые на защиту.***

1. Использование населенческих методов и подходов при изучении распределения отдельных видов мелких млекопитающих позволяет корректнее и с большей степенью обобщения описать распределение каждого из них на равнинных и горных территориях Западной Сибири, выявить определяющие его факторы среды, оценить их иерархию по силе и общности связи с неоднородностью обилия группы в целом.

2. В целом по равнинным и горным территориям Западной Сибири наибольшее влияние на пространственные отличия обилия и численности как отдельных видов лесных и серых полевков, так и всей группы в целом оказывают широтные и высотные характеристики тепло- и влагообеспеченности, в основном, через специфику растительного покрова.

3. Использование средних по таксонам повидовых классификаций сведений об обилии лесных и серых полевков позволяет существенно сгладить межгодовые и локальные (частные) колебания их численности по территории. Это увеличивает четкость представлений о биотопическом предпочтении видов при большей информативности получаемых результатов.

***Научная новизна.*** Населенческие методы и подходы впервые применены для изучения распределения отдельных видов мелких млекопитающих, а не всей группы в целом. Впервые выявлены основные факторы среды и их сочетания, связанные с распределением каждого из видов, оценена корреляция этих факторов с пространственной неоднородностью обилия. Для решения поставленных задач скорректирована часть принятых в факторной классификации приемов обработки данных. Впервые выполнены классификации населения и вариантов распределения видов мелких млекопитающих с использованием показателей обилия, полученных с помощью повидовых классификаций местообитаний по степени их благоприятности.

**Теоретическое и практическое значение.** Материалы диссертации, помимо их научно-познавательного значения, могут служить для мониторинга изменений населения и распределения лесных и серых полевок, оценки антропогенной трансформации их сообществ. В силу роли грызунов в питании хищных животных, результаты исследования имеют значение при решении проблем сохранения ценных охотничьих и краснокнижных видов млекопитающих и птиц. Изложенные в работе представления могут быть включены в курс лекций по зоологии позвоночных, биогеографии и экологии высших учебных заведений.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов определена использованием стандартных методов сбора и обработки материала. Объем используемых данных достаточен для решения поставленных задач. Методическая база проведенных исследований соответствует поставленным задачам. При анализе полученных результатов применены корректные статистические методы.

**Апробация работы.** Материалы диссертации доложены и обсуждены на II Всероссийской научно-практической конференции «Человек и природа: грани гармонии и углы соприкосновения» (Комсомольск-на-Амуре, 2013); XX Международной научной школе-конференции студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2016); Международной научно-практической конференции «Экологические чтения – 2017» (Омск, 2017); VII Международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2018); Международной конференции «Актуальные вопросы биогеографии» (Санкт-Петербург, 2018); Всероссийской научной конференции «Региональные проблемы экологии и охраны животного мира» (Улан-Удэ, 2019).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе шесть – в журналах, рекомендованных для публикации ВАК, три из которых из списков Web of Science и Scopus.

**Личный вклад автора.** Автором диссертации собраны материалы по обилию мелких млекопитающих за пять лет (с 2012 по 2016 гг.) в 41

местообитании южной тайги и лесостепной зоны. Объем выполненных учетных работ – около шести тысяч цилиндро-суток. Заимствование сведений проведено в соответствии с правилами Банка данных лаборатории зоологического мониторинга. Анализ и обобщение материалов осуществлялись автором при консультации с научным руководителем.

**Объём и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Общий объём рукописи составил 127 машинописных страниц. Работа иллюстрирована 30 рисунками и содержит 22 таблицы. Список использованной литературы включает 120 источников, в том числе 25 зарубежных.

**Благодарности.** Соискатель глубоко признателен д.б.н. В.П. Старикову (СурГУ), д.б.н. С.М. Цыбулину, к.б.н. В.В. Панову, д.б.н. В.А. Юдкину, д.б.н. Л.Г. Вартапетову (ИСиЭЖ СО РАН), д.б.н. С.А. Соловьеву (ОмГУ им. Ф.М. Достоевского) и другим вкладчикам Банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, разрешившим использование их материалов по обилию мелких млекопитающих Западной Сибири. Автор благодарен за помощь: к.б.н. А.А. Одинцовой (ИСиЭЖ СО РАН) – при освоении методик учета мелких млекопитающих, к.б.н. О.А. Одинцеву (ОмГПУ) – во время проведения учетов в 2012–2016 гг., А.В. Макарову (ИСиЭЖ СО РАН) – при освоении методов камеральной обработки зверьков, д.б.н. В.М. Ефимову и И.Н. Богомоловой (ИСиЭЖ СО РАН) за рекомендации по статистической обработке данных, а также всем сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН за конструктивные советы при обсуждении результатов исследования и общую поддержку. Соискатель выражает особую благодарность научному руководителю – д.б.н. Ю.С. Равкину за консультации и поддержку на всех этапах выполнения работы.



## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 1.1. Места и методы сбора материалов, объем использованных данных.

В работе использованы сведения об обилии мелких млекопитающих Западной Сибири в границах, описанных М.И. Помусом и Г.Д. Рихтером (Западная Сибирь, 1963). В нее входят Западно-Сибирская равнина и часть гор Южной Сибири: Кузнецкий Алатау, Салаирский кряж и Горная Шория, объединенная в Кузнецко-Салаирскую горную область (Михайлов, Гвоздецкий, 1978), а также Алтайская горная область.

Отлов мелких млекопитающих проведен ловчими канавками (Снигиревская, 1939; Попов, 1945; Формозов, 1948; Наумов, 1955; Равкин, Ливанов, 2008). Для этого в выбранных местообитаниях выкапывали канавки глубиной до 30 см длиной в 50 м. На дне устанавливали пластиковые или металлические цилиндры, на четверть наполненные четырехпроцентным раствором формальдегида. В биотопах с избыточной увлажненностью, где невозможно выкопать канавки, использовали ловчие заборчики (Охотина, Костенко, 1974). Кроме того, часть данных по грызунам собрана на ловушко-линиях (Шнитников, 1929; Юргенсон, 1934, 1939; Elton et al., 1931). Все показатели обилия даны в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.с.). Для этого число особей грызунов на 100 давилко-суток сначала приведено к их количеству на 1 км<sup>2</sup> (умножением на 400; Никифоров, 1963), а потом уменьшено в 145 раз (множитель для перевода со 100 ц.с. на 1 км<sup>2</sup>; Равкин, Ливанов, 2008).

Все материалы собраны как правило с 16 июля по 31 августа в период с 1954 по 2016 гг. на Западно-Сибирской равнине (рис. 1), в Алтайской и Кузнецко-Салаирской горных областях (рис. 2).

Кроме личных данных, в работе использованы сведения об обилии мелких млекопитающих Западной Сибири из литературных источников (Никифоров, Наумов, Бабенко, 1968; Равкин, Лукьянова, 1976; Глотов и др., 1978; Юдин, Галкина, Потапкина, 1979; Лукьянова, 1980; Вартапетов, 1982; Сапогов, 1983;

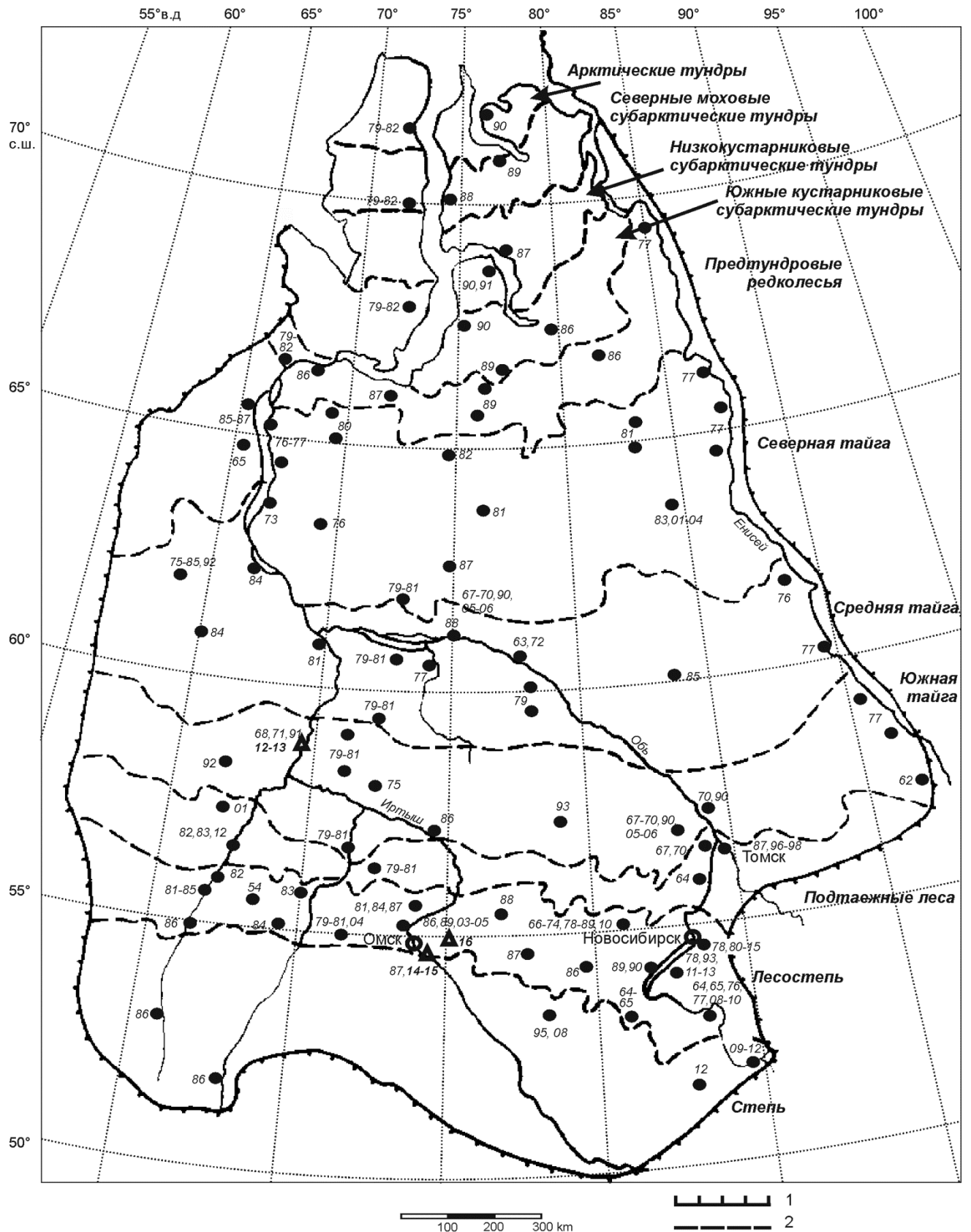


Рис. 1. Места и годы учетов обилия мелких млекопитающих на Западно-Сибирской равнине.

54–99, 00–16 – соответственно 1954–1999 и 2000–2016 годы проведения учетов. Границы: 1 – равнины, 2 – зон, подзон и подзональных полос. Треугольниками обозначены места проведения учетов автором в годы, выделенные полужирным шрифтом.

Пучковский, 1984; Равкин и др., 1985, 1996, 2006; Стариков, 1985; Вознийчук и др., 2006; Виноградов, 2007; Цыбулин, Богомолова, 2012; Одинцева, 2013; Кислый, Макаров, Одинцев, 2014) и неопубликованные материалы вкладчиков банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.



Рис. 2. Места и годы учетов обилия мелких млекопитающих в Кузнецко-Салаирской и Алтайской горных областях

54–99, 00–16 – соответственно 1954–1999 и 2000–2016 годы проведения учетов. Границы: 1 – горных областей, 2 – провинций.

В общей сложности проанализированы результаты учета мелких млекопитающих в 3479 биотопах, считая места повторного сбора данных в аналогичных местообитаниях в разные годы (табл. 1). Всего в сборе материалов участвовали 80 специалистов.

**Количество использованных результатов учетов мелких млекопитающих на равнинных и горных территориях Западной Сибири**

№	Зоны (1–4), подзоны (1.1–2.5) и подзональные полосы (1.2.1–2.2.2) равнины; горные области (5, 6) и провинции (5.1–6.3)	Количество проб
1	Тундровая зона	65
1.1	Арктические тундры	7
1.2	Субарктические тундры	58
1.2.1	Северные моховые субарктические тундры	19
1.2.2	Низкокустарниковые субарктические тундры	16
1.2.3	Южные кустарниковые субарктические тундры	23
2	Лесная зона	955
2.1	Предтундровые редколесья	23
2.2	Северная тайга	192
2.2.1	Северотаежные редкостойные леса	115
2.2.2	Типичная северная тайга	77
2.3	Средняя тайга	157
2.4	Южная тайга	348
2.5	Подтаежные леса	235
3	Лесостепная зона	1337
4	Степная зона	75
<b>Западно-Сибирская равнина в целом</b>		<b>2432</b>
5	Алтайская горная область	673
<b>Провинции</b>		
5.1	Северо-Предалтайская	33
5.2	Северо-Западная	8
5.3	Северная	276
5.4	Северо-Восточная	138
5.5	Центральная	143
5.6	Восточная	30
5.7	Юго-Восточная	45
6	Кузнецко-Салаирская горная область	374
<b>Провинции</b>		
6.1	Салаирская	9
6.2	Кузнецкая котловина	176
6.3	Кузнецкий Алатау	189
<b>Горные территории в целом</b>		<b>1047</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>		<b>3479</b>

### 1.2. Методы и подходы к обработке данных

Методы и подходы, обычно используемые для анализа территориальной изменчивости населения в целом, применены для изучения пространственной неоднородности обилия отдельно взятых видов при описании распределения лесных и серых полевков. Эти подходы и программное обеспечение позволяют

закрепить в жестких рамках, с помощью факторной классификации, разделение местообитаний по сходству в обилии вида 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 отдельными факторами среды и природно-антропогенными режимами, как их неразделимыми сочетаниями. Это сокращает список факторов по сравнению с напрямую проверяемым на степень корреляции с распределением, минимизирует систему условий среды, с которыми связано распределение животных. Одинаковая степень формализации методов и подходов при изучении размещения разных видов животных приводит к получению сравнимых результатов и, в дальнейшем, к возможности их корректного обобщения.

Мелким млекопитающим свойственны значительные межгодовые отличия численности, носящие, в основном, циклический характер (Ивантер 1975; Башенина, 1977; Жигальский, 1989; Жигальский, Бернштейн, 1990; Межжерин, Емельянов, Михалевич, 1991; Шилов, 1991; Садыков, Бененсон, 1992; Малышев, 2011; Гашев, 2013; Batzli, 2001; Erb, Boyce, Stenseth, 2003; Vinogradov, 2009 и другие). Кроме временной неоднородности, выявление биотопических предпочтений этой группы животных затруднено частными особенностями мест проведения учетов: биотопической спецификой обследованных ландшафтов и индивидуальными для каждого исследователя подходами к организации сбора данных. Для нивелирования межгодовых и частных территориальных отличий обилия мелких млекопитающих обычно применяют усреднение материалов (рис. 3). Следующим этапом трансформирования материалов служит замена усредненных показателей обилия на средние по видовым таксонам классификаций местообитаний по степени их благоприятности.

Для упрощения описания показатели после усреднения по годам и группам выделов карт растительности в дальнейшем считали условно исходными, а усредненные после классификации местообитаний по благоприятности для отдельных видов – средними значениями.

### Сведения об обилии вида и способы выравнивания показателей

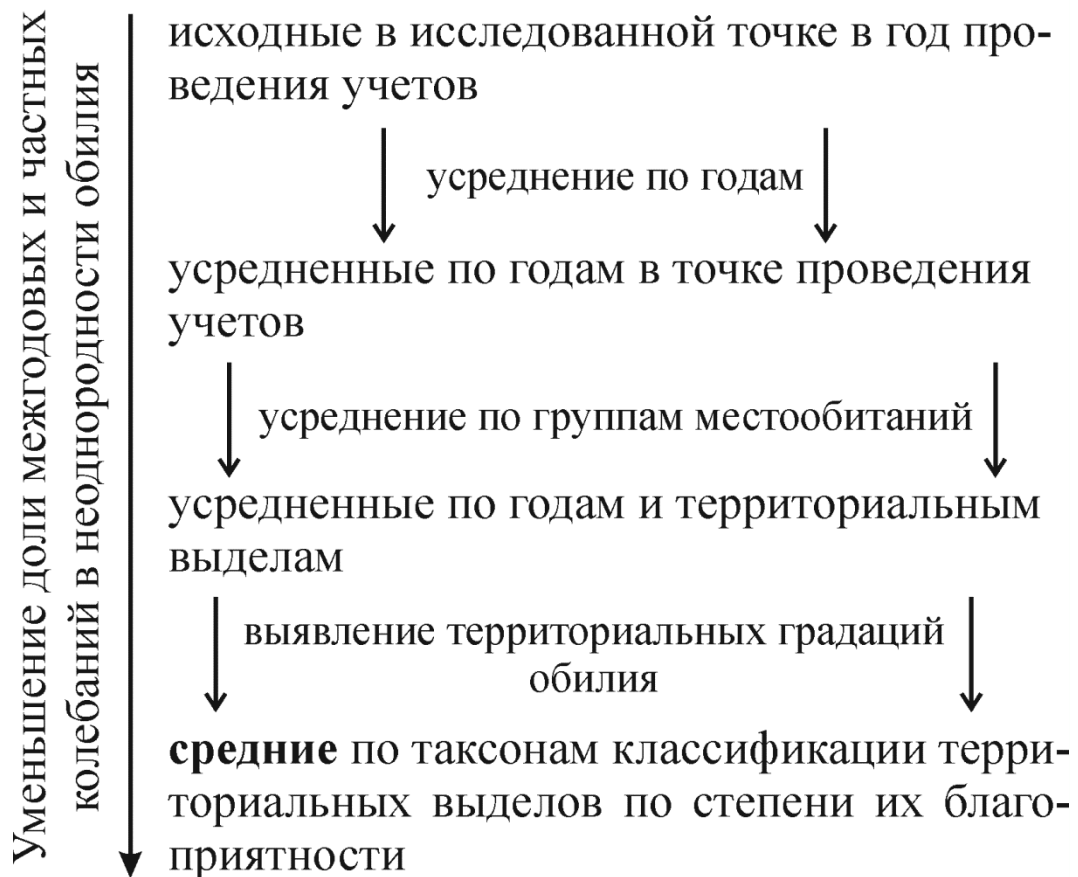


Рис. 3. Приемы уменьшения доли межгодовых и частных колебаний в неоднородности обилия вида.

При описании распределения мелких млекопитающих использованы, как правило, многолетние материалы, усредненные за все годы проведения учетов по группам выделов растительности Западной-Сибирской равнины (Ильина и др., 1985) отдельно по зонам и подзонам. Подзона субарктических тундр при анализе распределения разделена на три подзональные полосы в соответствии со схемой геоботанического районирования (Ильина и др., 1976). Кроме того, на подзональные полосы разделена и северная тайга: 1 – редкостойные лиственничные и лиственнично-еловые леса, 2 – северотаежные лиственнично-кедровые и сосновые леса, т.е. северотаежные редколесья и типичная северная тайга. Описание распределения видов, населяющих обе группы ландшафтов, дано по северной тайге в целом.

Для горной части исследованной территории материалы усреднены по выделам рукописной карты В.П. Седельникова «Экосистемы республики Алтай» отдельно по провинциям с уточнением по «Ландшафтной карте Алтае-Саянского экорегиона» (2001). Все эти усреднения в значительной мере способствуют выравниванию межгодовых и локальных колебаний показателей обилия исследуемых видов. В указанные в легенде карты и диссертации группы выделов входят коренные формации и их ближайшие производные, за исключением 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 ее ближайшим производным, исключая выделы с участками пахотных земель. Все усредненные показатели рассчитаны как простые средние, без учета соотношения площадей исходных местообитаний.

Вид 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, чрезвычайно редким – менее 0.01 (Кузякин, 1962).

Пространственно-типологическая организация населения и распределения отдельных видов и их групп выявлена с помощью одного из методов кластерного анализа с использованием программы «Факторная классификация» (Трофимов, 1976). В качестве меры сходства взят коэффициент Жаккара (Jaccard, 1902) для количественных признаков (Наумов, 1964). Алгоритм этой программы предусматривает агрегацию всех имеющихся проб в заданное 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 сопоставляют и выбирают ту пару строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжают до тех пор, пока учитываемая им дисперсия возрастает (Трофимов, Равкин, 1980). Сформированные при этом крупные группы

с помощью той же программы при необходимости могут быть дополнительно разделены на подгруппы.

После формализованного разбиения состав выделенных классов идеализирован, т.е. концептуально переработан. Для этого отклоняющиеся от выявленной 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 населения и местообитаний по степени их благоприятности для каждого вида прослежено влияние факторов среды, определяющих неоднородность населения и обилие отдельных видов соответственно. Так, например, отнесение при кластерном анализе в разные таксоны классификации лесных и тундровых местообитаний дает основание выделить как отдельные факторы тип растительности и степень облесенности. Оценка связи полученных представлений о населении и распределении мелких млекопитающих с факторами среды и режимами, как совокупностью неразделимых сочетаний факторов, проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи (Равкин и др., 1978). Она не требует количественной оценки проявления факторов среды, достаточно их балльной оценки или неранжированных признаков (Равкин, Ливанов, 2008).

Использование метода факторной классификации в изучении распределения каждого вида отдельно вызвало необходимость некоторой корректировки методики расчетов. Так, нулевое обилие дает нулевые значения коэффициента сходства, то есть 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 кластеров. Для устранения подобных



искажений нулевые варианты объединены с ближайшей по условиям среды группой выделов с отличным от нуля обилием.

Зоогеографическое значение исследования состоит в выявлении общих закономерностей распределения и неоднородности населения исследуемых видов и факторов среды, коррелирующих с пространственной изменчивостью их обилия. Поэтому предварительное разделение Западной Сибири на местообитания, а также ключевые участки и время наблюдений должны быть едиными для всех исследуемых видов. Таким образом, оценка силы и общности связи факторов среды с распределением отдельных видов проведена не по населенной видом части Западной Сибири, а по всему региону в целом. Нулевые значения для всех проб зон, подзон, подзональных полос и горных провинций, где вид не встречен, заменены при классификации местообитаний на бесконечно малую величину обилия (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения). Это приводит к их объединению в один класс. Оценка информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по реальному условно исходному обилию, без такой замены. Этот подход облегчает составление классификаций, но несколько завышает оценку информативности факторов, связанных с широтным (на равнине) и провинциальным (в горах) компонентами неоднородности обилия, в ущерб более локальным закономерностям распределения (Кислый и др., 2019). Так как эти изменения нарастают с уменьшением доли населенной видом исследуемой территории, классификации местообитаний по степени их благоприятности выполнены только для широко распространенных в Западной Сибири видов.

Выполнение классификаций местообитаний по степени их благоприятности для каждого из видов приводит к следующему этапу трансформации исходных материалов (рис. 3). Он состоит в замене условно исходных показателей обилия животных по группам выделов карт растительности на средние показатели по таксонам этих классификаций местообитаний. В матрицу усредненного обилия лесных и серых полевков показатели полевков монгольской и Миддендорфа, населяющих локальные участки исследованной территории, перенесены из

матрицы условно исходного обилия без изменений. Такой подход к обработке дает возможность включить в одну совокупность количественные показатели размещения животных разных по изученности территорий и минимизировать межгодовую и индивидуальную изменчивость обилия видов. Использование полученных усредненных показателей для расчета матриц биотопического сходства в обилии позволяет детальнее выявить закономерности неоднородности населения и распределения мелких млекопитающих в целом.

Оценка численности лесных и серых полевков на исследованной территории в целом, ее относительная ошибка и доверительные интервалы рассчитаны при доверительной вероятности 0.9 по Е. С. Равкину и Н. Г. Челинцеву (1990).

Распространение классифицированных по степени оптимальности для вида местообитаний, исключая селитебные, а также показатели общей численности лесных и серых полевков в Западной Сибири в целом и отдельно в горах отражены на картах масштаба 1: 30 000 000 и 1: 10 000 000 соответственно, выполненных в нормальной равнопромежуточной конической проекции Каврайского.

Все значения показателей, равные или большие 0.95, округлены до целых, а меньшие – до первой ненулевой цифры.

Русские и латинские названия родов и видов даны по И.Я. Павлинову (2019).

## ГЛАВА 2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

В ходе исследования проанализированы особенности распределения 10 видов подсемейства Полевочьих Arvicolinae (Gray, 1821), принадлежащих к двум родам и шести под родам (Павлинов, 2019).

Род Полевки лесные *Myodes* (Pallas, 1779).

Подрод *Craseomys* (Miller, 1900):

1 – красно-серая полевка *Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846).

Подрод *Myodes s. str.:*

2 – рыжая полевка *M. glareolus* (Schreber, 1780),

3 – красная полевка *M. rutilus* (Pallas, 1779).

Род Полевки серые *Microtus* (Schränk, 1798).

Подрод *Stenocranius* (Kastschenko, 1901):

4 – узкочерепная полевка *M. gregalis* (Pallas, 1779).

Подрод *Microtus s. str.:*

5 – обыкновенная полевка *M. arvalis* (Pallas, 1778),

6 – восточноевропейская полевка *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924).

Подрод *Agricola* (Blasius, 1857):

7 – темная полевка *M. agrestis* (Linnaeus, 1761).

Подрод *Alexandromys* (Ognev, 1914):

8 – полевка-экономка *M. oeconomus* (Pallas, 1776),

9 – монгольская полевка *M. mongolicus* (Radde, 1861),

10 – полевка Миддендорфа *M. middendorffi* (Poljakov, 1881).

Классификации местообитаний по степени их благоприятности составлены для восьми видов, исключая полевок монгольскую и Миддендорфа, чье локальное распространение не позволяет в полной мере использовать населенческие методы и подходы при изучении их распределения в целом по Западной Сибири.

## 2.1. Красно-серая полевка *Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846)

Красно-серая полевка обитает в лесах, часто в долинах рек, где, как правило, предпочитает густые заросли. Питается вегетативными частями трав, кустарничками и ягодами (Соколов, 1977, Henttonen, Viitala, 1982; Sulkava, 1999; Christensen, Hörnfeldt, 2006). Обычна в горно-таежных ельниках и кедрачах, по речным долинам проникает в равнинную и горную тундры (Павлинов, 2019). На Западно-Сибирской равнине эта полевка встречается от лесотундровых редколесий до лесостепи, при этом больше всего ее в средней и южной тайге. От северной границы распространения до средней тайги красно-серая полевка предпочитает внепойменные незаболоченные местообитания, южнее – поймы крупных рек. На болотах ее обилие незначительно, кроме как в южной тайге и лесостепной зоне (Равкин и др., 1996). В горах юга Сибири эта полевка наиболее многочисленна в темнохвойных лесах, в поросших кедром крупнокаменистых осыпях и подгольцовых редколесьях (Виноградов, 2012).

В целом по Западной Сибири красно-серая полевка обычна (1 особь/ 100 ц.с.<sup>1</sup>), а на равнине – редка (0.9). Здесь она населяет лесную, лесостепную и степную зоны.

В предтундровых редколесьях эта полевка в среднем чрезвычайно редка (0.007) и встречена лишь в лиственничных редколесьях (0.03). В северной тайге красно-серой полевки уже значительно больше (0.2). Здесь она обычна в лиственничных редкостойных лесах (1), редка в темнохвойной тайге (0.2), очень редка – в сосняках (0.01) и в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.02). В лиственничных редколесьях, селитебных местообитаниях<sup>2</sup> и на болотах эта полевка не встречена.

В целом по средней тайге красно-серая полевка редка (0.4). Чаще ее ловили в темнохвойной тайге и лугово-кустарниково-лесных сообществах долин

---

<sup>1</sup> Далее в тексте этот показатель приведен без наименования.

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

притоков крупных рек (по 1). Вдвое меньше ее в мелколиственных и сосновых лесах, а также в селитебных местообитаниях, втрое меньше – на верховых болотах. Обитание этой полевки в лесо-кустарниково-соровых сообществах пойм крупных рек и на переходных болотах подзоны не выявлено.

В среднем по южной тайге красно-серая полевка обычна (3) и предпочитает леса, независимо от состава лесообразующих пород (по 4). Вдвое меньше ее в полях-перелесках и вчетверо – на открытых полях. В лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, селитебных местообитаниях и на болотах она редка (0.1–0.6).

В целом по подтаежным лесам эта полевка редка (0.6). Здесь ее больше всего в селитебных местообитаниях (3). Обилие красно-серой полевки снижается к темнохвойной тайге (2), мелколиственным лесам (1) и соснякам (0.5). Изредка ее ловили в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек, полях-перелесках и на верховых болотах (0.1–0.3). Кроме того, она очень редка на низинных болотах (0.09) и не встречена в лугово-кустарниково-лесных местообитаниях долин притоков крупных рек и на переходных болотах.

В целом по лесной зоне красно-серая полевка обычна (1) и предпочитает лесные местообитания: лиственничные в предтундровых редколесьях и северной тайге, а южнее – темнохвойные.

В среднем по лесостепной зоне эта полевка редка (0.7) и предпочитает участки мелколиственных и сосновых лесов, где она обычна (3 и 2). Редка она в селитебных местообитаниях, болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, а также на болотах (0.1–0.4). Очень редка красно-серая полевка в полях, открытых и с перелесками (0.06 и 0.09). В степях и на сплавинах озер она не встречена.

В целом по степной зоне красно-серая полевка обычна (1). Здесь ее больше всего в болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (4), а также в полях-перелесках (3). Изредка эту полевку ловили в селитебных местообитаниях и степях (по 0.6), еще реже – на открытых полях (0.05). На травяных болотах и сплавинах озер ее не встречали.

Итак, в целом по Западно-Сибирской равнине красно-серая полевка предпочитает леса. При их отсутствии она населяет редколесья (в предтундровой подзоне) или другие частично облесенные местообитания, например, поля-перелески в степной зоне. В среднем по зонам и подзонам больше всего этой полевки в южной тайге, к северу от которой обилие неуклонно снижается (рис. 4).



Рис. 4. Обилие красно-серой полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

Увеличение среднего обилия от подтаежных лесов к степи незначительно и статистически недостоверно (при  $p=0.1$ ) – значение показателя на рисунке дано в целом по этой части равнины. При таком допущении можно говорить о ромбовидном характере широтной неоднородности встречаемости красно-серой полевки.

С добавлением новых сведений об обилии красно-серой полевки скорректированы некоторые полученные ранее представления о ее распределении (Равкин и др., 1996). Так, в целом по средней тайге она редка (в прошлой работе по распределению мелких млекопитающих – обычна). По использованным в диссертации материалам эта полевка проникает в степную зону. Увеличение ее

обилия в сообществах пойм крупных рек южнее средней тайги справедливо только для степной зоны. На болотах равнины красно-серая полевка редка, очень редка или не встречена.

В целом по горной территории Западной Сибири красно-серая полевка обычна (3). На Алтае она распространена во всех провинциях этой горной области (в среднем 2). В Северо-Предальтайской провинции эта полевка в среднем редка (0.6) и предпочитает мелколиственные леса (2). Намного реже ее встречали в полях-перелесках (0.5) и луговых степях (0.3). На открытых полях провинции она не встречена.

На Северо-Западном Алтае красно-серая полевка в целом обычна (8) и многочисленна в сосняках, мелколиственных лесах и селитебных местообитаниях (13–19). Обычна она здесь в подгольцовых редколесьях, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (по 2), редка – в луговых и ерниковых тундрах (0.9) и темнохвойной тайге (0.2).

В среднем по Северному Алтаю эта полевка тоже обычна, хотя ее и меньше (2). Больше других местообитаний она предпочитает подгольцовые редколесья (8), несколько меньше ее в темнохвойных и сосновых лесах (по 5). Кроме того, эта полевка обычна в кустарниково-лесных сообществах пойм (3), мелколиственных и лиственничных лесах (по 2), а также в луговых степях (1). Изредка ее ловили в селитебных местообитаниях, полях-перелесках и во внепойменных лугах (0.7 и по 0.4), очень редко – на открытых полях (0.06).

В целом по Северо-Восточному Алтаю красно-серая полевка обычна (3) и предпочитает лиственничные леса и подгольцовые редколесья (9 и 7). Также она обычна в черневой и темнохвойной тайге (по 4), мелколиственных лесах (3), луговых и ерниковых тундрах, на болотах (по 2) и в сосняках (1). В полях-перелесках она редка (0.1), а в открытых полях, долинных лугах и селитебных местообитаниях – не встречена.

На Центральном Алтае эта полевка почти так же обычна в целом (2). Здесь ее больше всего в мелколиственных лесах, подгольцовых редколесьях, а также в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (по 5). Несколько реже эту полевку

ловили в лиственничных и темнохвойных лесах (по 4), в черневой тайге и степях (1–2). Редка она в кустарниково-лесных сообществах пойм, открытых полях, субальпийских и альпийских лугах, луговых и ерниковых тундрах (0.3–0.7). В селитебных местообитаниях и на болотах встретить ее не удалось.

В целом по Восточному Алтаю красно-серая полевка редка (0.5) и предпочитает лиственничные леса (2). В селитебных местообитаниях, лугово-лесных сообществах пойм, полях-перелесках, настоящих степях, луговых и ерниковых тундрах она редка (0.2–0.5), а в луговых и опустыненных степях, на болотах и в открытых полях – не встречена.

На Юго-Восточном Алтае эта полевка также в среднем редка (0.7). Здесь ее больше всего в подгольцовых редколесьях и лиственничных лесах (3 и 2), и значительно меньше в луговых и ерниковых тундрах (0.9), настоящих степях (0.8), лугово-кустарниково-лесных сообществах пойм (0.5), а также в тундростепях и долинных лугах (по 0.1). В селитебных местообитаниях, опустыненных степях, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах она не встречена.

Красно-серая полевка обычна как в целом по Кузнецко-Салаирской горной области (3), так и по отдельным провинциям. На Салаире (2) она предпочитает леса: мелколиственные, сосновые и черневые (по 3 и 2). В селитебных местообитаниях она почти редка (1), а в полях-перелесках – не встречена.

В Кузнецкой котловине (1) этой полевки также больше всего в мелколиственных и черневых лесах (по 2). Изредка ее ловили в пойменных лугах, полях-перелесках и луговых степях (0.6 и по 0.3). Очень редка она в настоящих степях (0.04).

В Кузнецком Алатау красно-серая полевка тоже обычна, хотя ее и больше, чем в двух других провинциях горной области (6). Здесь она многочисленна во внепойменных лесных лугах и мелколиственных лесах (12 и 11). Меньше обилие этой полевки в черневой и темнохвойной тайге (8 и 5), лиственничных лесах, подгольцовых редколесьях, полях-перелесках, внепойменных открытых и пойменных лугах (по 3), а также в сосняках, субальпийских и альпийских лугах,



мохово-лишайниковых и каменистых тундрах, луговых и ерниковых тундрах (по 2 и 1). Редка она только на болотах (0.6).

В среднем по Алтайской и Кузнецко-Салаирской горным областям красно-серая полевка предпочитает леса и подгольцовые редколесья. Высотная неоднородность ее обилия в среднем по поясам носит пирамидальный характер: она одинаково обычна от предгорий до среднегорий, а в высокогорьях ее втрое меньше (рис. 4).

Итак, в целом по Западной Сибири красно-серая полевка чаще населяет леса и редколесья. Порядок предпочитаемых лесообразующих пород различен от места к месту и, вероятно, случаен, либо имеет лишь локальное значение. Несмотря на отсутствие этой полевки в тундровой зоне, ее немало в горных тундрах, особенно мохово-лишайниковых и каменистых.

По результатам кластерного анализа составлена классификация местообитаний по степени их благоприятности для красно-серой полевки и построен пространственно-типологический граф ее распределения (рис. 5). Всего выделено пять типов благоприятности: от оптимального, где этой полевки больше всего, до экстремального, где она не встречена.

Наибольшая связь с распределением красно-серой полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах (28% учтенной дисперсии; табл. 2). Зональность и подзональность менее информативна (25%). Высотная поясность, провинциальность, макрорельеф, тип растительности и облесенность объясняют от 7 до 10% дисперсии каждый. Информативность признаков заболоченности, заливания в половодье, распашки и застройки ниже 1%.

Аппроксимация нарастающим итогом добавляет к информативности наших представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет других природно-

### Условия среды для красно-серой полевки в местообитаниях Западной Сибири:

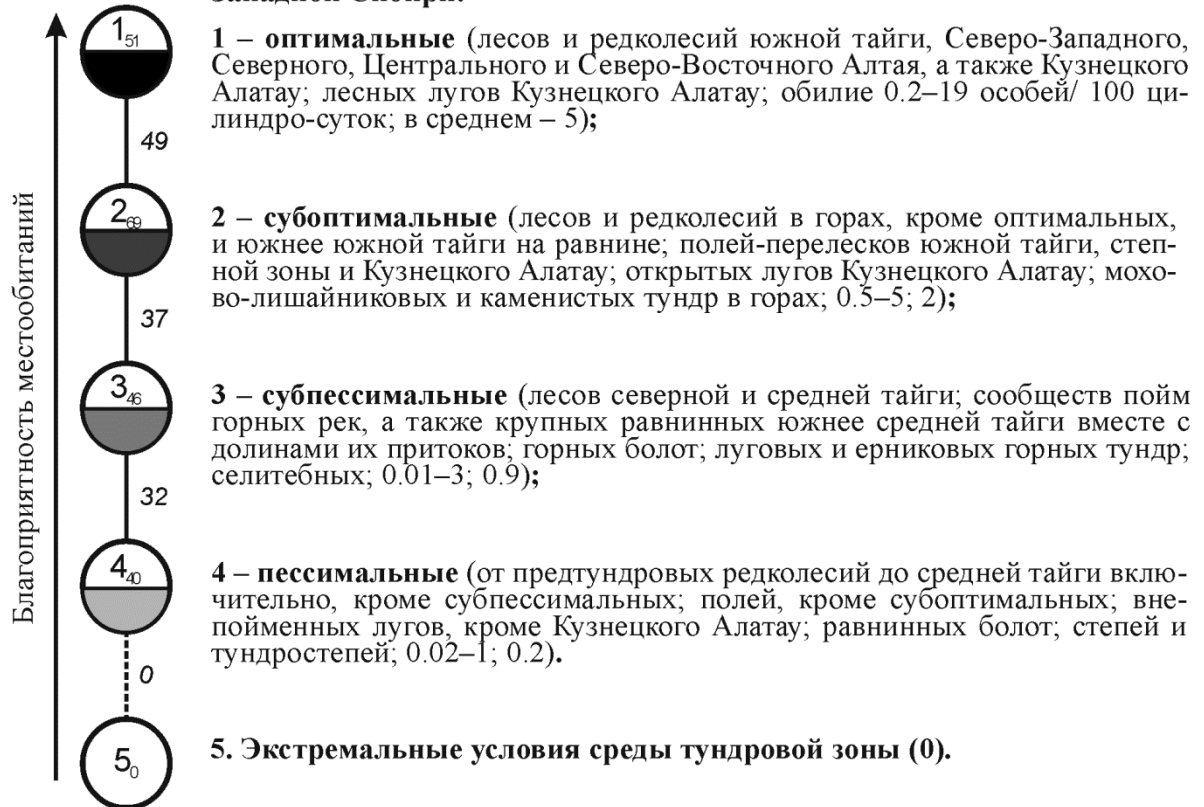


Рис. 5. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для красно-серой полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 32%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

антропогенных факторов 6% учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 45% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 16%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) равна 50% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.71).

Таблица 2

Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия красно-серой полевки в Западной Сибири

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	28	28
Зональность и подзональность	25	28
Высотная поясность	10	28
Провинциальность	9	28
Макрорельеф (равнина – горы)	9	28
Тип растительности	8	32
Облесенность	7	33
Заболоченность	0.9	33
Заливание в половодье	0.6	34
Распашка	0.4	34
Застроенность	0.01	34
Все факторы	34	34
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	45	50
Все факторы и режимы	50	

## 2.2. Рыжая полевка *Myodes glareolus* (Schreber, 1780)

Рыжая полевка распространена в разнообразных лесах в равнинных и предгорных (до 1900 м над уровнем моря) районах Европы, севера Малой Азии, в Сибири на восток до Енисея и Прибайкалья. Предпочитает поляны, редколесья. Всюду избегает густых лесов с сомкнутым древостоем (Громов, Поляков, 1977; Hille, Mortelliti, 2011). На Западно-Сибирской равнине встречается от северной тайги до лесостепи. В северной и средней тайге ее больше в поймах крупных рек, южнее – во внепойменных незаболоченных местообитаниях. Болота наименее привлекательны для этой полевки (Равкин и др., 1996). Здесь, на востоке ареала,

эта полевка предпочитает светлые вторичные леса или поросшие кустарниками опушки хвойных. Обычна в пойменных лесах (Громов, Ербаева, 1995).

Экспансия рыжей полевки, как обычного представителя фауны европейских широколиственных лесов, в Алтае-Саянской горной стране связана с заменой коренной темнохвойной тайги производными березово-осиновыми и лиственнично-хвойными лесами. Она тяготеет к растительным сообществам с хорошо развитым травянистым ярусом (Юдин и др., 1979; Виноградов, 2012). Конкурентные отношения с красно-серой и красной полевками в некоторой степени объясняют ее малочисленность в коренных темнохвойных лесах (Кошкина, 1957; Виноградов, 2012).

Рыжая полевка обычна как в целом по Западной Сибири, так и на равнине (по 1). Здесь она распространена от типичной северной тайги до лесостепной зоны включительно.

В подзональной полосе типичной северной тайги эта полевка в среднем чрезвычайно редка (0.004) и встречена только в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек (0.03).

В целом по средней тайге рыжая полевка редка (0.6). Здесь ее чаще ловили в мелколиственных лесах и селитебных местообитаниях (по 2), вдвое реже в лугово-кустарниково-лесных сообществах долин притоков крупных рек. Редка она в темнохвойной тайге, полях-перелесках и на переходных болотах (0.6, 0.5 и 0.1). В отличие от более ранних представлений (Равкин и др., 1996), эта полевка очень редка в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек (0.05). Она не встречена в сосняках и на верховых болотах.

В южной тайге эта полевка в среднем обычна (5) и предпочитает мелколиственные леса (9). Она обычна в темнохвойных и сосновых лесах, в полях (открытых и с перелесками), на верховых болотах и в селитебных местообитаниях (1–4), редка – на внепойменных низинных и переходных болотах (0.2–0.4). В сообществах пойм крупных рек и долин их притоков она не встречена.

В подтаежных лесах рыжая полевка в целом обычна (3) и многочисленна только в селитебных местообитаниях (12). Ее обилие меньше в мелколиственных

лесах (6), полях-перелесках (3), на переходных болотах и в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек (по 1). Изредка эту полевку ловили в темнохвойных и сосновых лесах, а также на низинных и верховых болотах (0.3–0.9), а в лугово-кустарниково-лесных местообитаниях долин притоков крупных рек она не встречена.

Таким образом, в среднем по лесной зоне рыжая полевка обычна (2) и предпочитает мелколиственные леса.

В целом по лесостепной зоне эта полевка редка (0.6) и обычна только в мелколиственных лесах и полях-перелесках (по 1). Редка она в сосняках, на болотах и в болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.2–0.4). В открытых полях рыжую полевку ловили очень редко (0.06), а в степях и на сплавинах не встречали совсем.

Итак, на Западно-Сибирской равнине наиболее привлекательны для этой полевки мелколиственные леса и поля-перелески. Широкая неоднородность ее встречаемости носит ромбовидный характер: в целом по зонам и подзонам этой полевки больше всего в южной тайге, к северу и к югу от которой обилие уменьшается (рис. 6).

В целом по исследованным горным территориям рыжая полевка обычна (1). На Алтае она редка (0.7), хотя и встречена во всех провинциях, кроме Юго-Восточной. В Северо-Предалтайской провинции эта полевка в среднем обычна (5). Здесь она многочисленна в мелколиственных лесах и полях-перелесках (11 и 10). Меньше ее в луговых степях (4). В открытых полях эта полевка не встречена.

На Северо-Западном Алтае рыжая полевка очень редка (0.05), ее ловили только в подгольцовых редколесьях (0.4). На Северном Алтае она в среднем редка (0.3), обычна только в темнохвойных и сосновых лесах (по 1). В открытых полях, мелколиственных лесах, кустарниково-лесных сообществах пойм и луговых степях эта полевка редка (0.1–0.5), очень редка в лиственных лесах (0.03), и не встречена в полях-перелесках, подгольцовых редколесьях, селитебных местообитаниях и лесных лугах.



Рис. 6. Обилие рыжей полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В целом по Северо-Восточному Алтаю рыжая полевка обычна (2). Здесь ее больше в мелколиственных лесах (6) и меньше – в лиственничных (4), черневых (2) и сосновых (1), а также в полях-перелесках (1). Редка эта полевка в темнохвойной тайге, селитебных местообитаниях и долинных лугах (0.2–0.4), очень редка на болотах (0.09), а в открытых полях, подгольцовых редколесьях и тундрах – не встречается.

На Центральном Алтае рыжая полевка в среднем очень редка (0.05). Изредка ее ловили в мелколиственных лесах и кустарниково-лесных сообществах пойм (0.6 и 0.2), очень редко – в подгольцовых редколесьях, субальпийских и альпийских лугах, а также в луговых и ерниковых тундрах (0.04–0.07). В других местообитаниях она не встречается. В среднем по Восточному Алтаю рыжая полевка также очень редка (0.02). Здесь она встречается только на болотах (0.5).

В среднем по Кузнецко-Салаирской горной области рыжей полевки почти втрое больше (2), чем на Алтае. В целом по Салаиру она редка (0.9). Здесь эта полевка обычна в селитебных местообитаниях и полях-перелесках (2 и 1).

Изредка ее ловили в сосновых и черневых лесах (0.8 и 0.9). В мелколиственных лесах провинции эта полевка не встречена.

В среднем по Кузнецкой котловине рыжая полевка обычна (1) и предпочитает поля-перелески (5). Несколько меньше ее в мелколиственных лесах, луговых и настоящих степях (по 2), и особенно в черневой тайге и пойменных лугах (0.9 и 0.2).

В Кузнецком Алатау рыжей полевки втрое больше, чем в котловине (3). Здесь она предпочитает черневые леса и пойменные луга (по 6). Меньше ее в мелколиственных, лиственничных и сосновых лесах, полях-перелесках и внепойменных лесных лугах (1–4). Изредка эту полевку ловили в темнохвойной тайге (0.9), внепойменных открытых, субальпийских и альпийских лугах (по 0.4), подгольцовых редколесьях (0.3), а также луговых и ерниковых тундрах (0.1). На болотах и в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах она не встречена.

В среднем по горным областям Западной Сибири рыжая полевка обычна (1). Здесь она отдает предпочтение темнохвойно-мелколиственным и мелколиственным лесам, а также полям-перелескам. Высотная неоднородность ее обилия носит пирамидальный характер: эту полевку чаще встречали в предгорьях, реже в низко- и среднегорьях, а высокогорные местообитания для нее наименее привлекательны (рис. 6).

Таким образом, в целом по населенной рыжей полевкой части Западной Сибири она предпочитает мелколиственные леса и поля-перелески. В горах не менее благоприятны для нее участки черневой тайги. Эта полевка обычно избегает открытых, особенно заболоченных и заливаемых территорий, равно как и местообитания с недостаточной теплообеспеченностью: высокогорья и, особенно, равнинные тундры. В отличие от красно-серой полевки, предпочитающей леса и редколесья в целом, рыжая – более избирательна в отношении состава лесообразующих пород и предпочитает мелколиственные леса в большей степени, чем хвойные.

По результатам кластерного анализа составлена классификация местообитаний по степени их благоприятности для рыжей полевки и построен

пространственно-типологический граф ее распределения (рис. 7). Всего выделено пять типов благоприятности: от оптимального, где этой полевки больше всего, до экстремального, где она не встречена.

Наибольшая связь с распределением рыжей полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах (46% учтенной дисперсии; табл. 3). Несколько меньше связь с зональностью и подзональностью (33%), более чем вдвое меньше – с провинциальностью (16%). Тип растительности, высотная поясность, облесенность и состав лесообразующих пород объясняют 8–10% дисперсии. Еще слабее связаны с распределением вида макрорельеф (равнина – горы) и распашка (4 и 1% соответственно). Информативность признаков заливания в половодье, застройки и заболоченности ниже 1%.

Аппроксимация нарастающим итогом добавляет к информативности наших представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет других природно-антропогенных факторов всего лишь 2% учтенной дисперсии. Это говорит о высокой скоррелированности лидирующего по информативности режима с другими градиентами среды в свете их влияния на распределение рыжей полевки. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 59% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 15%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) равна 63% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.79).



### Условия среды для рыжей полевки в местообитаниях Западной Сибири:

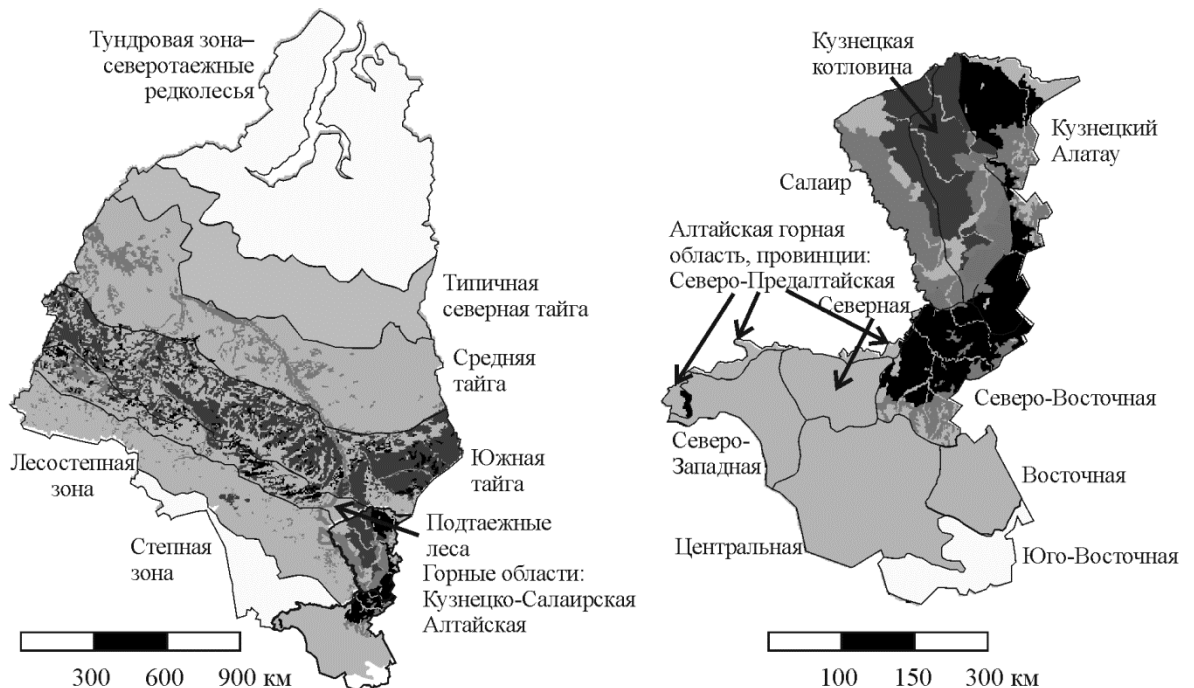
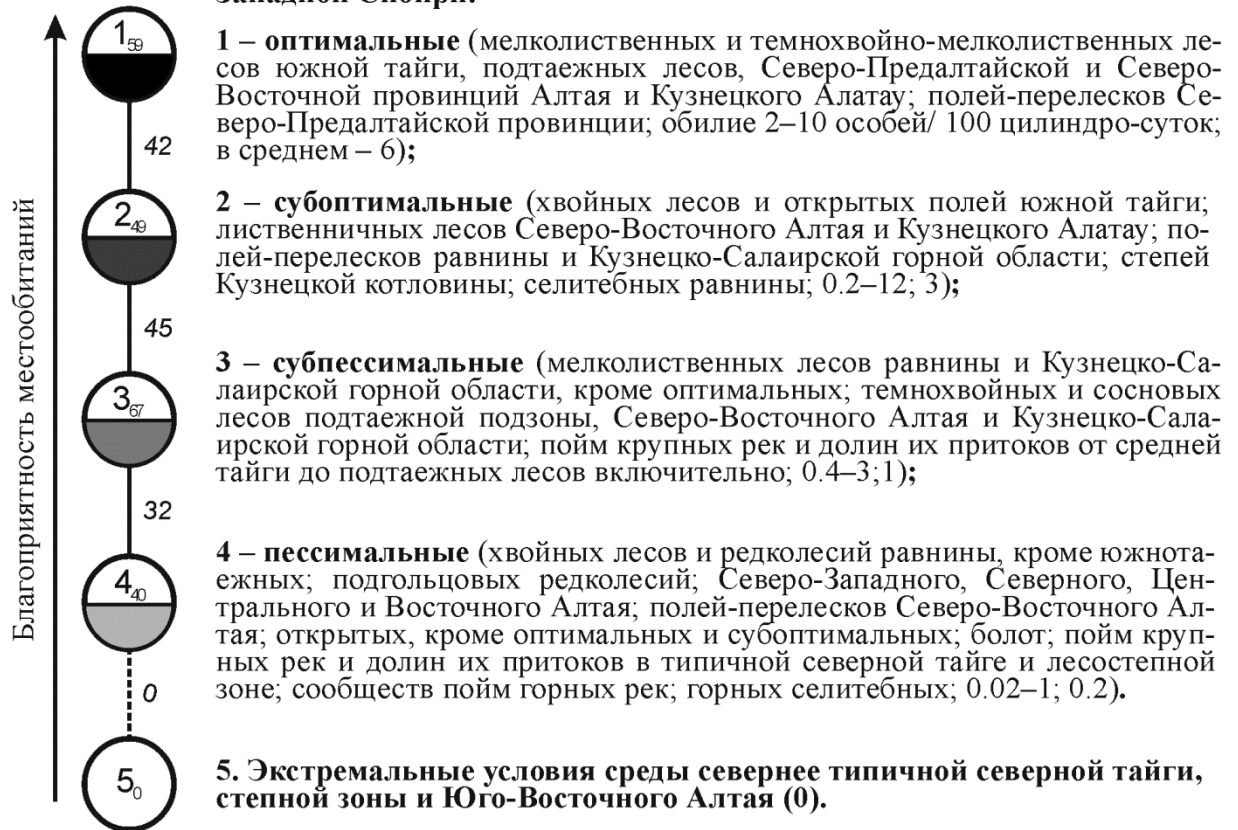


Рис. 7. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для рыжей полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 32%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

Таблица 3

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

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	46	46
Зональность и подзональность	33	46
Провинциальность	16	46
Тип растительности	10	46
Высотная поясность	9	46
Облесенность	9	47
Состав лесообразующих пород	8	48
Макрорельеф (равнина – горы)	4	48
Распашка	1	48
Заливание в половодье	0.9	48
Застроенность	0.4	48
Заболоченность	0.1	48
Все факторы	48	48
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	59	63
Все факторы и режимы	63	

### 2.3. Красная полевка *Myodes rutilus* (Pallas, 1779)

Красная полевка питается зелёными частями травянистых растений, орехами, семенами, корой, лишайниками, грибами и насекомыми, запасает семена на зиму (Соколов, 1977). 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 хотя бы отдельные участки древесной или кустарниковой растительности, обычна по окраинам моховых болот, заходит в поля, луга и поселки. На равнине она встречена за пределами таежной зоны – как к северу, так и к югу. В Алтае-Саянской горной стране ее обилие 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 (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 облесенные болота. В среднем по Западно-Сибирской равнине, судя по относительным показателям обилия, красная полевка обычна.

В работах по изучению предпочитаемости лесных местообитаний внутри ареала красной полевки отмечена высокая степень благоприятности для нее темнохвойных лесов и их производных (Окулова, Хляп, 2016; Окулова и др., 2016). Уровень благоприятности местообитаний в Алтае-Саянской горной стране в целом выше, чем на Западно-Сибирской равнине. В этих 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 целом более высокое обилие.

В среднем по Западной Сибири красная полевка обычна (5), как и отдельно по равнине (4). Здесь она встречена во всех зонах и подзонах, за исключением арктических тундр.

В северных моховых субарктических тундрах она в среднем редка (0.2) и предпочитает лугово-ивняково-моховые сообщества долин рек (0.6). Втрое меньше ее в кустарничково- и лишайниково-моховых тундрах. В мохово-травяных тундрах и селитебных местообитаниях эта полевка не встречена.

В низкокустарниковых субарктических тундрах красная полевка так же редка (0.2). Здесь она обычна в лугово-кустарниковых долинах рек (1), редка – в лишайниково-низкокустарничковых (0.4) и очень редка – в ерниково-ивняковых (0.05) тундрах. В селитебных местообитаниях эта полевка не встречена.

В южных кустарниковых субарктических тундрах красная полевка в среднем обычна (3) и так же предпочитает лугово-кустарниковые долины рек (6). Редка она в ерниковых тундрах (0.2), а в других местообитаниях не встречена.

Таким образом, в тундровой зоне красная полевка в целом обычна (1), хотя и не встречена в арктических тундрах, а в субарктических – распространена не повсеместно. Больше всего ее здесь в сообществах долин рек, по которым эта полевка и проникает в субарктические тундры из лесной зоны.

В предтундровых редколесьях красная полевка в среднем обычна (2) и предпочитает лиственничные редколесья (4). Несколько меньше её в редкостойных лиственничных лесах, лугово-кустарниково-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, а также в селитебных местообитаниях (1–3). Редка она в тундровых биотопах (0.3–0.6), а на болотах не встречена

В северной тайге красная полевка в среднем обычна (7), предпочтение отдает соснякам и редкостойным лиственничным лесам, где многочисленна (12 и 10). Несколько меньше ее в темнохвойной тайге и на бугристых болотах (7 и 6). Кроме того, эта полевка обычна на аапа болотах, в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков и в селитебных местообитаниях (2–4). Изредка ловили ее в лиственничных редколесьях (0.8). 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 меньше этой полевки на болотах, в сосновых лесах, лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек, лугово-кустарниково-лесных долинах их притоков, полях-перелесках и селитебных местообитаниях (1–4).

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 полтора раза меньше ее в сосновых и мелколиственных лесах (по 10). Обычна эта полевка в полях-перелесках (8), на болотах, в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, 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 два с половиной раза ее меньше в мелколиственных лесах и вчетверо – в сосняках и селитебных местообитаниях. Кроме того, красная полевка обычна на верховых и переходных болотах и в полях (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 (6), встречается почти повсеместно, предпочитая лесные, особенно темнохвойно-таежные, местообитания.

В лесостепной зоне 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 пойм крупных рек и долин их притоков и на облесенных переходных болотах (по 4). Кроме того, эта полевка 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 степях (0.3–0.6).

В степной зоне красной полевки вдвое меньше, чем в лесостепи, хотя она и здесь в среднем обычна (2) и предпочитает поля: открытые и с перелесками (по 3). Втрое меньше ее в селитебных местообитаниях. Эту полевку изредка ловили в степях (0.4), а в других местообитаниях она 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 (рис. 8). 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). Увеличение обилия от предтундровых редколесий к южным субарктическим тундрам статистически недостоверно (при  $p=0.1$ ) и относительно велико только в результате округления значений до целых, поэтому на рисунке дано количество встреченных особей на 100 ц.с. по этой подзоне и подзональной полосе в целом. На равнине красная полевка предпочитает темнохвойные леса лесной зоны. В прочих природных зонах равнины она отдает предпочтение местообитаниям, контрастно отличающимся от типичных для конкретной зоны или подзоны сообществ по тепло- и влагообеспеченности: сообщества долин рек в субарктических тундрах, переходные болота в лесостепи и поля-перелески в степной зоне.



Рис. 8. Обилие красной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В целом по исследованным горным областям красная полевка обычна (6). В среднем по Алтайской горной области ее столько же. В Северо-Предалтайской

провинции эта полевка в среднем тоже обычна (4). Здесь она многочисленна в полях-перелесках (10). Несколько меньше ее в мелколиственных лесах (8) и, особенно, в луговых степях (2). На открытых полях эта полевка не встречена.

На Северо-Западном Алтае красной полевки вдвое меньше. Предпочитает она здесь 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 подгольцовых редколесьях (10), обычна в лиственничных и мелколиственных лесах (8 и 7), и, с меньшим обилием, в кустарниково-лесных сообществах пойм и луговых степях (4 и 2). Изредка красную полевку ловили в лесных лугах, полях и селитебных местообитаниях (0.2–0.6).

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 многочисленна в темнохвойных, лиственничных, сосновых и мелколиственных лесах (10–23). Обычна эта полевка на болотах, в долинных лугах, а также в луговых и ерниковых тундрах (4–5), редка – в полях-перелесках и селитебных местообитаниях (по 0.5). В открытых полях она не встречена.

В Центрально-Алтайской провинции красная полевка в среднем обычна (3), предпочитая черневую тайгу (14). Здесь она обычна в темнохвойных лесах (8), в полтора раза ее меньше в кустарниково-лесных сообществах пойм, вдвое – в тундростепях. Кроме того, эта полевка обычна в лиственничных и мелколиственных лесах, подгольцовых редколесьях, субальпийских и альпийских лугах, луговых и ерниковых тундрах (1–3). Изредка ее встречали 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 обычна в лиственничных лесах, лугово-

лесных сообществах пойм 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 лиственничных лесах (8), в полтора раза меньше – в подгольцовых редколесьях (6), вчетверо – в кустарниково-лесных сообществах пойм, луговых и ерниковых тундрах и настоящих степях (по 2), и в восемь раз меньше в тундростепях (1). Редка эта полевка в селитебных местообитаниях и долинных лугах (0.5 и 0.4), а в опустыненных степях она не встречена.

В целом по Кузнецко-Салаирской горной области красной полевки столько же, сколько и на Алтае (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 эта полевка в сосняках (0.5).

В Кузнецкой котловине красная полевка в среднем обычна (2), предпочитая мелколиственные леса (3). В полтора раза реже ее ловили в черневой тайге (2), втрое реже – в луговых степях и полях-перелесках (по 1). Редка эта полевка в пойменных лугах и настоящих степях (0.8 и 0.3).

В Кузнецком Алатау красная полевка в среднем многочисленна (10). Больше всего ее в черневой тайге (19). Несколько реже ее ловили в темнохвойных, лиственничных и мелколиственных лесах, а также во внепойменных лесных лугах (10–13). Кроме того эта полевка обычна в полях-перелесках (по 8), внепойменных открытых и пойменных лугах (по 6), субальпийских и альпийских лугах (4). Меньше ее в сосняках, подгольцовых редколесьях, луговых и ерниковых тундрах (по 2). Изредка красную полевку встречали на болотах и в тундрах – мохово-лишайниковых, в сочетании с каменистыми (0.9 и 0.3).

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



Таким образом, красная полевка в целом по Западной Сибири отдает предпочтение лесам, особенно с участием темнохвойных пород. 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) соответственно 32 и 22). В горных смешанных лесах количество ее уменьшается с сокращением доли кедра в древостое, хотя в среднегорных кедровниках 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.

В среднем по Алтайской и Кузнецко-Салаирской горным областям красная полевка предпочитает местообитания низко- и среднегорных высотных поясов (рис. 8). 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 не абсолютно, широтному. Это отмечено ранее на других территориях, например, при исследовании высотных изменений видового состава и видового богатства мелких млекопитающих Патагонии (Andrade, Monjeau, 2014).

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов геоботанических карт, составлена классификация местообитаний красной полевки по степени благоприятности условий среды для этого вида. Одновременно такая классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по обилию красной полевки на рассматриваемой территории. На основании классификации построен граф, отражающий особенности распределения этого

вида (рис. 9). Всего выделено пять типов благоприятности от оптимального до экстремального, при этом первый разделен на два подтипа. Вертикальное изменение соответствует отличиям в оптимальности местообитаний по типам, горизонтальное – по подтипам.

Наибольшая связь с распределением красной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности (10% дисперсии; табл. 4). Зональность и подзональность столь же информативны. Каждый из таких факторов, как облесенность, тип растительности и состав лесообразующих пород, а также провинциальность и высотная поясность учитывают 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. Локальное влияние их несомненно, но, за счет низкой представленности этих местообитаний по Западной Сибири в целом невелико.

Приращение учтенной дисперсии при аппроксимации нарастающим итогом добавляет к информативности наших 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 сходства 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).

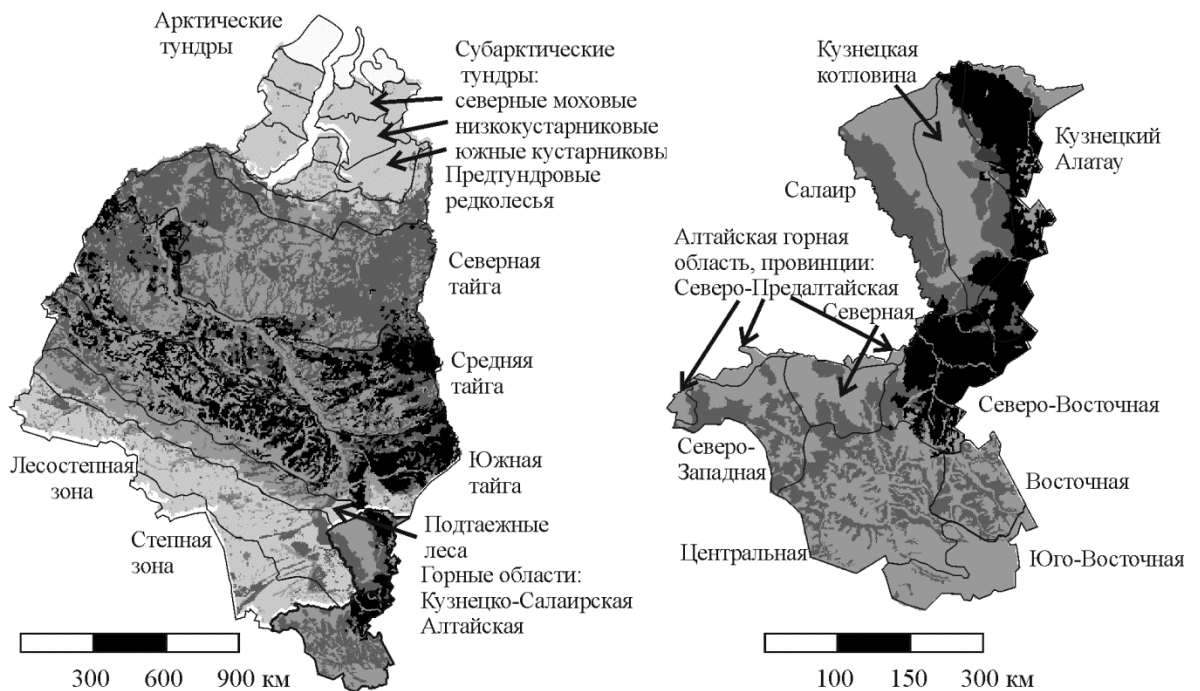
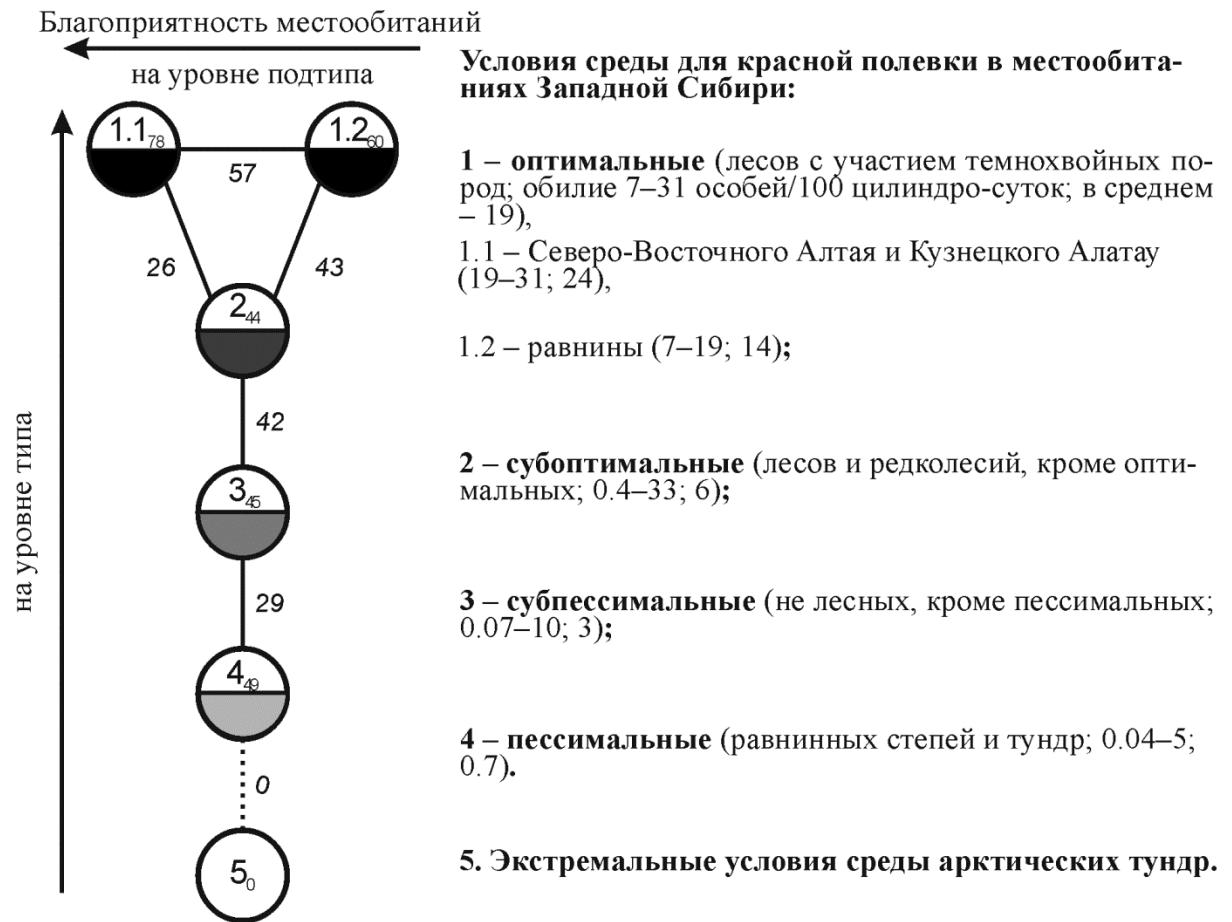


Рис. 9. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для красной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне подтипа местообитаний (порог значимости сходства – 26%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

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
Зональность и подзональность	10	11
Облесенность	5	15
Тип растительности	3	17
Состав лесообразующих пород	3	18
Провинциальность	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
Все факторы	21	21
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	21	27
Все факторы и режимы	27	

#### 2.4. Узкочерепная полевка *Microtus gregalis* (Pallas, 1779)

Узкочерепная полевка населяет открытые пространства. Максимальная плотность прослежена в степях, а также в альпийских и заливных лугах. Поедает надземные части, корни и семена травянистых растений, среди которых отдает предпочтение бобовым культурам (Павлинов, 2019; Batsaikhan et al., 2008).

Узкочерепная полевка на Западно-Сибирской равнине распространена от тундры до степной зоны, при этом ее больше в лесостепи и значительно меньше – в лесных подзонах. Обилие этой полевки обычно выше на внепойменных суходолах, кроме тундры и лесостепи, где ее чаще встречали в пойменных ландшафтах (Равкин и др., 1996). Обычен этот вид в кустарниковых и типичных тундрах Ямала (Рябицев и др., 2015). В таежной части Томского Приобья узкочерепная полевка предпочитает открытые местообитания – разнотравно-злаковые луга, разнотравные опушки лиственных или смешанных лесов, сильно разреженные березово-осиновые колки (Москвитина, Сучкова, 2015). В горной

части Западной Сибири, охватывающей обширные пространства в пределах Алтае-Саянской горной страны, эта полевка распространена мозаично, избегая лесных, особенно темнохвойных, ландшафтов (Тупикова, 1989; Виноградов, 2012).

По Западной Сибири в целом и на равнине отдельно узкочерепная полевка в среднем обычна (1 и 2 соответственно) и встречается южнее арктических тундр.

В северных моховых субарктических тундрах она в целом обычна (4) и предпочитает лугово-ивняково-моховые сообщества долин рек (7), несколько реже узкочерепную полевку ловили в кустарничково-моховых и лишайниково-моховых тундрах с ивой и ерником (2). Редка она в мохово-травяных тундрах и селитебных местообитаниях (0.6 и 0.4).

В низкокустарниковых субарктических тундрах узкочерепная полевка не встречается, что явно случайно и связано с недостаточным объемом материалов. В южных кустарниковых субарктических тундрах она в среднем обычна (6), но отмечена лишь в лугово-кустарниковых долинных сообществах (15). Таким образом, в среднем по субарктической подзоне тундровой зоны эта полевка обычна (4) и предпочитает долинные местообитания. В силу ее крайне мозаичного распределения по подзональным полосам, далее обилие и численность узкочерепной полевки рассмотрены для субарктических тундр в целом.

В предтундровых редколесьях эту полевку ловили очень редко (0.06). При этом здесь ее больше в лугово-кустарниково-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.2), но значительно меньше в лиственничных редколесьях и редкостойных лесах (0.04 и 0.07). На болотах, в тундрах и селитебных местообитаниях она не встречается.

В северной тайге узкочерепная полевка в среднем очень редка (0.02) и встречается только в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.09).

В средней тайге она чрезвычайно редка (0.002). Здесь эта полевка встречена лишь однажды в надпойменном участке темнохвойной тайги Приобья. В целом по темнохвойной тайге и ее ближайшим производным она очень редка (0.02).

В южной тайге узкочерепная полевка редка (0.2). Здесь ее больше всего в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек (1). Кроме того, эта полевка встречена в лесах: темнохвойных близ пойм Оби и Енисея, мелколиственных Обь-Енисейского междуречья и в приенисейских надпойменных сосняках. В целом по каждой из трех групп выделов карты растительности она редка (0.1–0.2).

В подтаежных лесах узкочерепная полевка в среднем обычна (1). Здесь ее больше всего в мелколиственных и сосновых лесах (по 3) и втрое меньше – на открытых полях и в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек. Редка она в селитебных местообитаниях, темнохвойных лесах, полях-перелесках, на открытых низинных и облесенных верховых болотах, а также в лугово-кустарниково-лесных сообществах долин притоков крупных рек (0.2–0.9). На облесенных переходных болотах узкочерепную полевку ловили очень редко (0.08).

В целом по лесной зоне узкочерепная полевка редка (0.4). Здесь можно говорить о сравнительно высокой для нее благоприятности местообитаний пойм крупных рек и долин их притоков, по сравнению с прочими биотопами. Это связано, вероятно, с проникновением ее в таежные подзоны с севера и юга по поймам рек с заселением припойменных участков.

В лесостепной зоне узкочерепная полевка в целом обычна (2). Здесь ее больше всего в открытых полях, травяных болотах в сочетании с галофитными лугами и в степях (6 и по 4). Обычна эта полевка также в полях-перелесках, мелколиственных лесах, селитебных местообитаниях, болотно-лугово-лесных сообществах долин притоков крупных рек, на лесных переходных болотах и сплавиных озерах (по 1). Редка она в сосняках и открытых низинных болотах (0.7 и 0.2).

В степной зоне узкочерепная полевка в среднем обычна (4). Здесь ее чаще встречали в степных и селитебных местообитаниях (по 7). Несколько меньше этой полевки в полях: открытых и с перелесками (5 и 3). Редка она на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами и в болотно-лугово-лесных сообществах долин притоков крупных рек (0.4 и 0.5), а на сплавинах озер не встречена.

В целом, на Западно-Сибирской равнине узкочерепная полевка предпочитает степи и открытые поля в пределах лесостепной и степной зон. При этом максимальное ее обилие свойственно скорее последней, чем лесостепи, как предполагали ранее (Равкин и др., 1996). Севернее, в лесной и тундровой зонах, средний уровень ее обилия выше в поймах крупных и долинах прочих рек и увеличивается по направлению к северу и к югу от средней тайги (рис. 10).



Рис. 10. Обилие узкочерепной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В среднем по горной части Западной Сибири узкочерепная полевка редка (0.8), как и по Алтаю отдельно (0.9). Здесь она встречена во всех провинциях.

В Северо-Предалтайской провинции эта полевка в целом обычна (1) и предпочитает поля-перелески (4). Вчетверо меньше ее в открытых полях и луговых степях. В лесах эта полевка не встречена.

На Северо-Западном Алтае узкочерепная полевка в целом обычна (3). Здесь она многочисленна в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах и подгольцовых редколесьях (12 и 10). В луговых и ерниковых тундрах эта полевка обычна (3), а в лесах и селитебных местообитаниях – не встречена.

В среднем по Северо-Восточному Алтаю узкочерепная полевка очень редка (0.06). Здесь она встречена только в долинных лугах рек, лиственничных лесах и полях-перелесках (0.2–0.6).

На Центральном Алтае узкочерепная полевка в целом редка (0.4). Здесь она обычна в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (2), в открытых полях, альпийских и субальпийских лугах и в селитебных местообитаниях (по 1). В луговых и ерниковых тундрах, кустарниково-лесных поймах, настоящих степях, лиственничных и черневых лесах и подгольцовых редколесьях она редка (0.1–0.8). В мелколиственных лесах эта полевка очень редка (0.06), а в луговых степях, тундростепях, темнохвойных лесах и на болотах провинции не встречена.

На Восточном Алтае узкочерепная полевка в среднем обычна (1). Чаще всего ее ловили в кустарниково-лесных поймах (4), а также в луговых и ерниковых тундрах (3). Кроме того она обычна на болотах и открытых полях (по 2), в полях-перелесках, опустыненных степях и селитебных местообитаниях (1). Эту полевку изредка встречали в настоящих и луговых степях и лиственничных лесах провинции (0.2 и по 0.6).

На Юго-Восточном Алтае узкочерепная полевка в целом обычна (6). Предпочитает она тундростепи (14), меньше этой полевки на долинных лугах (9), в луговых и ерниковых тундрах (7), настоящих степях, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (по 4), в лиственничных и мелколиственных лесах (3 и 2). Редка в подгольцовых редколесьях (0.6), опустыненных степях и селитебных местообитаниях (по 0.3).



В Кузнецко-Салаирской горной области узкочерепная полевка встречена во всех трех провинциях и в целом по региону редка (0.5).

На Салаире она в среднем редка (0.4). Здесь ее ловили только в полях-перелесках (2). В лесах и селитебных местообитаниях она не встречена.

В Кузнецкой котловине узкочерепная полевка в среднем так же редка (0.4). Обычна она здесь в луговых степях (1), редка в пойменных лугах (0.9), мелколиственных (0.2) и черневых лесах (0.1), а также в полях-перелесках (0.1). В настоящих степях эта полевка очень редка (0.08).

В среднем по Кузнецкому Алатау узкочерепная полевка редка (0.7) и предпочитает внепойменные открытые луга (4). Меньше ее в полях-перелесках, лесных лугах, лиственничных и сосновых лесах (1–2). Очень редко ловили эту полевку в черневых лесах (0.01). В прочих местообитаниях провинции она не встречена.

В целом по горной части Западной Сибири узкочерепная полевка редка (0.8). Больше всего ее в высокогорных местообитаниях Северо-Западного и Юго-Восточного Алтая. Среднее обилие вида по поясам возрастает от предгорий и низкогорий к высокогорьям (рис. 10). В пределах низкогорий и среднегорий этой полевки больше всего в полях, в том числе с перелесками, и лугах.

По Западной Сибири в целом узкочерепная полевка предпочитает открытые местообитания. Их площадь с севера на юг на равнине сначала уменьшается вплоть до средней тайги, а затем увеличивается до степной зоны. Л.А. Хляп относит эту полевку к реликтовому тундростепному фаунистическому комплексу<sup>3</sup> (2007), потому что она встречается намного чаще в ландшафтах физиономически близких к исходным тундростепям: в тундрах, степях и в сохранившихся в горах участках тундростепей. В лесную зону узкочерепная полевка проникает по поймам крупных рек и распаханым территориям. В лесах ее ловили лишь изредка. Характер территориальных изменений обилия на равнине можно считать инвертировано-ромбовидным, а в горах инвертировано-пирамидальным, если

---

<sup>3</sup> Л.И. Галкина называет этот комплекс тундро-лесостепным (Равкин и др., 1985, с. 4, 176–197).

рассматривать показатель по предгорьям и низкогорьям в целом (рис. 10). Разница в среднем количестве встреченных особей узкочерепной полевки на единицу учета для указанных высотных поясов незначительна и статистически недостоверна (при  $p=0.1$ ). Противоположный характер пространственной изменчивости обилия прослежен у трех видов лесных полевок, в целом предпочитающих леса. Их обилие изменяется по ромбовидному типу на равнине, а в горах по пирамидальному для красно-серой и рыжей полевок и ромбовидному – для красной. И узкочерепная, и лесные полевки не встречены в арктических тундрах, чрезвычайно холодные условия которых экстремальны для этих видов.

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов геоботанических карт, составлена классификация местообитаний исследованных территорий по степени благоприятности условий среды для узкочерепной полевки. Всего выделено пять типов благоприятности от оптимального до экстремального (рис. 11).

Наибольшая связь с распределением узкочерепной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности, фактически определяющей широтные различия обилия этой полевки на равнине и высотные – в горах (21% учтенной дисперсии; табл. 5). Зональность и подзональность несколько менее информативна (16%). Провинциальность и высотная поясность в горах, макрорельеф, облесенность и тип растительности объясняют от 2 до 6% дисперсии каждый. Информативность заливания в половодье, заболоченности, распашки и застройки ниже 1%. Эти факторы имеют значительное локальное влияние на обилие узкочерепной полевки, но в целом по Западной Сибири малоинформативны.

Аппроксимация нарастающим итогом добавляет к информативности наших представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет других природно-антропогенных факторов 4% учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 23% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 6%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными

### Условия среды для узкочерепной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

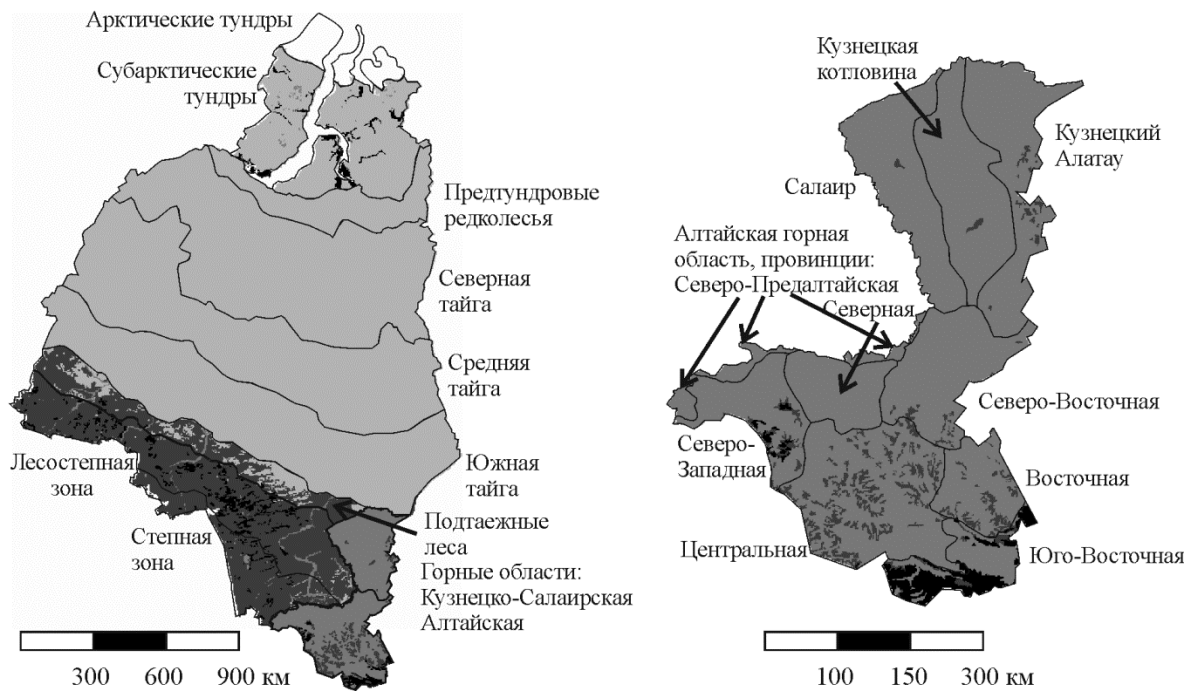
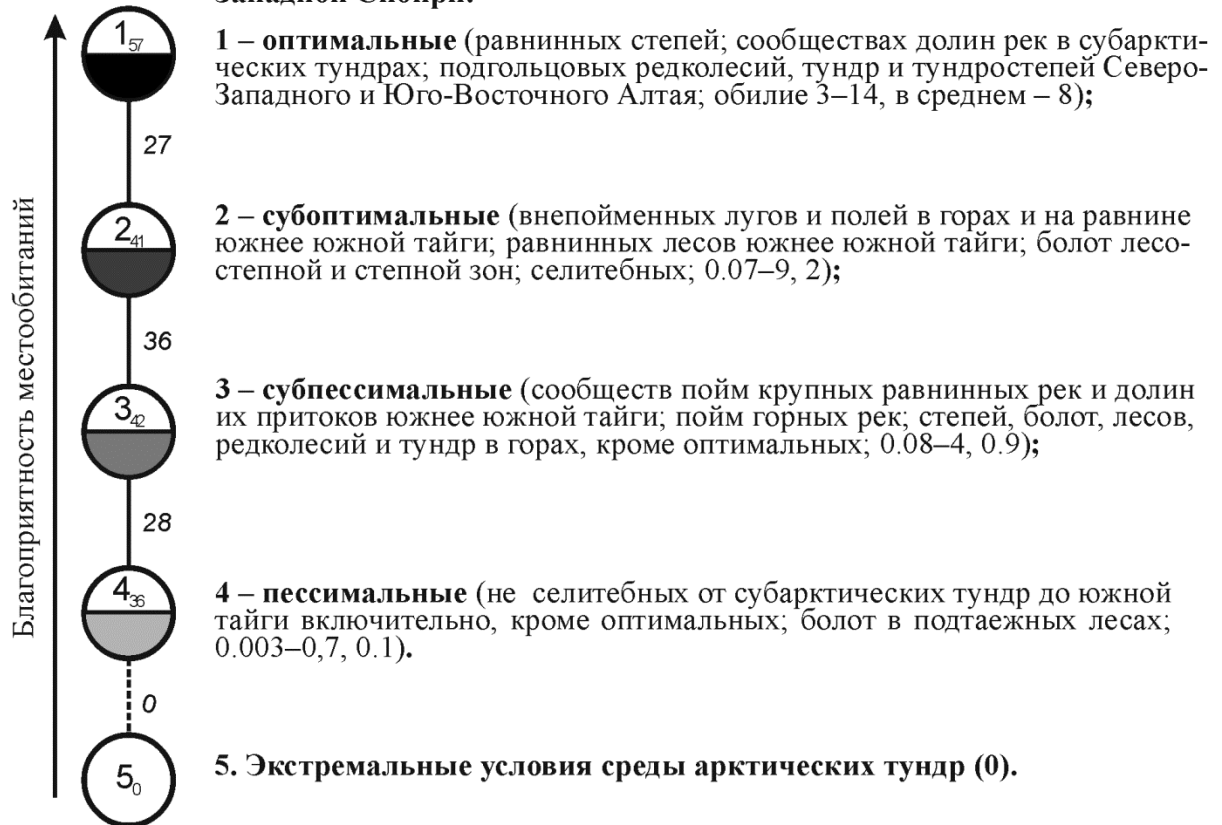


Рис. 11. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для узкочерепной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 27%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

режимами) равна 31% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.56).

Таблица 5

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

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	21	21
Зональность и подзональность	16	21
Тип растительности	6	24
Провинциальность	6	24
Высотная поясность	3	24
Облесенность	2	24
Макрорельеф (равнина – горы)	2	24
Заливание в половодье	0.9	24
Заболоченность	0.7	25
Распашка	0.5	25
Застроенность	0.2	25
Все факторы	25	25
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	23	31
Все факторы и режимы	31	

### 2.5. Обыкновенная *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) и восточноевропейская *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924) полевки

На территории СССР в границах 1991 г. обыкновенная полевка распространена с запада на восток до Обь-Енисейского междуречья и Алтая (Громов, Ербаева, 1995). Она предпочитает умеренно увлажненные лесостепные и степные ландшафты, проникая в таежную зону по пойменным лугам и возделываемым полям (Павлинов, 2019). На Западно-Сибирской равнине обилие этой полевки резко уменьшается от степной зоны до средней тайги. Севернее она не встречена. Больше всего обыкновенной полевки во внепойменных незаболоченных местообитаниях, а в подтаежных лесах – в относительно сухих и нередко распаханых поймах (Равкин и др., 1996). В Алтае-Саянской горной стране она наиболее обильна на лесных полянах и опушках, в суходольных

редколесьях, в открытых трансформированных ландшафтах: агроценозах, вырубках, гарях и т.д. (Юдин и др., 1979; Виноградов, 2012).

Обыкновенная и восточноевропейская полевки – сестринские виды (Павлинов, Лисовский, 2012). Используемые сведения по их обилию получены при определении видовой принадлежности по морфологическим признакам, в целом идентичным для этих видов-двойников (Markova et al., 2010). Они совместно населяют исследуемые территории, хотя восточноевропейская полевка более сухо- и холодолюбива (Павлинов, 2019). Указанное вынуждает рассматривать их распределение в комплексе. Для краткости в работе они вместе условно названы обыкновенной полевкой.

По Западной Сибири в целом, так же как и в среднем по равнине, обыкновенная полевка обычна (по 1). Здесь ее встречали южнее северной тайги.

В средней тайге она в целом очень редка (0.02). Больше всего этой полевки здесь в полях-перелесках (0.09). Реже ее встречали в лугово-кустарниково-лесных сообществах долин притоков крупных рек, в темнохвойной тайге и мелколиственных лесах (0.03–0.07). В других местообитаниях подзоны эта полевка не встречена.

В южной тайге обыкновенная полевка в среднем обычна (1) и предпочитает так же поля-перелески (8). Почти редка она в темнохвойной тайге и мелколиственных лесах (по 1), редка – в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, в селитебных местообитаниях, сосняках, открытых полях, а также на низинных и переходных болотах (0.2–0.9). Очень редко эту полевку ловили на верховых болотах (0.05).

В подтаежных лесах обыкновенная полевка в целом редка (0.8). Чаще ее встречали в полях, открытых и с перелесками, переходных болотах и в селитебных местообитаниях (по 1), и несколько реже в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек, мелколиственных лесах, на низинных и верховых болотах (0.4–0.6). В долинах притоков крупных рек, темнохвойных и сосновых лесах эта полевка не встречена. Таким образом, в среднем по лесной

зоне обыкновенная полевка редка (0.6). В населенных ей подзонах она предпочитает поля-перелески.

В лесостепной зоне обыкновенная полевка в среднем обычна (1). Больше ее здесь в луговых степях, открытых полях, на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами, на участках мелколиственных и сосновых лесов (по 2). Кроме того, она обычна в селитебных местообитаниях и болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (по 1), редка – в полях-перелесках (0.5) и на сплавинах озер (0.2), а очень редка – на низинных и переходных болотах (0.06 и 0.08).

В целом по степной зоне обыкновенная полевка так же обычна, хотя ее и больше (3), чем в лесостепи. Здесь она предпочитает селитебные местообитания и болотно-лугово-лесные сообщества пойм крупных рек и долин их притоков (по 8). Обыкновенную полевку ловили реже в степях (4) и на полях: открытых (3) и с перелесками (2). На травяных болотах в сочетании с галофитными лугами она редка (0.9), а на сплавинах озер не встречена.

В среднем на занятой части Западно-Сибирской равнины обыкновенная полевка предпочитает открытые, зачастую распаханые, местообитания. В лесостепи и степи, с уменьшением доли умеренно увлажненных местообитаний, ее больше привлекают частично заливаемые и заболоченные биотопы. В целом по зонам и подзонам обилие этой полевки выше в степной зоне и резко снижается сначала в лесостепи, затем в средней тайге, т.е. широтная неоднородность размещения вида носит пирамидальный характер, если не брать в расчет небольшое и статистически недостоверное уменьшение показателя в подтаежных лесах, в сравнении с соседними подзонами (рис. 12).

В целом по горным территориям Западной Сибири обилие обыкновенной полевки равно показателю на равнине (1). Столько же ее и на Алтае, где она населяет все провинции, кроме Юго-Восточной.

В Северо-Предалтайской провинции эта полевка в среднем обычна (6). Здесь она многочисленна в открытых полях (10) и обычна в мелколиственных лесах, луговых степях и полях перелесках (4 и по 5).



Рис. 12. Обилие обыкновенной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

На Северо-Западном Алтае обыкновенная полевка в целом обычна (4). Чаще ее встречали в селитебных местообитаниях этой провинции (10). Несколько меньше ее в лесах: мелколиственных (6), сосновых (3) и темнохвойных (1), а также в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (2). В подгольцовых редколесьях, луговых и ерниковых тундрах она не встречена.

На Северном Алтае обыкновенная полевка в среднем обычна (2) и предпочитает открытые поля (5). Реже ее ловили в луговых степях, полях-перелесках, лесах (темнохвойных, сосновых, лиственничных и мелколиственных), в кустарниково-лесных сообществах долин рек и селитебных местообитаниях (1–4). В подгольцовых редколесьях эта полевка редка (0.2), а во внепойменных лесных лугах – очень редка (0.08).

На Северо-Восточном Алтае обыкновенная полевка в целом редка (0.7). Чаще ее ловили в открытых полях (9), вдвое реже в полях-перелесках, долинных лугах и селитебных местообитаниях, вшестеро – на болотах. Редка эта полевка в сосновых и мелколиственных лесах (0.3 и 0.7), а в черневой тайге она

чрезвычайно редка (0.001). В темнохвойных и лиственничных лесах, подгольцовых редколесьях, луговых и ерниковых тундрах она не встречена.

На Центральном Алтае обыкновенная полевка в среднем обычна (2). Здесь ее больше в луговых степях и мелколиственных лесах (по 4), в полтора раза меньше – на субальпийских и альпийских лугах, вдвое – в подгольцовых редколесьях, вчетверо – в темнохвойных и лиственничных лесах, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах, а также в кустарниково-лесных сообществах пойм рек. Изредка эту полевку ловили в настоящих степях (0.9), черневых лесах (0.6), открытых полях (0.5), селитебных местообитаниях, а также луговых и ерниковых тундрах (по 0.1). На болотах и в тундростепях она не встречена.

На Восточном Алтае обыкновенная полевка в целом очень редка (0.07). Здесь она встречена только в селитебных местообитаниях (0.2) и в полях: открытых и с перелесками (по 0.1) а также в лиственничных лесах (0.07).

В целом по Кузнецко-Салаирской горной области обыкновенная полевка редка (0.4). На Салаире она в среднем обычна (2), многочисленна только в селитебных местообитаниях (10), обычна в черневых лесах (1), редка в полях-перелесках (0.3). В сосновых и мелколиственных лесах эта полевка не встречена.

В Кузнецкой котловине обыкновенная полевка в целом редка (0.2). Больше всего ее здесь в полях-перелесках (2), вдвое меньше в луговых степях. В мелколиственных и черневых лесах, настоящих степях и пойменных лугах она редка (0.1–0.5).

В Кузнецком Алатау обыкновенная полевка в среднем так же редка (0.2). Встречали ее только в сосняках (1), внепойменных лесных лугах (0.3), полях-перелесках (0.2), и, очень редко, в черневых лесах (0.03).

В целом по Алтайской и Кузнецко-Салаирской горным областям обыкновенная полевка предпочитает открытые и, несколько реже, мозаичные биотопы. При этом ее сравнительно много в распаханых и селитебных местообитаниях. Вопреки ожидаемому, высотная неоднородность обилия этой полевки носит не пирамидальный, а ромбовидный характер с уменьшением



показателя от низкогорий к предгорьям и высокогорьям (рис. 12). Это несоответствие вызвано значительной разницей в среднем обилии по предгорьям Алтайской (4) и Кузнецко-Салаирской (0.4) горных областей вследствие, вероятно, сравнительно большей облесенности и малой остепненности последней.

Таким образом, на занятой обыкновенной полевкой части Западной Сибири она предпочитает открытые, особенно распаханые, и селитебные местообитания. При этом эта полевка избегает территорий с недостаточным теплообеспечением: северная половина равнины и высокогорья, особенно Восточного и Юго-Восточного Алтая. Ее меньше в заболоченных и заливаемых в половодье биотопах, которые она в значительном числе населяет только в степной зоне.

По концептуально обработанным результатам кластерного анализа составлена классификация местообитаний по степени их благоприятности для обыкновенной полевки и построен пространственно-типологический граф ее распределения (рис. 13). Всего выделено пять типов благоприятности от оптимального, где этой полевки больше всего, до экстремального, где она не встречена.

Наибольшая связь с распределением обыкновенной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах (47% учтенной дисперсии; табл. 6). Зональность и подзональность, провинциальность и тип растительности менее информативны (12–33%). Высотная поясность, облесенность, макрорельеф, распашка, заболоченность и заливание в половодье объясняют от 1 до 8% дисперсии каждый. Информативность застройки ниже 1%.

### Условия среды для обыкновенной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

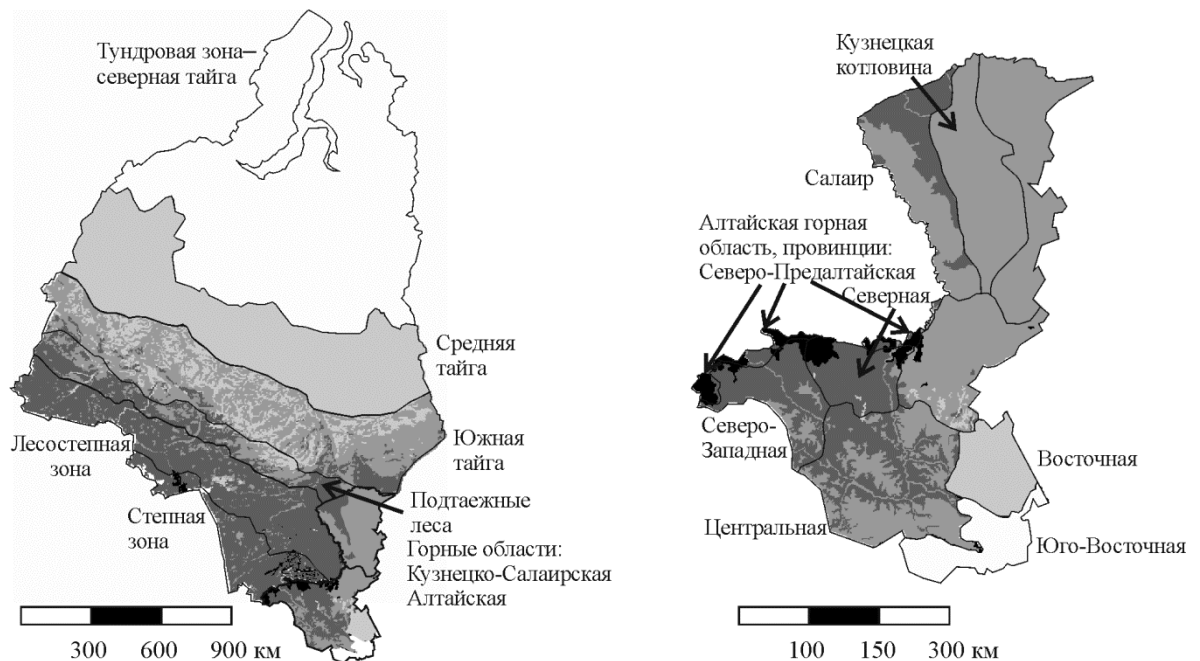
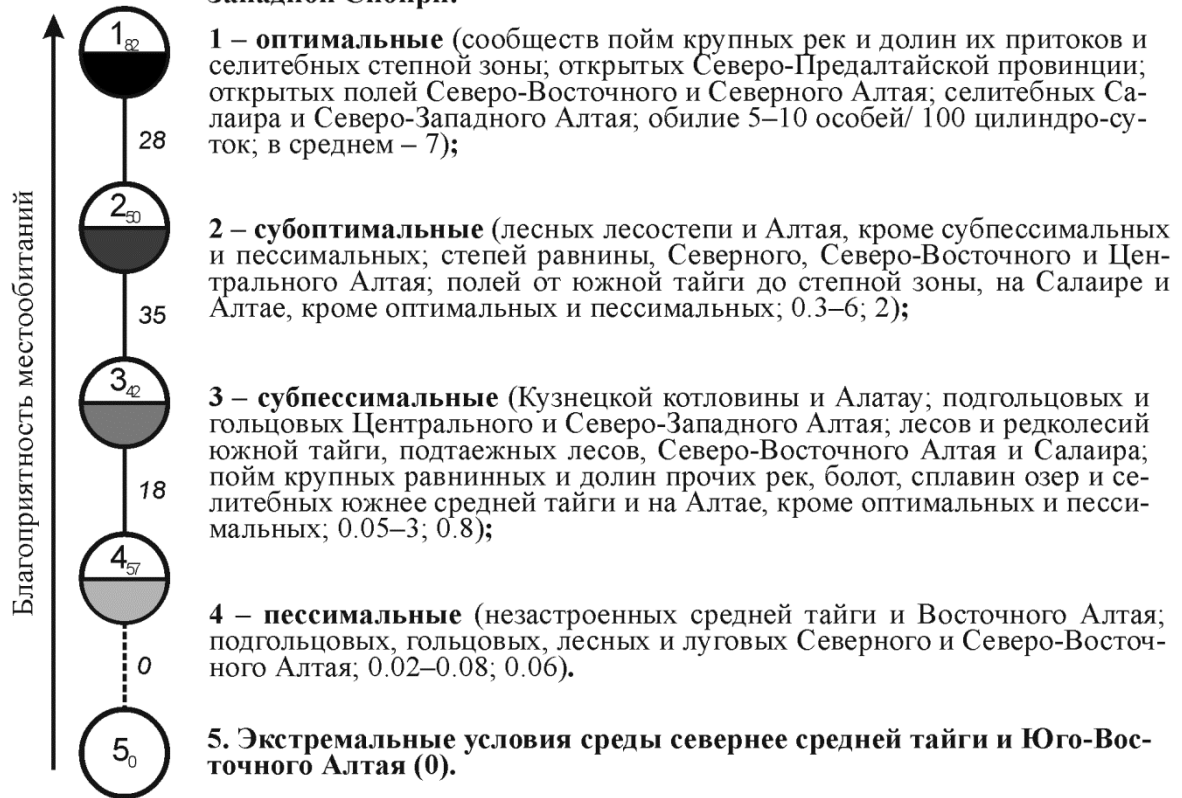


Рис. 13. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для обыкновенной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 18%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

Аппроксимация нарастающим итогом добавляет к информативности наших представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет других природно-антропогенных факторов всего 2% учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 57% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 3%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) равна 60% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.77).

Таблица 6  
Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия обыкновенной полевки в Западной Сибири

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	47	47
Зональность и подзональность	33	47
Провинциальность	18	47
Тип растительности	12	48
Высотная поясность	8	48
Облесенность	5	48
Макрорельеф (равнина – горы)	5	48
Распашка	3	48
Заболоченность	2	49
Заливание в половодье	1	49
Застроенность	0.05	49
Все факторы	49	49
Режимы по классификациям (оптимальность условий среды в местообитаниях)	57	60
Все факторы и режимы	60	

## 2.6. Темная полевка *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761)

Темная полевка распространена в основном в разреженных лесах и кустарниковых зарослях равнин и среднегорий (до 2000 м над уровнем моря) Европы (кроме крайнего юга), Западной Сибири, Прибайкалья, Северного Сибиряна (Громов, Ербаева, 1995; Мейер и др., 1996). Встречается в ряде антропогенных местообитаний, включая луга, поля и молодые лесные

насаждения, но отсутствует на интенсивно используемых пастбищах. Эта полевка преимущественно травоядная, питается травянистыми растениями, зимой обгрызает кору деревьев. В исключительных случаях употребляет животную пищу (Zima, 1999; Kryštufek et al., 2016).

Темная полевка на Западно-Сибирской равнине распространена от предтундровых редколесий до лесостепи включительно. В среднем по равнине она обычна, ее больше в подтаежных лесах, к северу и к югу от которых обилие почти неуклонно снижается, за исключением всплеска численности в северной тайге. Эта полевка предпочитает внепойменные незаболоченные местообитания, и лишь в лесотундре и лесостепной зоне ее больше в поймах (Равкин и др., 1996). В горах Западной Сибири она широко распространена, хотя и немногочисленна (Юдин и др., 1979).

Темная полевка обычно предпочитает разреженные леса, тяготея к хорошо увлажненным местообитаниям (Юдин и др., 1979; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов, 2019). При этом она значительно терпимее к вырубкам в сравнении с другими мелкими млекопитающими – обилие этой полевки там в целом выше и стабильнее по годам (Курхинен и др., 2006; Ивантер и др., 2016). Основным лимитирующим ее обилие фактором выступает ограниченное распространение природных участков с подходящими микроклиматическими условиями: лесных полян, опушек, прирусловых мелколесий, зарастающих вырубков, разреженных лесов с развитым травянистым покровом (Виноградов, 2012).

Темная полевка испытывает конкурентное давление со стороны полевки-экономки: биотопические предпочтения этих видов часто сходны, но последней обычно больше (Юдин и др., 1979; Громов, Ербаева, 1995; Виноградов 2012; Павлинов, 2019). Доминирование экономки, как более сильного конкурента, заметно в основном в годы ее высокой численности (Tast, 1968; Ивантер и др., 2016).

В целом по Западной Сибири темная полевка редка (0.9) и обычна в среднем по равнине (1), где встречается южнее низкокустарниковых субарктических тундр. В южных кустарниковых тундрах эта полевка так же

почти редка. Здесь ее ловили только в лугово-кустарниковых сообществах долин рек (2).

В предтундровых редколесьях темная полевка в среднем редка (0.6). Здесь ее больше всего в ивняковых и ерничково-ивняковых тундрах, а также в лугово-кустарниково-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (по 1). Изредка эту полевку встречали в селитебных местообитаниях (0.6), лиственничных редколесьях (0.5) и редкостойных лесах (0.2). В ерничковых тундрах она очень редка (0.07), а в лишайниково-редкокустарниковых тундрах и на бугристых болотах – не встречена.

В северной тайге темная полевка в целом обычна (2). Здесь ее чаще ловили на болотах, бугристых и аапа, и в селитебных местообитаниях (4 и по 3). Кроме того, эта полевка обычна в лиственничных редкостойных лесах (2). Вдвое меньше ее в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков. Темная полевка редка в лиственничных редколесьях (0.2), а на открытых низинных болотах – не встречена.

В средней тайге темная полевка в целом редка (0.6) и обычна только в темнохвойных лесах и полях-перелесках (по 1). Меньше ее в селитебных и лугово-кустарниково-лесных местообитаниях (долин притоков крупных рек; по 0.7), в мелколиственных и сосновых лесах, а также на облесенных переходных болотах (0.4 и по 0.6). На верховых болотах и в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек эта полевка очень редка (0.09 и 0.06).

В среднем по южной тайге темная полевка обычна (2) и чаще встречается в темнохвойных лесах и открытых полях (по 3). Кроме того, она обычна в мелколиственных и сосновых лесах, селитебных местообитаниях, в полях-перелесках и на открытых низинных болотах (по 2). В лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков эта полевка обычна (1), меньше ее на верховых и переходных болотах (0.7 и 0.4).

В целом по подтаежным лесам темная полевка редка (0.9). Здесь она обычна в сосняках (2), мелколиственных лесах, лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и на открытых низинных болотах (по 1). Изредка эту полевку

ловили в полях, открытых и с перелесками, на низинных и верховых болотах и в селитебных местообитаниях (0.3–0.6). В темнохвойной тайге она чрезвычайно редка (0.007), а в лугово-кустарниково-лесных местообитаниях долин притоков крупных рек – не встречена.

Таким образом, в среднем по лесной зоне Западной Сибири темная полевка обычна (2). Здесь она проявляет стабильное предпочтение сообществ пойм крупных рек и долин их притоков. В южной тайге ее обилие в лесах, низинных болотах и на полях выше, чем в аналогичных местообитаниях севернее и южнее по подзонам. При этом если в средней тайге и подтаежных лесах этой полевки меньше при примерно сходном наборе наиболее предпочитаемых групп выделов карты растительности, то в предтундровых редколесьях и северной тайге она населяет наиболее увлажненные участки: ивняковые и ерничково-ивняковые тундры и бугристые болота соответственно.

В лесостепной зоне темная полевка в среднем редка (0.6). Здесь ее больше в мелколиственных и сосновых лесах (1) и вдвое меньше на полях-перелесках и в болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков. Кроме того, эта полевка редка на болотах: облесенных переходных, травяных в сочетании с галофитными лугами и открытых низинных (по 0.4 и 0.1), в селитебных местообитаниях (0.3) и открытых полях (0.2). В степях ее ловили еще реже (0.05), а на сплавинах озер – не встречали совсем.

В целом по степной зоне темная полевка почти редка (1). Здесь она чаще встречается на полях-перелесках (4) и вдвое реже в степях. Эта полевка редка в болотно-лугово-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.9), на открытых полях и в селитебных местообитаниях (0.5 и 0.3). На сплавинах озер и травяных болотах в сочетании с галофитными лугами она не встречена.

В среднем по Западно-Сибирской равнине от южных кустарниковых тундр до степной зоны включительно темная полевка предпочитает облесенные и лесные местообитания, а также, в меньшей степени, сообщества пойм крупных рек и долин их притоков. Кроме того, велико значение в ее распределении болот лесной зоны. В целом по зонам и подзонам этой полевки больше всего в северной

и южной тайге, по направлениям к северу и югу от которых ее обилие снижается (рис. 14). Ранее описано, что темной полевки больше всего на равнине в подтаежных лесах (Равкин и др., 2019). Бóльшее, чем в средней тайге, количество встреченных особей в северной тайге можно объяснить разреженностью древостоев подзоны и, соответственно, лучшей прогреваемостью приземного яруса (Равкин, 1978). Подобный всплеск численности характерен также для красной полевки. Небольшие и статистически недостоверные (при  $p=0.1$ ) различия в обилии темной полевки на рисунке не указаны – в таких случаях приведено среднее значение для соответствующих пар зон, подзон и подзональных полос равнины, а также высотных поясов в горах.



Рис. 14. Обилие темной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В целом по горным территориям Западной Сибири темная полевка редка в той же степени, как и в среднем только по Алтаю (по 0.6). Здесь она встречена во всех провинциях, кроме Юго-Восточной.

В среднем по Северо-Предалтайской провинции эта полевка редка (0.1) и встречена только в мелколиственных лесах (0.6).

На Северо-Западном Алтае темная полевка в целом обычна (3) и предпочитает мелколиственные леса (8). Кроме того, она обычна в сосняках и селитебных местообитаниях (4 и 3), редка в тундрах (0.4–0.9) и очень редка в темнохвойной тайге (0.03). Присутствие этой полевки в подгольцовых редколесьях не выявлено.

В среднем по Северному Алтаю темная полевка редка (0.6). Здесь ее чаще встречали в мелколиственных и лиственничных лесах (1 и 0.9), и несколько реже в луговых степях, в сосняках, темнохвойной тайге, кустарниково-лесных сообществах пойм, на полях-перелесках и внепойменных лесных лугах (0.3–0.5). Эта полевка также редка в селитебных местообитаниях и подгольцовых редколесьях (по 0.1) и очень редка на открытых полях (0.06).

На Северо-Восточном Алтае темная полевка в среднем редка (0.8) и предпочитает болота, а также мелколиственные и лиственничные леса (по 2). Редка она в сосняках (0.8), на долинных лугах (0.5), в черневой (0.4) и темнохвойной (0.2) тайге, в селитебных местообитаниях (0.2) и на полях: открытых и с перелесками (0.2 и 0.1). В луговых и ерниковых тундрах, а также в подгольцовых редколесьях она не встречена.

На Центральном Алтае темная полевка в целом почти так же редка (0.7). Здесь ее больше всего в мелколиственных лесах, на альпийских и субальпийских лугах (по 2), вдвое меньше – в кустарниково-лесных пойменных местообитаниях, в настоящих степях и подгольцовых редколесьях. Эту полевку изредка встречали в лиственничных лесах (0.7), в луговых степях и темнохвойной тайге (по 0.4), на открытых полях (0.2), в селитебных местообитаниях, луговых и ерниковых тундрах (по 0.1). Она очень редка в черневых лесах (0.03) и не встречена на внепойменных болотах, в тундростепях, а также в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах.

В среднем по Восточному Алтаю темная полевка редка (0.5) и предпочитает внепойменные болота (6). Ее втрое меньше в луговых степях и вшестеро – в луговых и ерниковых тундрах. В лугово-лесных пойменных сообществах она редка (0.7), как и на полях-перелесках (0.5), в лиственничных лесах (0.3),



опустыненных степях и селитебных местообитаниях (по 0.2), а в настоящих степях и на открытых полях не встречена.

Темная полевка одинаково редка в целом как по всем провинциям Кузнецко-Салаирской горной области, так и по каждой из них в отдельности (по 0.7). На Салаире ее больше в мелколиственных лесах и на полях-перелесках (по 1). Редка эта полевка в черневой тайге (0.8), селитебных местообитаниях (0.5) и сосняках (0.3). В Кузнецкой котловине она редка во всех местообитаниях (0.6–0.9), чаще ее, при этом, встречали в настоящих степях и на полях-перелесках.

В Кузнецком Алатау темная полевка предпочитает лиственничные леса (9), кроме того, она обычна в сосняках, пойменных лугах, луговых и ерниковых тундрах (по 1). Изредка ее ловили на лугах, в полях-перелесках, а также в мелколиственных, черневых, сосновых и темнохвойных лесах (0.2–0.8). На болотах, в подгольцовых редколесьях, в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах она не встречена.

В горах Западной Сибири темная полевка в целом предпочитает мелколиственные леса, обычно распространенные на месте таежных вырубок и гарей во влажных районах гор (Куминова, 1963). Кроме того, ее сравнительно много в лиственничных лесах, луговых местообитаниях и на болотах. Высотная неоднородность численности этой полевки носит ромбовидный характер – ее обилие выше в среднегорьях, чем в предгорьях, низкогорьях и, особенно, высокогорьях (рис. 14).

Таким образом, в целом по западносибирской части ареала темная полевка охотно населяет хорошо увлажненные территории, особенно в сочетании с разреженной тайгой и вторичными сообществами на месте вырубок и гарей.

По результатам кластерного анализа составлена классификация местообитаний по степени их благоприятности для темной полевки и построен пространственно-типологический граф ее распределения (рис. 15). Всего выделено четыре типа благоприятности от оптимального, где этой полевки больше всего, до экстремального, где она не встречена.

Наибольшая связь с распределением темной полевки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности как режима зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах (40% учтенной дисперсии; табл. 7). Зональность и подзональность, провинциальность, тип растительности и высотная поясность менее информативны (9–21%). Облесенность, состав лесообразующих пород и распашка объясняют от 1 до 4% дисперсии каждый. Информативность заболоченности, макрорельефа, заливания в половодье и застройки ниже 1%.

Аппроксимация нарастающим итогом добавляет к информативности наших представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности за счет других природно-антропогенных факторов всего 3% учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 43% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 8%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) равна 51% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.72).

Таблица 7

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

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	40	40
Зональность и подзональность	21	40
Провинциальность	19	40
Тип растительности	9	42
Высотная поясность	9	42
Облесенность	4	42
Состав лесообразующих пород	2	43
Распашка	1	43
Заболоченность	0.6	43
Макрорельеф (равнина – горы)	0.3	43
Заливание в половодье	0.2	43
Застроенность	0.1	43
Все факторы	43	43
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	43	51
Все факторы и режимы	51	

### Условия среды для темной полевки в местообитаниях Западной Сибири:

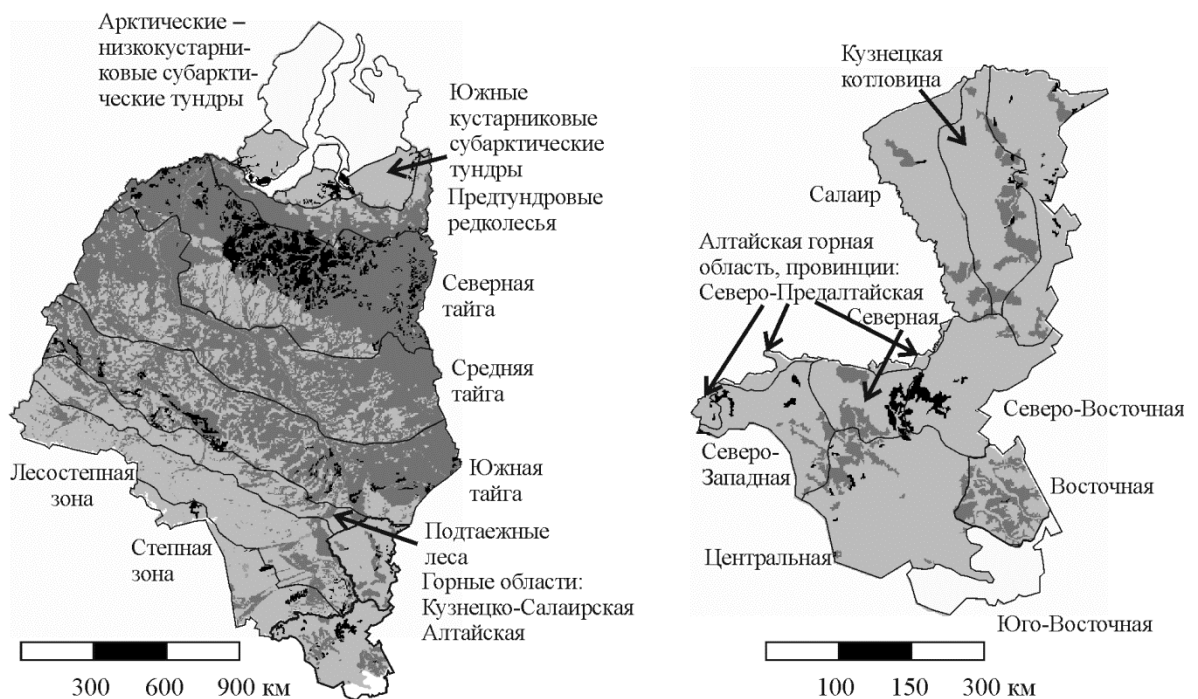
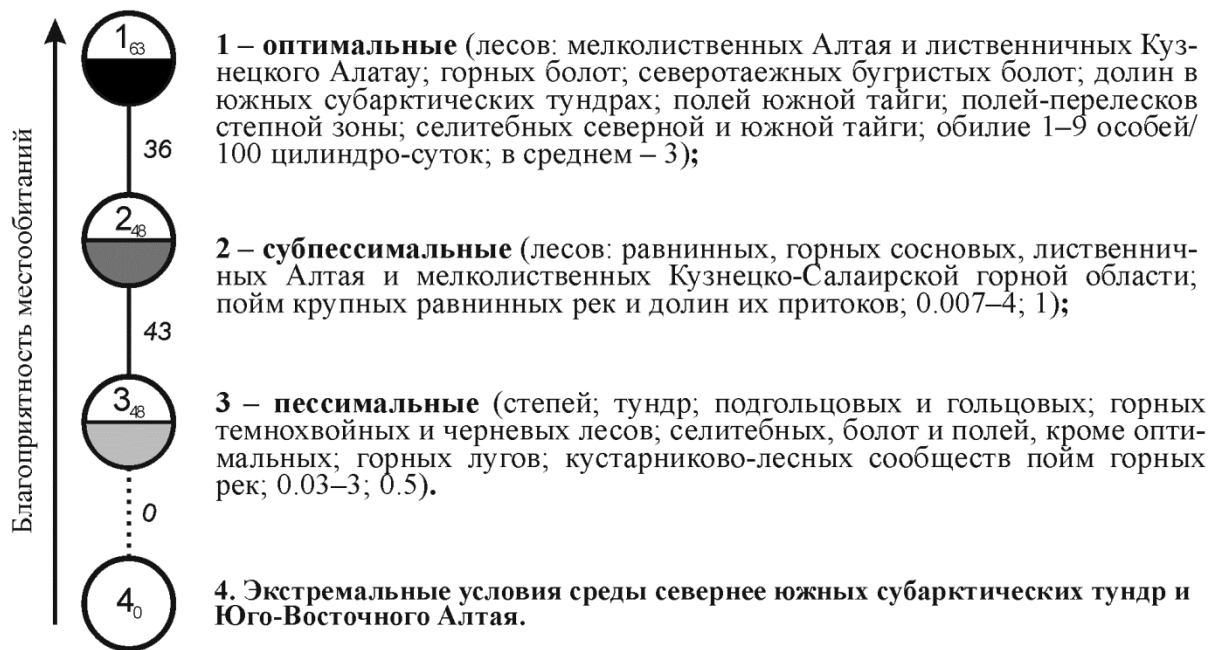


Рис. 15. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для темной полевки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 36%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

## 2.7. Полевка-экономка *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)

Полевка-экономка предпочитает влажные, густо заросшие участки по берегам озер, ручьев и краю болот. Может встречаться в тундре, тайге, лесостепи, и даже полупустыни (Tast, 1982; Van Apeldoorn, 1999). Питается в основном сочными надземными частями околоводных растений. Зимой и ранней весной потребляет древесные корма – веточки и кору (Чернявский, 1984; Павлинов, 2019; Linzey et al., 2016).

На Западно-Сибирской равнине полевки-экономки больше всего в южной тайге, а к северу и югу от этой подзоны отмечено уменьшение ее обилия. Здесь эту полевку чаще встречали в поймах крупных рек в пределах от тундр до южной тайги, а южнее, до степной зоны – на низинных болотах (Равкин и др., 1996). В таежной зоне Западной Сибири она предпочитает прибрежные заросли и отсутствует в глухих хвойных лесах и на верховых болотах. Сравнительно много этой полевки встречали на огородах и полях зерновых культур вблизи населенных пунктов (Лаптев, 1958). Полевка-экономка населяет многие ландшафты Алтае-Саянской горной страны, где предпочитает сырые или умеренно влажные участки, поросшие травами (Юдин и др., 1979). Кроме этого, в горах она встречается на полянах среди лесов различного типа, в субальпийских редколесьях, альпийских и субальпийских лугах (Виноградов, 2012).

В целом на всей исследованной нами территории полевка-экономка обычна (4), в среднем по Западно-Сибирской равнине ее несколько меньше (3). Здесь она встречена повсеместно, кроме арктических и северных моховых субарктических тундр.

В низкокустарниковых субарктических тундрах полевка-экономка обычна (2). Больше всего ее в лугово-кустарниковых сообществах долин рек (12), вчетверо меньше – в селитебных местообитаниях. Эта полевка обычна в ерничково-ивняковых тундрах (1), редка на болотах (0.9) и в кустарничково- и лишайниково-моховых тундрах с ивой и ерником (0.5). В лишайниково-низкокустарничковых тундрах она не встречена.

В южных кустарниковых субарктических тундрах полевка-экономка тоже обычна (4). Здесь она отдает предпочтение лугово-кустарниковым сообществам долин притоков крупных рек, где многочисленна (10). Редка эта полевка в лишайниково-редкокустарничковых тундрах (0.5). В кустарничково-мохово-лишайниковых, ерниковых и ивняковых тундрах, а также на болотах подзональной полосы эта полевка не встречена.

Таким образом, на двух населенных полевкой-экономкой подзональных субарктических полосах тундровой зоны она предпочитает лугово-кустарниковые сообщества долин притоков крупных рек.

В предтундровых редколесьях полевка-экономка почти редка (1). Чаще ловили ее в селитебных местообитаниях (4), а также в ивняковых тундрах и лугово-кустарниково-лесных сообществах долин рек (по 3). Редка она в ерниковых, ерниково-ивняковых и лишайниково-редкокустарниковых тундрах, лиственничных редколесьях и на болотах (0.3–0.5). Очень редко эту полевку ловили в лиственничных редкостойных лесах (0.06).

В северной тайге полевка-экономка в среднем обычна (3). Многочисленна она в селитебных местообитаниях (11), обычна – в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (7), в лиственничных редкостойных лесах (3) и болотно-озерных комплексах (2), а также в сосняках, темнохвойной тайге и на облесенных переходных болотах (по 1). Реже эту полевку ловили в лиственничных редколесьях и лесах нормальной полноты, на плоско- и крупнобугристых болотах (0.1–0.7). На открытых низинных болотах она не встречена, хотя, скорее всего, это случайность.

В средней тайге полевка-экономка в целом обычна (4), а многочисленна – в лесо-кустарниково-сорово-луговых сообществах пойм крупных рек и лугово-кустарниково-лесных – долин их притоков (14 и 11). Обычна она в сосновых и мелколиственных лесах, темнохвойной тайге, селитебных местообитаниях и на облесенных переходных болотах (2–5). Редка эта полевка на облесенных верховых болотах (0.5).

В южной тайге полевка-экономка так же обычна (4). Чаще ловили ее в лесо-кустарниково-луговых сообществах пойм крупных рек и долин их притоков, а также в селитебных местообитаниях (13 и 12). Меньше этой полевки на открытых полях (8), в темнохвойной тайге и мелколиственных лесах (по 3), а также на полях перелесках (2), открытых низинных и облесенных переходных болотах (2 и 1). Изредка ее встречали в сосняках (0.9) и на облесенных верховых болотах (0.4).

В подтаежных лесах полевки-экономки в среднем вдвое меньше (2), чем в южной тайге. Больше всего ее в лугово-кустарниково-лесных сообществах долин притоков крупных рек (7) и несколько меньше – в лесо-кустарниковых-луговых сообществах пойм крупных рек, в сосновых и мелколиственных лесах, участках темнохвойной тайги, полях-перелесках, селитебных местообитаниях, на открытых низинных и облесенных переходных болотах (1–4). Редка эта полевка на открытых полях (0.8) и облесенных верховых болотах (0.2).

В целом по лесной зоне полевка-экономка предпочитает сообщества пойм крупных рек и долин их притоков. Сравнительно много ее в селитебных местообитаниях зоны.

В лесостепи полевка-экономка так же обычна, как и в подтаежных лесах (2). Чаще встречали ее на открытых низинных болотах (10). Эта полевка обычна на сплавинах озер (7), облесенных переходных болотах (5), в болотно-лугово-степных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (3). Несколько меньше ее в участках мелколиственных лесов, луговых степях, на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами и полях: открытых и с перелесками (1–2). Изредка ее ловили в настоящих степях (0.8), участках сосновых лесов и в селитебных местообитаниях (по 0.5).

В степной зоне полевки-экономки в целом вдвое меньше, чем в лесостепи (1). Больше всего ее на травяных болотах в сочетании с галофитными лугами и в селитебных местообитаниях (по 2). Кроме того, она обычна в степях, на полях-перелесках (по 1) и редка – в болотно-лугово-лесных сообществах долин притоков крупных рек (0.4).

Обобщая изложенное выше, можно сказать, что полевка-экономка обычна как в целом по равнине, так и по зонам, подзонам и подзональным полосам, кроме арктических и северных моховых субарктических тундр, где она не встречена. На равнинной территории эта полевка предпочитает сообщества пойм крупных рек и долин их притоков от северной границы ее распространения (низкокустарниковые субарктические тундры) вплоть до южной тайги. Сухие высокие поймы крупных рек в подтаежных лесах для вида менее привлекательны, что смещает биотопические предпочтения этой полевки к другим влажным и богатым осоками и прочими травами местообитаниям: сообществам долин притоков крупных рек и низинным болотам (особенно в лесостепи и степи).

На Западно-Сибирской равнине в целом по зонам, подзонам и подзональным полосам обилие полевки-экономки максимально в средней и южной тайге с ромбовидным уменьшением показателя к северу и к югу (рис. 16). При этом значительные различия в количестве встреченных особей этой полевки на 100 ц.с. в предтундровых редколесьях и занимаемых видом подзональных полосах субарктических тундр связаны, вероятно, с относительно небольшим количеством проведенных здесь учетов численности мелких млекопитающих (см. табл. 1). На рисунке показано только среднее значение обилия для этих территорий в целом.

В целом по горным территориям Западной Сибири полевка-экономка обычна (5) и встречена во всех провинциях рассматриваемых горных областей.

В Северо-Предалтайской провинции она в среднем редка (0.7). Здесь ее чаще ловили в мелколиственных лесах (2). Редка эта полевка в луговых степях и на полях: открытых и с перелесками (0.4–0.5).

На Северо-Западном Алтае полевка-экономка в целом обычна (6). При этом она многочисленна в подгольцовых редколесьях (31), обычна в селитебных местообитаниях, мелколиственных и сосновых лесах, луговых, ерниковых, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (2–4). Изредка ее ловили в темнохвойной тайге (0.7).



Рис. 16. Обилие полевки-экономки в равнинной и горной частях Западной Сибири

На Северном Алтае полевка-экономка в среднем обычна (3) и предпочитает поля-перелески (16). Намного меньше ее на открытых полях, в лесах, лесных лугах, луговых степях и селитебных местообитаниях (1–4). Редка эта полевка в подгольцовых редколесьях (0.8).

На Северо-Восточном Алтае полевка-экономка в целом также обычна (4), хотя и многочисленна в лиственных лесах (14) и долинных лугах (11). Реже ее ловили в мелколиственных лесах (8), на болотах и в черневой тайге (по 6), в подгольцовых редколесьях (3), сосновых и темнохвойных лесах и на полях (открытых и с перелесками, по 2). Редка эта полевка в луговых и ерниковых тундрах (0.5) и селитебных местообитаниях (0.4).

На Центральном Алтае полевка-экономка в среднем обычна (2) и предпочитает кустарниково-лесные сообщества пойм рек (6). Меньше ее на болотах (4), в мелколиственных и лиственных лесах, а также в подгольцовых редколесьях (по 3). Эта полевка также обычна в черневых и темнохвойных лесах, тундростепях, луговых и ерниковых тундрах, на субальпийских и альпийских



лугах (1–2). Редка она здесь в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах (0.7), луговых и настоящих степях (0.6 и 0.2), на открытых полях и в селитебных местообитаниях (0.2 и 0.1).

На Восточном Алтае полевка-экономка редка как в целом по провинции (0.2), так и отдельно в луговых и настоящих степях, лиственничных лесах, на болотах и полях (открытых и с перелесками; 0.1–0.6). В селитебных местообитаниях, опустыненных степях, луговых и ерниковых тундрах и в лугово-лесных сообществах пойм рек эта полевка не встречена.

На Юго-Восточном Алтае полевка-экономка в среднем обычна (2). Здесь ее чаще всего встречали в кустарниково-лесных сообществах пойм рек, а также в луговых и ерниковых тундрах (по 6). Несколько меньше этой полевки в тундростепях, внепойменных лесах и долинных лугах (1–2). В настоящих степях провинции она редка (0.2), а в селитебных местообитаниях, опустыненных степях, подгольцовых редколесьях, а также в мохово-лишайниковых и каменистых тундрах не встречена.

В Салаирской провинции Кузнецко-Салаирской горной области полевка-экономка в целом обычна (8). Многочисленна она здесь в черневых лесах (15) и в полях-перелесках (10), а в селитебных местообитаниях, сосновых и мелколиственных лесах – обычна (1–2).

В Кузнецкой котловине эта полевка в среднем обычна (8). Чаще ее встречали в полях-перелесках (10), а несколько реже – в мелколиственных и черневых лесах, пойменных лугах, луговых и настоящих степях (6–9).

В Кузнецком Алатау полевка-экономка в целом по провинции многочисленна (12). Чаще всего ее встречали в мелколиственных лесах (21) и на лугах: пойменных (30), внепойменных открытых (18) и лесных (17). Кроме того, эта полевка многочисленна в лиственничных и черневых лесах, подгольцовых редколесьях и на субальпийских лугах (11–14). В сосновых и темнохвойных лесах, полях-перелесках, луговых и ерниковых, мохово-лишайниковых и каменистых тундрах, а также на болотах провинции полевка-экономка обычна (2–7).

В целом по горным территориям Западной Сибири полевка-экономка предпочитает пойменные и припойменные местообитания, но в меньшей степени, чем на Западно-Сибирской равнине, где имеются широкие поймы крупных рек. Ее обилие в Кузнецко-Салаирской горной области выше, чем на Алтае. Значительное количество выпадающих осадков и мощный снежный покров Кузнецкого Алатау, густая сеть небольших долин и балок котловины, а также барьерная роль Салаира на пути влажных западных ветров (Куминова, 1963) – все это положительно сказывается на обилии полевки-экономки. В среднем по высотным поясам ее больше в предгорьях (рис. 16). Высотная неоднородность обилия носит пирамидальный характер: по сравнению с предгорьями, полевки-экономки меньше в низко- и среднегорьях (различия в значениях показателя для которых невелики), и особенно – в высокогорных местообитаниях.

На основании кластерного анализа матрицы коэффициентов сходства показателей обилия, усредненных по группам выделов указанных карт, составлена классификация местообитаний исследованных территорий по степени благоприятности условий среды для полевки-экономки. Одновременно такая классификация представляет собой кластерное упорядочение представлений по обилию вида на рассматриваемой территории. На основании классификации построен пространственно-типологический граф распределения полевки-экономки (рис. 17). Всего выделено пять типов благоприятности: от оптимального, где этой полевки больше всего, до экстремального, где она не встречена.

Наибольшая связь с распределением полевки-экономки по местообитаниям Западной Сибири прослежена для тепло- и влагообеспеченности (21% учтенной дисперсии; табл. 8). Зональность и подзональность на равнине, а также провинциальность в горах менее информативны (14 и 6%). Облесенность, высотная поясность и тип растительности объясняют по 2% дисперсии каждый. Информативность заливания в половодье, макрорельефа, минерального питания болот, заболоченности и застройки ниже 1%. Эти факторы имеют значительное локальное влияние, но в целом по Западной Сибири малоинформативны.

Несмотря на значительную силу связи заливания в половодье, заболоченности и минерального питания фитоценозов болот с распределением, представительность их влияния в целом по исследованной территории невелика.

Приращение учтенной дисперсии при аппроксимации нарастающим итогом добавляет к информативности представлений о влиянии тепло- и влагообеспеченности всего 2% учтенной дисперсии. Классификационные режимы (по благоприятности местообитаний) учитывают 24% дисперсии матрицы сходства и дают приращение в 9%. Множественная оценка связи со всеми выявленными факторами среды и их сочетаниями равна 32% учтенной дисперсии (множественный коэффициент корреляции 0.56).

Невысокая доля объясненной дисперсии отражает значительную вариабильность значений обилия в сходных местообитаниях, особенно в горах. На равнине, за счет усреднения многолетних данных, которых здесь собрано значительно больше, чем в горах, таких отличий меньше.

Таблица 8

Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия полевки-экономки в Западной Сибири

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	21	21
Зональность и подзональность	14	21
Провинциальность	6	21
Облесенность	2	22
Высотная поясность	2	22
Тип растительности	2	22
Заливание в половодье	0.9	23
Макрорельеф (равнина – горы)	0.7	23
Минеральное питание фитоценозов болот	0.7	23
Заболоченность	0.3	23
Застроенность	0.002	23
Все факторы	23	23
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	24	32
Все факторы и режимы	32	

### Условия среды для полевки-экономки в местообитаниях Западной Сибири:

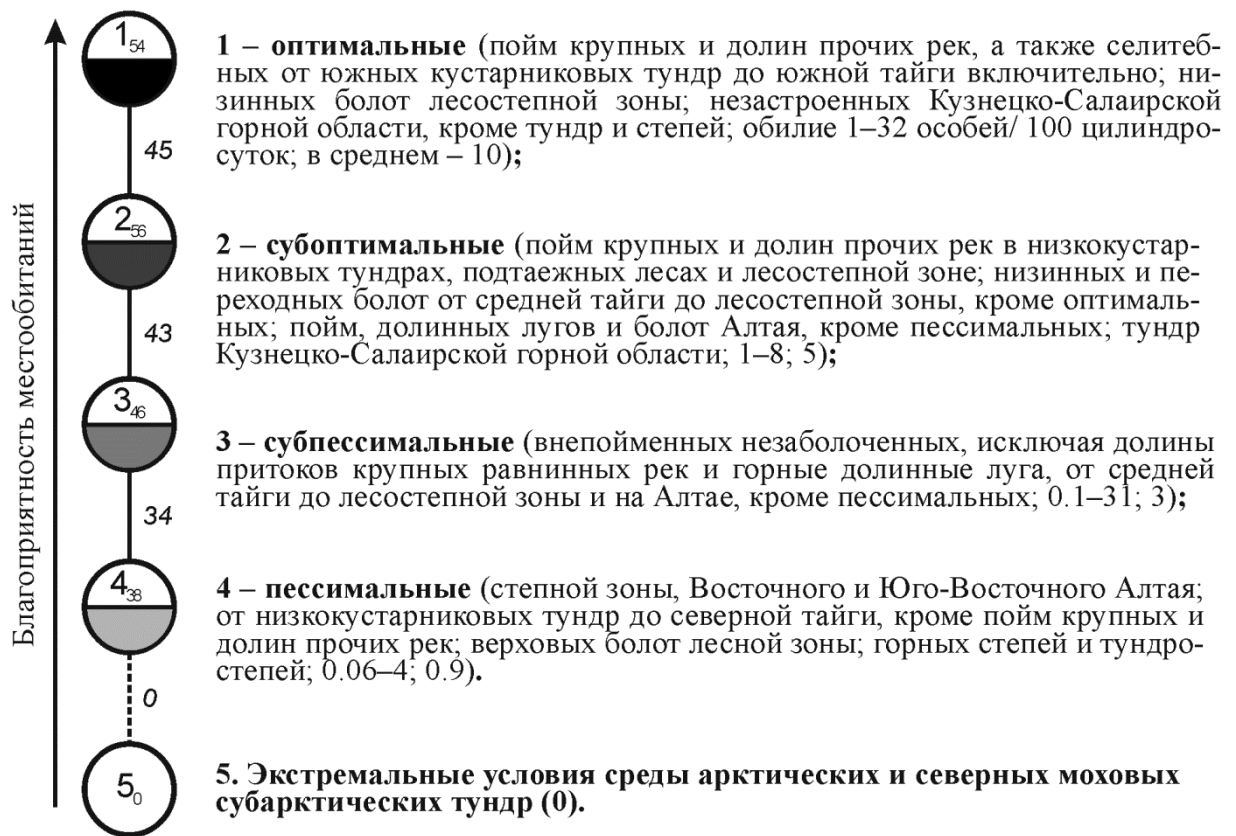


Рис. 17. Пространственно-типологическая изменчивость степени благоприятности условий среды для полевки-экономки в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири

Граф построен на уровне типа местообитаний (порог значимости сходства – 34%). Цифры у связей между таксонами, обозначенными кружками, означают среднее сходство между ними, внутри верхней половины значка – номер таксона, а рядом, индексом – показано среднее сходство вошедших в него проб. Цвета нижней половины кружков указывают на расположение соответствующих таксону местообитаний на приведенных схемах.

## 2.8. Монгольская полевка *Microtus mongolicus* (Radde, 1861)

Монгольская полевка обитает нижнем и среднем поясе гор Юго-Восточного Алтая, Забайкалья, Северной Монголии и Северо-Восточного Китая, где занимает влажные участки степей и по припойменным лугам проникает в леса (Павлинов, 2019). В списке видов млекопитающих России (Лисовский и др., 2019) указан пересмотренный состав таксона: из него исключены популяции, живущие западнее Селенги. Алтайской популяции монгольской полевки присвоено видовое название – западномонгольская полевка *Alexandromys alpinus* Lissovsky, 2018 (Лисовский, Кадетова, Оболенская, 2018).

По используемым сведениям, в Западной Сибири эта полевка встречена только в тундровых высокогорьях Юго-Восточного Алтая: Кош-Агачский район республики Алтай, в окрестностях села Кокоря в 1997 г. М.А. Грабовским, Ю.В. Бобковым, С.М. Цыбулиным и С.В. Долговых.

## 2.9. Полевка Миддендорфа *Microtus middendorffi* (Poljakov, 1881)

Полевка Миддендорфа населяет равнинные заболоченные тундры и луга по речным долинам с редколесьем и кустами ив от Полярного Урала и полуострова Ямал до Анадырского плоскогорья и Колымского нагорья, и до среднего течения р. Алдан на юге. В ряде литературных источников популяции восточнее Таймыра выделяют как отдельный вид – северосибирскую полевку *M. hyperboreus* Vinogradov, 1934 (Мейер, 1986; Павлинов, Россолимо, 1987; Литвинов, Чупин, 2018). При этом популяции полевок Миддендорфа и северосибирской перекрываются в Якутии (Кривошеев, 1971), так что систематическая принадлежность западносибирских особей вида не вызывает сомнений.

По использованным сведениям полевка Миддендорфа в Западной Сибири распространена только на равнине, в подзонах субарктических тундр и предтундровых редколесий. При этом в литературе описаны встречи вида южнее, до средней тайги (Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965).

В северных моховых субарктических тундрах эта полевка редка (0.6). Она обычна в мохово-травяных тундрах (2), редка в лугово-ивняково-моховых сообществах долин рек (0.8) и в кустарничково-моховых и лишайниково-моховых тундрах (0.1). В низкокустарниковой подзональной полосе полевка Миддендорфа не встречена. В южных субарктических тундрах она редка (0.1). Здесь ее ловили только в лугово-кустарниковых долинах рек (0.3).

В среднем по предтундровым редколесьям полевка Миддендорфа также редка (0.3). Здесь ее несколько больше в ерничково-ивняковых тундрах (1) и меньше – в лугово-кустарничково-лесных сообществах пойм крупных рек и долин их притоков (0.7), а также в лиственничных редколесьях. В других местообитаниях подзоны эта полевка не встречена. Таким образом, в целом по населенной полевкой Миддендорфа территории Западной Сибири она предпочитает сообщества пойм крупных и долин прочих рек.

## **2.10. Сравнительный анализ силы и общности связи выявленных градиентов среды с распределением широко распространенных видов**

Выявленный по выполненным классификациям местообитаний Западной Сибири список факторов среды и их сочетаний, связанных со встречаемостью широко распространенных видов лесных и серых полевок, можно условно разделить на три группы по силе и общности этих связей (табл. 9).

Первая группа включает в себя широтные, высотные и провинциальные градиенты. Это тепло- и влагообеспеченность – наиболее информативный для всех исследованных видов полевок фактор, представляющий собой сочетание зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах, а также макрорельефа (равнинного или горного).

Во вторую группу входят факторы, демонстрирующие наибольшую силу и общность связи с распределением отдельных видов лесных и серых полевок среди напрямую связанных с растительным обликом местообитаний: тип растительности, облесенность и состав лесообразующих пород.

Оценка силы и общности связи факторов среды и обилия широко распространенных в Западной Сибири видов лесных и серых полевков

Группа факторов, фактор, режим	Полевки						
	красно-серая	рыжая	красная	узкочерепная	обыкновенная	темная	экономка
Группа I							
Тепло- и влагообеспеченность	28	46	10	21	47	40	21
Зональность и подзональность	25	33	10	16	33	21	14
Провинциальность	9	16	2	6	18	19	6
Высотная поясность	10	9	1	3	8	9	2
Макрорельеф (равнина – горы)	9	4	0.05	2	5	0.3	0.7
Группа II							
Тип растительности	8	10	3	6	12	9	2
Облесенность	7	9	5	2	5	4	2
Состав лесообразующих пород	– <sup>4</sup>	8	3	–	–	2	–
Группа III							
Заболоченность	0.9	0.1	0.4	0.7	2	0.6	0.3
Минеральное питание фитоценозов болот	–	–	–	–	–	–	0.7
Заливание в половодье	0.6	0.9	0.7	0.9	1	0.2	0.9
Распашка	0.4	1	0.2	0.5	3	1	–
Застроенность	0.01	0.4	0.2	0.2	0.05	0.1	0.002
Сочетания							
Все факторы	34	48	21	25	49	43	23
Режимы по классификации (благоприятность условий среды в местообитаниях)	45	59	21	23	57	43	24
Все факторы и режимы	50	63	27	31	60	51	32

Третью группу факторов составляют характеристики условий среды, локальное влияние которых на изменчивость обилия исследованных полевков зачастую огромно, но в целом по Западной Сибири сравнительно невелико. Это

<sup>4</sup> Связь фактора с неоднородностью обилия вида при кластерном анализе не выявлена.

заливание в половодье, заболоченность, тип минерального питания фитоценозов болот, распашка и застроенность.

Список выявленных факторов среды, а также их иерархия (по доле учтенной дисперсии матрицы сходства) не универсальны для каждого из видов лесных и серых полевков. Так, связь состава лесообразующих пород с пространственной изменчивостью обилия в целом по Западной Сибири прослежена для трех из семи широко распространенных видов (рыжая, красная и темная полевки), а различий в минеральном питании фитоценозов болот – только для полевки-экономки. В то же время это единственный исследованный вид, распределение которого не связано с распашкой. Кроме того, описанные выше группы факторов среды и их сочетаний могут перекрываться по некоторым их компонентам: зачастую часть выявленных градиентов среды второй группы объясняет большее количество дисперсии матрицы сходства, чем отдельные компоненты тепло- и влагообеспеченности (например, макрорельеф).

Существенна среди исследованных видов разница в доле дисперсии матрицы сходства, учтенной всеми выявленными факторами и режимами вместе. Причиной этого служит не одинаковая степень распространения и среднего обилия полевков в целом по Западной Сибири: вслед за увеличением доли нулевых проб снижается неоднородность значений обилия в выборке, в том числе и связанная с межгодовыми и локальными отличиями в численности животных. Значения коэффициентов множественной корреляции варьируют от 0.52 для красной полевки, встреченной на всей исследованной территории, кроме арктических тундр, до 0.79 для рыжей полевки, отсутствующей севернее типичной северной тайги, в степной зоне и на Юго-Восточном Алтае (среднее по Западной Сибири обилие: 6 и 1 особь на 100 ц.с. соответственно).



### ГЛАВА 3. ЧИСЛЕННОСТЬ

Численность **красно-серой полевки** в Западной Сибири оценена в 393 млн. особей, две трети которых приходится на равнину. Изменчивость показателя здесь в целом соответствует широтной неоднородности обилия вида: этой полевки больше всего в южной тайге и значительно меньше к северу и к югу от этой подзоны (рис. 18, табл. 10).

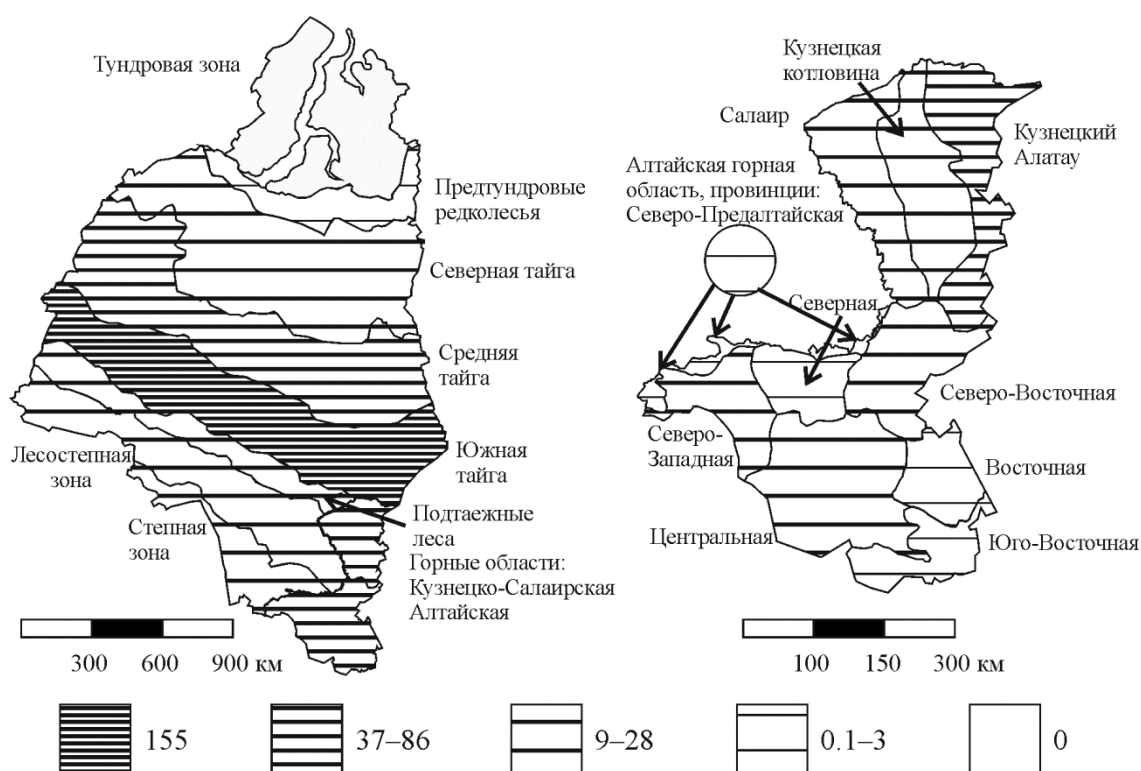


Рис. 18. Численность красно-серой полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В среднем по горным областям оценка численности этой полевки дает сопоставимые значения. Среди провинций показатель выше всего в Кузнецком Алатау. Несколько меньше красно-серой полевки на Салаире и в Кузнецкой котловине, а также на Северо-Западном, Северо-Восточном и Центральном Алтае. В Северо-Предалтайской, Северной, Восточной и Юго-Восточной провинциях Алтая по-отдельности насчитывается не более чем по 3 млн. особей.

## Численность красно-серой полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Тундровая зона	0	–	–	0	0
Предтундровые редколесья	0.1	100	0.05–0.3	0.04	0.03
Северная тайга	13	61	6–26	5	3
Средняя тайга	37	23	27–51	14	9
Южная тайга	155	11	132–182	60	40
Подтаежные леса	14	30	9–21	5	4
Лесная зона в целом	219	9	190–253	84	56
Лесостепная зона	28	9	24–31	11	7
Степная зона	13	48	7–24	5	3
<b>Всего на равнине</b>	<b>260</b>	<b>8</b>	<b>229–295</b>	<b>100</b>	<b>66</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предальтайская	3	33	2–4	2	0.8
Северо-Западная	17	33	11–27	12	4
Северная	3	12	3–4	2	0.8
Северо-Восточная	9	14	7–11	7	2
Центральная	12	16	10–15	9	3
Восточная	1	40	0.6–2	0.8	0.3
Юго-Восточная	2	29	1–3	2	1
Алтайская область в целом	47	13	39–57	35	12
Салаир	15	33	10–23	11	4
Кузнецкая котловина	14	12	12–17	11	4
Кузнецкий Алатау	57	15	46–71	43	14
Кузнецко-Салаирская область в целом	86	12	72–102	65	22
<b>Всего в горах</b>	<b>133</b>	<b>9</b>	<b>116–152</b>	<b>100</b>	<b>34</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>393</b>	<b>6</b>	<b>356–433</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

Численность **рыжей полевки** в Западной Сибири оценена в 482 млн. особей, большей частью (86%) заселяющих равнину. Характер зонально-подзональной и провинциальной изменчивости показателя в целом напоминает таковой у красно-серой полевки: ее так же больше в южной тайге, к северу и к югу от которой – значительно меньше (рис. 19, табл. 11). Главное отличие состоит в отсутствии рыжей полевки в предтундровых редколесьях, северотаежных редкостойных лесах, степной зоне и Юго-Восточном Алтае, что, вероятно, связано с предпочтением ею мелколиственных лесов.

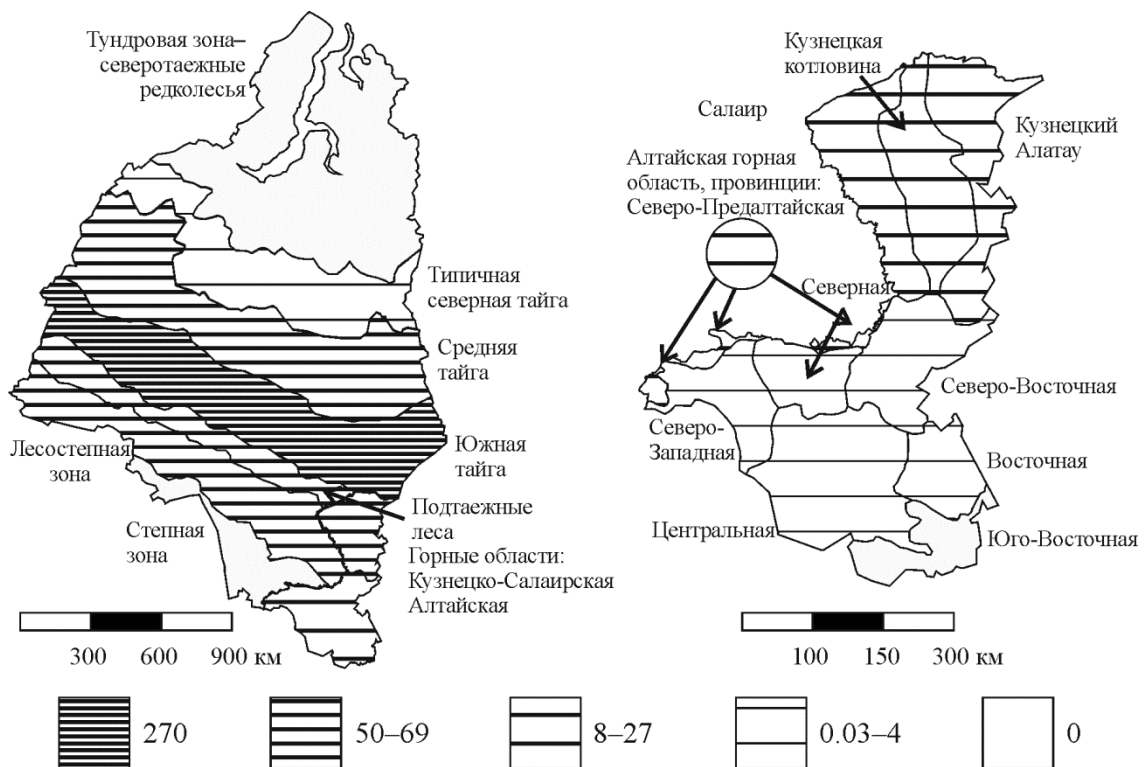


Рис. 19. Численность рыжей полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В Кузнецко-Салаирской горной области численность этой полевки значительно выше, чем на Алтае как в целом, так и отдельно по провинциям (исключая Северо-Предалтайскую). Большое количество особей вида в Кузнецком Алатау, на Салаире и Северо-Восточном Алтае обусловлено широким распространением здесь черневой тайги. Кроме того, частично облесенные предгорные ландшафты Кузнецкой котловины и Северо-Предалтайской провинции также привлекательны для рыжей полевки.

## Численность рыжей полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Тундровая зона – северотасжные редкостойные леса и степная зона	0	–	–	0	0
Типичная северная тайга	0.2	100	0.07–0.5	0.05	0.04
Средняя тайга	53	29	36–79	13	11
Южная тайга	270	11	231–317	65	56
Подтаежные леса	69	16	54–87	17	14
Лесная зона в целом	392	9	343–448	95	81
Лесостепная зона	22	8	19–24	5	5
<b>Всего на равнине</b>	<b>414</b>	<b>8</b>	<b>364–470</b>	<b>100</b>	<b>86</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предальтайская	13	30	9–19	19	3
Северо-Западная	0.1	100	0.04–0.3	0.1	0.02
Северная	0.5	31	0.3–0.7	0.7	0.1
Северо-Восточная	4	20	4–6	6	0.8
Центральная	0.3	63	0.1–0.6	0.4	0.06
Восточная	0.03	100	0.01–0.09	0.04	0.006
Юго-Восточная	0	–	–	0	0
Алтайская область в целом	18	21	14–25	26	4
Салаир	8	27	6–12	12	2
Кузнецкая котловина	15	10	13–17	22	3
Кузнецкий Алатау	27	18	21–35	40	5
Кузнецко-Салаирская область в целом	50	11	42–59	74	10
<b>Всего в горах</b>	<b>68</b>	<b>10</b>	<b>59–80</b>	<b>100</b>	<b>14</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>482</b>	<b>7</b>	<b>431–540</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

**Красная полевка** – самый многочисленный и широкораспространенный вид лесных полевок Западной Сибири. Ее численность на исследованной территории оценена в 2029 млн. особей, большая часть которых (87%) занимает равнину. Здесь больше всего этой полевки в таежных подзонах, к северу и к югу от которых – намного меньше (рис. 20, табл. 12).

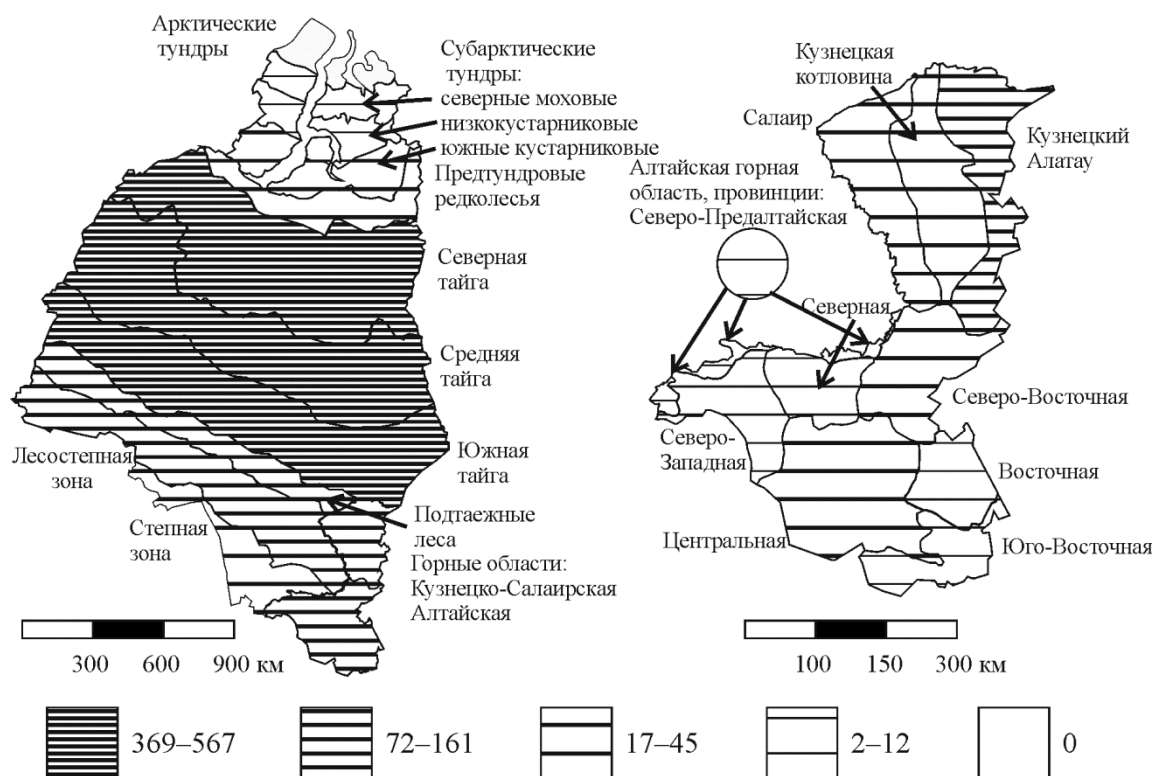


Рис. 20. Численность красной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

В горах численность этой полевки выше всего в Кузнецком Алатау и на Северо-Восточном Алтае – наиболее облесенных провинциях. Пространственная неоднородность показателя на исследованной территории, очевидно, тесно связана с распространением лесов с участием темнохвойных пород.

## Численность красной полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические тундры	0	–	–	0	0
Северные моховые субарктические тундры	4	80	2–9	0.2	0.2
Низкокустарниковые субарктические тундры	2	44	1–4	0.1	0.1
Южные кустарниковые субарктические тундры	33	66	16–68	2	2
Субарктические тундры в целом	39	56	20–74	2	2
Предтундровые редколесья	39	15	31–48	2	2
Северная тайга	559	8	493–634	32	28
Средняя тайга	369	13	302–451	21	18
Южная тайга	567	8	498–644	32	28
Подгаежные леса	72	13	60–87	4	3
Лесная зона в целом	1606	5	1480–1742	91	79
Лесостепная зона	109	7	98–120	6	5
Степная зона	18	36	12–29	1	0.9
<b>Всего на равнине</b>	<b>1772</b>	<b>5</b>	<b>1640–1913</b>	<b>100</b>	<b>87</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предальтайская	12	34	8–17	5	0.6
Северо-Западная	4	42	3–7	2	0.2
Северная	8	12	6–9	3	0.4
Северо-Восточная	45	11	38–53	17	2
Центральная	17	17	13–22	6	0.8
Восточная	4	22	3–6	2	0.2
Юго-Восточная	6	23	4–8	2	0.3
Алтайская область в целом	96	8	85–108	37	5
Салаир	39	28	27–57	15	2
Кузнецкая котловина	22	10	19–26	9	1
Кузнецкий Алатау	100	10	87–117	39	5
Кузнецко-Салаирская область в целом	161	9	140–186	63	8
<b>Всего в горах</b>	<b>257</b>	<b>7</b>	<b>233–285</b>	<b>100</b>	<b>13</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>2029</b>	<b>4</b>	<b>1894–2174</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

Численность узкочерепной полевки в Западной Сибири оценена в 332 млн. особей. На равнине значения этого показателя наиболее велики в субарктических тундрах (без разделения на подзональные полосы), а также в лесостепной и степной зонах (рис. 21, табл. 13).

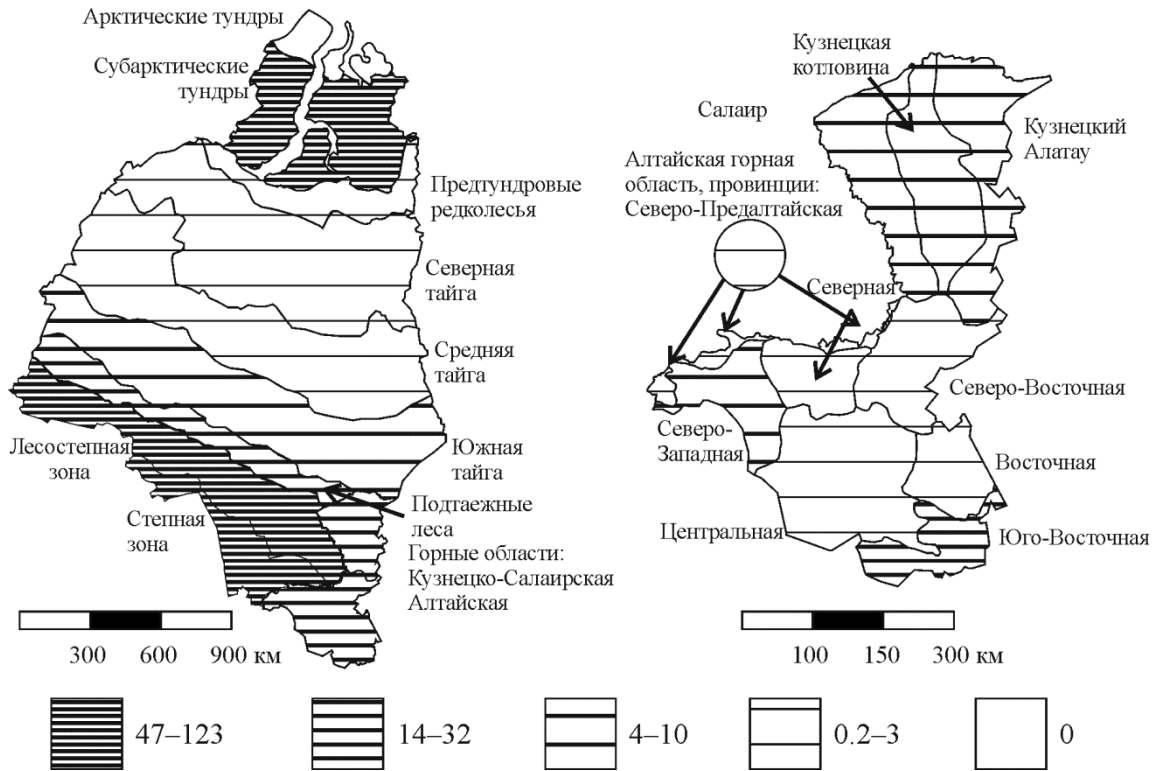


Рис. 21. Численность узкочерепной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

Общая численность узкочерепной полевки в двух горных областях отдельно значительно меньше, чем в граничащих с ними лесостепной и степной зонах. Всего в горах ее вместе вшестеро меньше, чем на равнине. При этом больше всего этой полевки здесь на Юго-Восточном Алтае, где высока доля по площади наиболее благоприятных для вида местообитаний. Общий характер зонально-подзональной и провинциальной изменчивости численности узкочерепной полевки противоположен таковому у лесных полевок.

Численность узкочерепной полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические тундры	0	–	–	–	–
Северные моховые субарктические тундры	44	56	23–85	15	13
Низкокустарниковые субарктические тундры	0	–	–	–	–
Южные кустарниковые субарктические тундры	76	67	36–159	26	23
Субарктические тундры в целом	120	47	68–212	41	36
Предтундровые редколесья	0.9	55	0.5–2	0.3	0.3
Северная тайга	1	90	0.4–3	0.3	0.3
Средняя тайга	0.2	100	0.08–0.6	0.07	0.06
Южная тайга	10	35	6–16	4	3
Подгаежные леса	32	18	25–42	11	9
Лесная зона в целом	45	15	36–56	16	13
Лесостепная зона	76	8	67–86	27	23
Степная зона	47	27	32–67	16	14
Лесостепная и степная зоны в целом	123	11	103–146	43	37
<b>Всего на равнине</b>	<b>287</b>	<b>20</b>	<b>215–383</b>	<b>100</b>	<b>86</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предальтайская	3	41	2–6	7	0.9
Северо-Западная	7	56	4–13	16	2
Северная	1	14	0.8–1	2	0.3
Северо-Восточная	0.2	44	0.1–0.3	0.4	0.06
Центральная	2	30	2–3	4	0.6
Восточная	3	24	2–4	7	0.9
Юго-Восточная	14	20	10–18	31	4
Алтайская область в целом	30	17	24–39	67	9
Салаир	4	76	2–9	9	1
Кузнецкая котловина	4	18	3–5	9	1
Кузнецкий Алатау	7	42	4–12	15	3
Кузнецко-Салаирская область в целом	15	29	10–22	33	5
<b>Всего в горах</b>	<b>45</b>	<b>15</b>	<b>37–56</b>	<b>100</b>	<b>14</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>332</b>	<b>18</b>	<b>258–429</b>	<b>–</b>	<b>100</b>



Численность **обыкновенной полевки**<sup>5</sup> в Западной Сибири оценена в 238 млн. особей. Больше всего ее на равнине от южной тайги до степи, исключая подтаежные леса (рис. 22, табл. 14). Снижение показателя здесь не противоречит общему тренду, а связано с меньшей, чем у южной тайги, площадью подзоны.

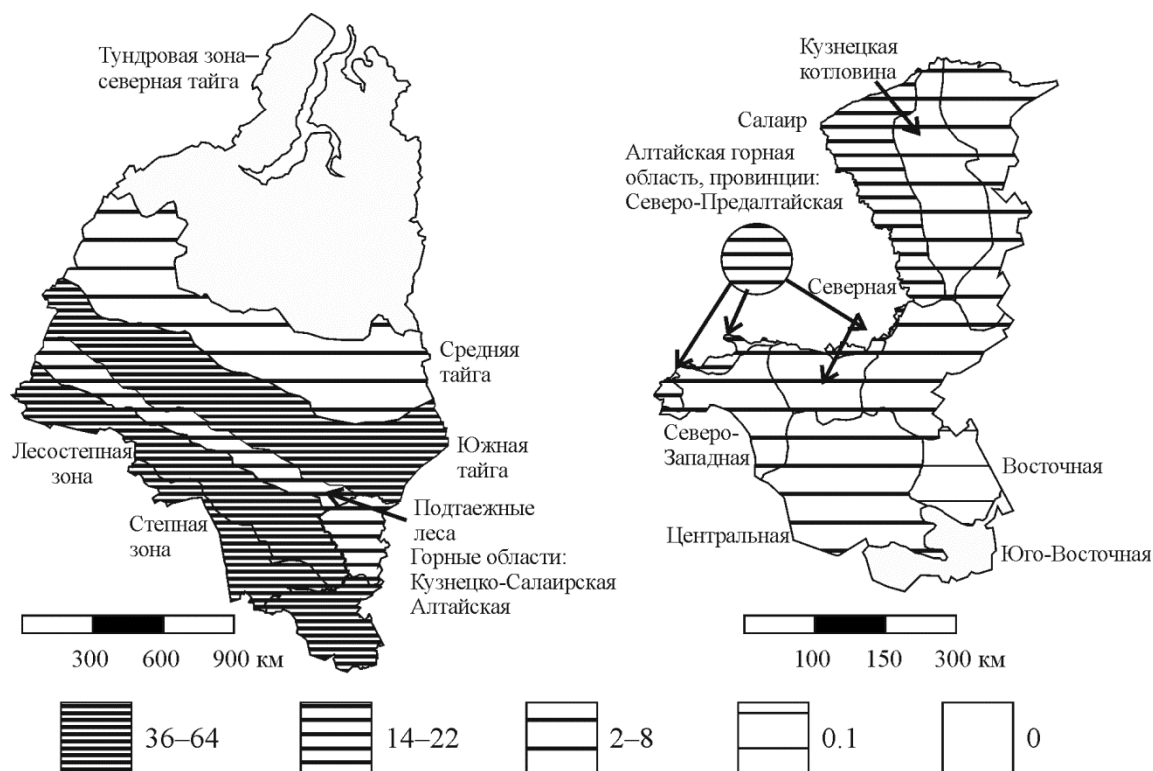


Рис. 22. Численность обыкновенной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

Показатель для горных территорий втрое ниже равнинного, при этом в целом по Алтаю обыкновенная полевка более многочисленна, чем в Кузнецко-Салаирской горной области. Ее численность уменьшается к востоку от Салаирской и Северо-Предалтайской провинций вслед за повышением абсолютных высот местности и усилением континентальности климата вплоть до Юго-Восточная Алтая.

<sup>5</sup> Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) здесь рассмотрена в комплексе с сестринским видом – восточноевропейской полевкой *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924) (см. гл. 2.5).

## Численность обыкновенной полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические тундры - северная тайга	0	-	-	-	-
Средняя тайга	2	43	1-3	1	0.8
Южная тайга	64	18	50-82	36	27
Подтаежные леса	17	24	12-24	9	7
Южная тайга и подтаежные леса в целом	81	15	65-101	45	34
Лесная зона в целом	83	15	67-103	46	35
Лесостепная зона	52	9	46-60	29	22
Степная зона	45	24	32-63	25	19
<b>Всего на равнине</b>	<b>180</b>	<b>9</b>	<b>157-208</b>	<b>100</b>	<b>76</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предалтайская	14	24	10-19	24	6
Северо-Западная	8	37	5-12	14	3
Северная	4	11	4-5	7	2
Северо-Восточная	2	27	1-3	3	0.8
Центральная	8	17	6-10	14	3
Восточная	0.1	47	0.07-0.2	0.2	0.04
Юго-Восточная	0	-	-	-	-
Алтайская область в целом	36	13	30-43	62	15
Салаир	14	70	7-31	24	6
Кузнецкая котловина	6	13	5-7	10	2
Кузнецкий Алатау	2	29	1-3	4	0.8
Кузнецко-Салаирская область в целом	22	47	12-39	38	9
<b>Всего в горах</b>	<b>58</b>	<b>19</b>	<b>44-76</b>	<b>100</b>	<b>24</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>238</b>	<b>8</b>	<b>209-271</b>	<b>-</b>	<b>100</b>

Численность **темной полевки** в Западной Сибири оценена в 446 млн. особей, 92% которых приходится на равнину. Зонально-подзональная изменчивость показателя здесь близка к широтной неоднородности обилия вида: больше всего особей занимают таежные подзоны равнины, севернее и южнее которых этой полевки намного меньше (рис. 23, табл. 15).

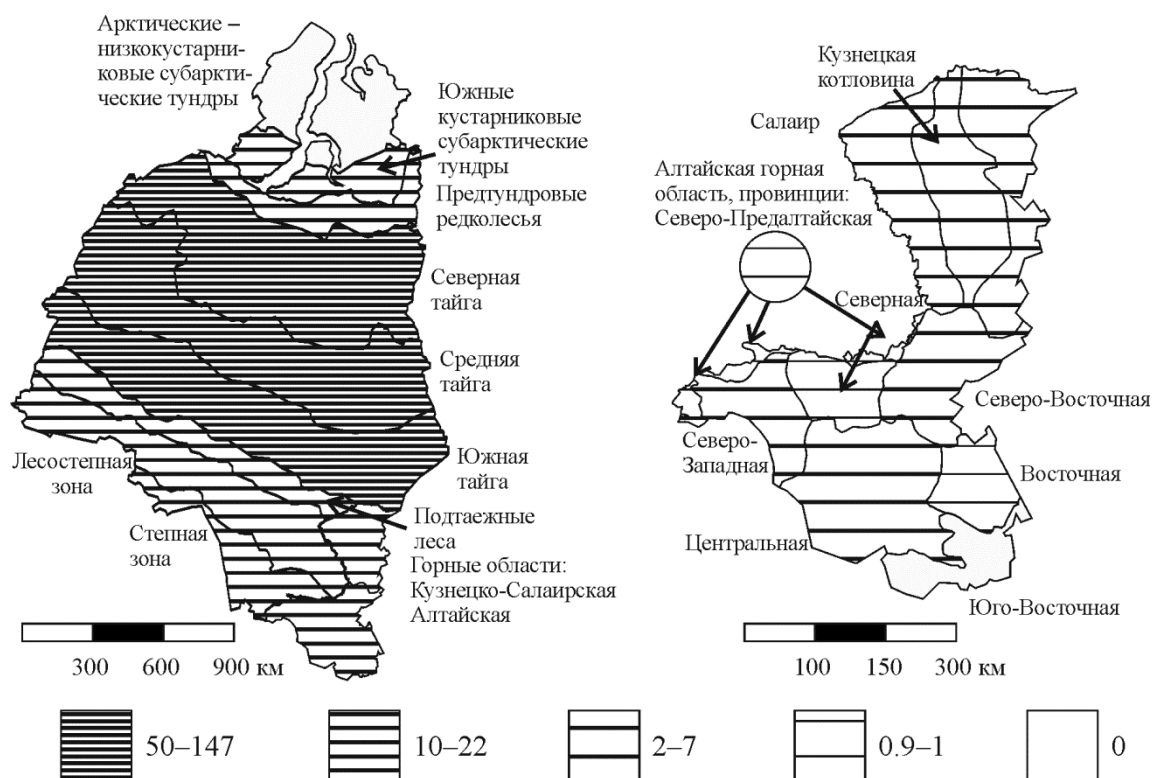


Рис. 23. Численность темной полевки в равнинной и горной частях Западной Сибири

По численности темной полевки Кузнецко-Салаирская и Алтайская горные области мало отличаются как друг от друга, так и от граничащих с ними на западе и северо-западе подтаежными лесами, лесостепной и степной зонами. При этом межпровинциальные отличия показателя внутри областей в масштабах исследованной территории незначительны.

## Численность темной полевки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические – низкокустарниковые субарктические тундры	0	–	–	0	0
Южные кустарниковые субарктические тундры	11	100	4–30	3	2
Предтундровые редколесья	10	31	7–15	3	2
Северная тайга	147	14	120–180	36	32
Средняя тайга	50	22	37–69	12	11
Южная тайга	132	12	110–158	32	30
Подгаежные леса	21	15	16–26	5	5
Лесная зона в целом	360	8	318–406	88	81
Лесостепная зона	22	7	20–24	5	5
Степная зона	17	38	11–28	4	4
<b>Всего на равнине</b>	<b>410</b>	<b>8</b>	<b>364–461</b>	<b>100</b>	<b>92</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предалтайская	0.9	42	0.5–1	3	0.2
Северо-Западная	6	39	4–10	17	1
Северная	1	21	0.7–1	3	0.2
Северо-Восточная	2	24	2–3	6	0.4
Центральная	4	26	3–5	3	0.2
Восточная	1	39	0.7–2	11	0.8
Юго-Восточная	0	–	–	0	0
Алтайская область в целом	15	18	12–20	43	3
Салаир	7	36	4–11	19	2
Кузнецкая котловина	7	10	6–9	19	2
Кузнецкий Алатау	7	17	6–9	19	2
Кузнецко-Салаирская область в целом	21	13	18–26	57	5
<b>Всего в горах</b>	<b>36</b>	<b>11</b>	<b>31–43</b>	<b>100</b>	<b>8</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>446</b>	<b>7</b>	<b>400–498</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

**Полевка-экономка** – самый многочисленный в Западной Сибири вид серых полевков. Ее численность оценена в 1402 млн. особей. На равнине, как и в целом по всей исследованной территории, ее больше всего в таежных подзонах, и меньше к северу и к югу от них (рис. 24, табл. 16). В этом она похожа на красную полевку, хотя и уступает ей в численности: указанная часть лесной зоны в большей степени представлена местообитаниями, наиболее благоприятными для последней, и в меньшей – предпочитаемыми полевкой-экономкой низкими влажными поймами крупных рек и долинами их притоков.

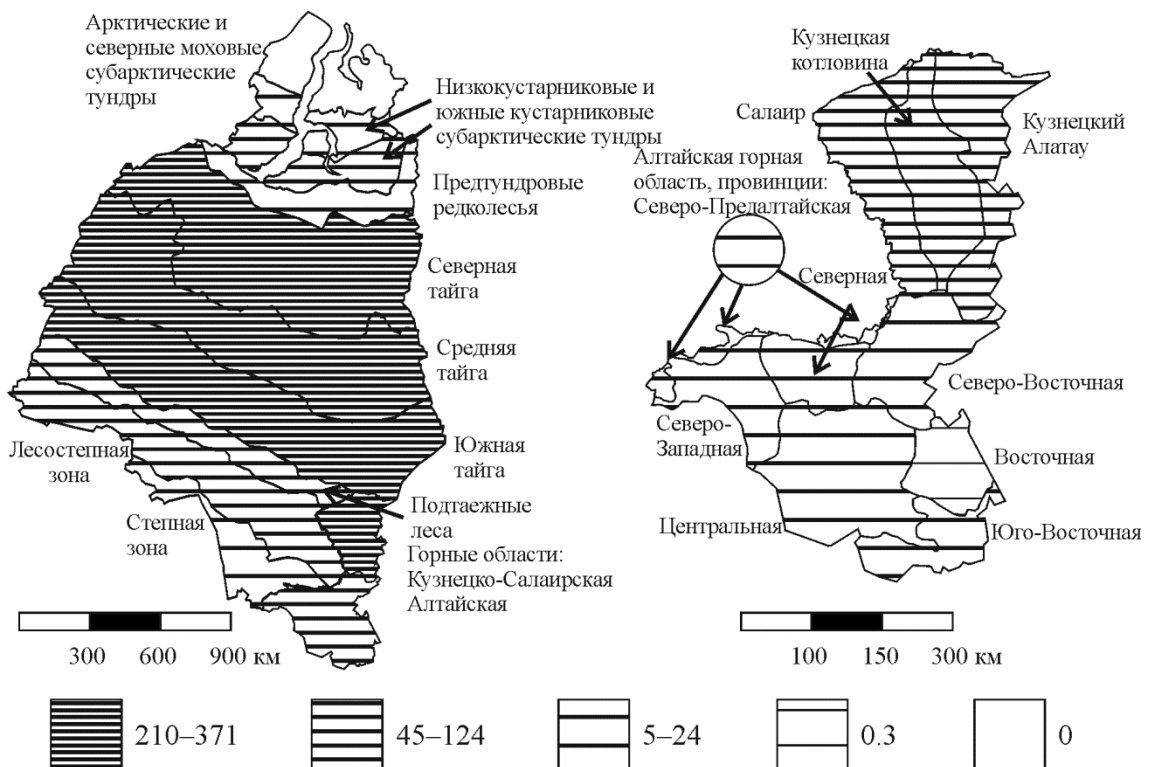


Рис. 24. Численность полевки-экономки в равнинной и горной частях Западной Сибири

Общая численность в горных областях втрое меньше, чем на равнине. Больше всего этой полевки здесь в провинциях Кузнецко-Салаирской горной области. Причиной таких различий служит большая влагообеспеченность провинций, что связано со значительным количеством выпадающих осадков и мощным снежным покровом в Кузнецком Алатау, густой сетью небольших долин и балок Кузнецкой котловины, а также барьерной ролью Салаира на пути влажных западных ветров (Куминова, 1963). На Алтае в целом ее значительно меньше, особенно в Восточной провинции. Последнее может быть связано с

## Численность полевки-экономки в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические и северные моховые субарктические тундры	0	–	–	0	0
Низкокустарниковые субарктические тундры	20	58	10–40	2	1
Южные кустарниковые субарктические тундры	51	62	25–104	5	4
Субарктические тундры в целом	71	48	40–127	7	5
Предтундровые редколесья	24	29	17–36	2	2
Северная тайга	210	28	144–306	20	15
Средняя тайга	371	17	291–471	34	27
Южная тайга	270	12	227–322	25	19
Подгаежные леса	45	12	37–54	4	3
Лесная зона в целом	920	10	792–1069	85	66
Лесостепная зона	66	8	58–75	6	5
Степная зона	17	27	12–25	2	1
<b>Всего на равнине</b>	<b>1074</b>	<b>9</b>	<b>936–1234</b>	<b>100</b>	<b>77</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предалтайская	7	40	4–12	2	0.5
Северо-Западная	13	59	7–26	4	0.9
Северная	6	13	5–7	2	0.4
Северо-Восточная	12	15	10–15	4	0.8
Центральная	9	16	7–12	3	0.6
Восточная	0.3	33	0.2–0.5	0.1	0.02
Юго-Восточная	5	28	3–7	1	0.2
Алтайская область в целом	52	17	41–66	16	4
Салаир	72	38	44–116	22	5
Кузнецкая котловина	80	7	73–89	24	5
Кузнецкий Алатау	124	13	102–149	38	9
Кузнецко-Салаирская область в целом	276	12	232–328	84	19
<b>Всего в горах</b>	<b>328</b>	<b>10</b>	<b>281–382</b>	<b>100</b>	<b>23</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>1402</b>	<b>7</b>	<b>1252–1571</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

низкой численностью полевки-экономки в годы учета на Восточном Алтае (1999 и 2000 гг.) – здесь ее, вопреки ожиданиям, не встретили в пойменных местообитаниях.

**Монгольская полевка** встречена только на Юго-Восточном Алтае. Приблизительная оценка численности вида здесь составляет 0.4 млн. особей (относительная ошибка при  $p=0.1$  – 100%, несимметричный доверительный интервал 0.1–1 млн. особей).

Численность **полевки Миддендорфа** оценивается в 13 млн. особей, две трети которых сосредоточены в субарктических тундрах (табл. 17).

Таблица 17

Численность полевки Миддендорфа в Западной Сибири

Подзональная полоса, подзона, зона, горная область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал
Арктические и низкокустарниковые субарктические тундры, северная тайга – степная зона, Алтайская и Кузнецко-Салаирская горные области	0	–	–
Северные моховые субарктические тундры	7	56	4–14
Южные кустарниковые субарктические тундры	2	100	0.7–5
Субарктические тундры в целом	9	49	5–16
Предтундровые редколесья	4	35	3–7
Западная Сибирь в целом	13	35	8–21

Численность **лесных и серых полевков Западной Сибири в целом** оценена более чем в 5 млрд. особей, при этом на равнине она в 4.5 раза выше, чем в горах (за счет меньшей площади). На равнине особей исследованных видов больше всего в таежных подзонах, особенно южной (рис. 25, табл. 18). К северу и к югу от них показатель неуклонно снижается. В среднем по горным провинциям лесных и серых полевков больше всего в Кузнецком Алатау и несколько меньше на Салаире, в Кузнецкой котловине и на Северо-Восточном Алтае. Пространственная изменчивость численности этой группы животных больше всего схожа с таковой у самых многочисленных исследованных полевков – красной и экономки, в большой степени определяющих общий характер

зонально-подзональной и провинциальной изменчивости показателя для группы видов в целом.

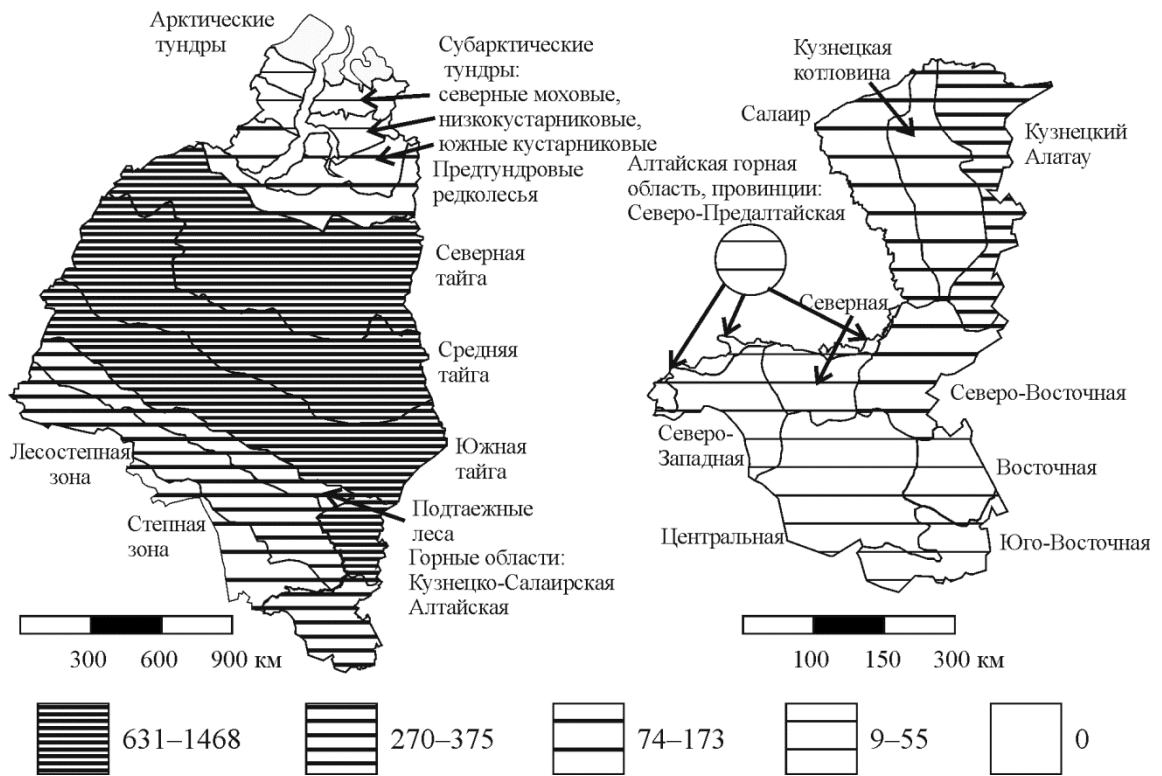


Рис. 25. Численность лесных и серых полевков в равнинной и горной частях Западной Сибири



Численность лесных и серых полевков в Западной Сибири

Равнинная подзональная полоса, подзона, зона; горная провинция, область	Численность, млн. особей	Относительная ошибка ( $p=0.1$ ), %	Несимметричный доверительный интервал	Доля от численности в целом по территории, %	
				равнинной или горной	равнинной и горной
<b>Западно-Сибирская равнина</b>					
Арктические тундры	0	–	–	0	0
Северные моховые субарктические тундры	55	46	31–97	1	1
Низкокустарниковые субарктические тундры	22	58	11–43	0.5	0.4
Южные кустарниковые субарктические тундры	173	37	107–279	4	3
Субарктические тундры в целом	250	28	171–366	6	5
Предтундровые редколесья	78	12	65–94	2	1
Северная тайга	930	8	818–1057	21	17
Средняя тайга	882	9	766–1016	20	17
Южная тайга	1468	5	1364–1579	33	28
Подгаечные леса	270	7	244–299	6	5
Лесная зона в целом	3629	4	3423–3847	82	68
Лесостепная зона	375	3	356–395	8	7
Степная зона	157	13	129–191	4	3
<b>Всего на равнине</b>	<b>4410</b>	<b>3</b>	<b>4173–4660</b>	<b>100</b>	<b>83</b>
<b>Горы Западной Сибири</b>					
Северо-Предальтайская	53	14	43–65	6	1
Северо-Западная	55	20	41–73	6	1
Северная	24	6	21–26	2	0.4
Северо-Восточная	74	7	66–83	8	1
Центральная	52	8	46–59	6	1
Восточная	9	14	8–12	1	0.2
Юго-Восточная	27	12	23–33	3	0.4
Алтайская область в целом	294	6	267–323	32	6
Салаир	159	20	120–211	17	3
Кузнецкая котловина	148	4	138–158	16	3
Кузнецкий Алатау	324	7	293–359	35	5
Кузнецко-Салаирская область в целом	631	6	573–695	68	11
<b>Всего в горах</b>	<b>925</b>	<b>5</b>	<b>862–994</b>	<b>100</b>	<b>17</b>
<b>Западная Сибирь в целом</b>	<b>5335</b>	<b>3</b>	<b>5088–5594</b>	<b>–</b>	<b>100</b>

## ГЛАВА 4. КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ПО СХОДСТВУ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

На основании результатов кластерного анализа матрицы сходства лесных и серых полевков **по условно исходным показателям** их обилия в Западной Сибири составлена классификация видов по общности биотопических предпочтений. Всего выделено три типа распределения, один из которых разделен на три подтипа.

Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.3) распределения.

Виды, предпочитающие в основном<sup>6</sup>

1 – леса,

1.1 – номинальный подтип (красно-серая, рыжая, красная, темная и экономка),

кроме того:

1.2 – открытые поля (обыкновенная полевка<sup>7</sup>),

1.3 – тундры, степи и тундростепи (узкочерепная полевка);

2 – субарктические тундры и предтундровые редколесья (полевка Миддендорфа);

3 – тундры Юго-Восточного Алтая (монгольская полевка).

Группировка видов по типам связана не только с их биотопическими предпочтениями, но и со степенью распространения полевков на исследованной территории. Так, в лесной тип включены широко распространенные виды. Полевка Миддендорфа населяет всего две подзоны Западно-Сибирской равнины, а монгольская встречена только на Юго-Восточном Алтае. На подтиповом уровне

---

<sup>6</sup> Дополнительные характеристики предпочтения означают: «в основном» – с более широким распределением, «кроме того» – в местообитаниях, кроме перечисленных, с большей встречаемостью, «номинальный» – подтип, описание предпочитаемых местообитаний которого совпадает с типом.

<sup>7</sup> Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) здесь рассмотрена в комплексе с сестринским видом – восточноевропейской полевкой *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924) (см. гл. 2.5).

отражены более частные характеристики распределения. Так обыкновенная и узкочерепная полевки встречены в лесных местообитаниях на всей занимаемой ими территории, однако наиболее благоприятны для этих видов открытые ландшафты. Вопреки ожидаемому, при доразбивке лесного типа предпочитающие заливаемые в половодье участки полевка-экономка и темная полевка сохранили большую общность связи неоднородности их размещения с типично лесными видами. Это отражает высокую роль мозаичных пойменных и внепойменных лесных сообществ в распределении всех входящих в номинальный подтип лесного типа видов.

Пространственно-типологическая структура (рис. 26) позволяет проследить влияние на распределение лесных и серых полевков высотных и широтных изменений теплообеспеченности, а также облесенности и распашки.

Классификация и граф учитывают 93% дисперсии условно исходной матрицы сходства (множественный коэффициент корреляции 0.96). Столь высокая информативность связана с небольшим числом рассматриваемых видов.

Классификация лесных и серых полевков по общности их распределения, составленная на основании кластерного анализа матрицы сходства **усредненных данных** несколько отличается от предыдущей.

Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.4) распределения.

Виды, предпочитающие в основном

1 – леса с проникновением в поймы и тундры,

1.1 – номинальный подтип (полевки: красно-серая, красная, темная и экономка),

1.2 – особенно<sup>8</sup> леса (рыжая полевка),

кроме того:

1.3 – открытые поля (обыкновенная полевка),

1.4 – степи и тундростепи (узкочерепная полевка);

---

<sup>8</sup> Дополнительная характеристика предпочтения «особенно» означает – с большей встречаемостью в части перечисленных местообитаний.

2 – субарктические тундры и предтундровые редколесья (полевка Миддендорфа);

3 – тундры Юго-Восточного Алтая (монгольская полевка).

**Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.3) распределения.  
Виды лесных и серых полевков, предпочитающие**

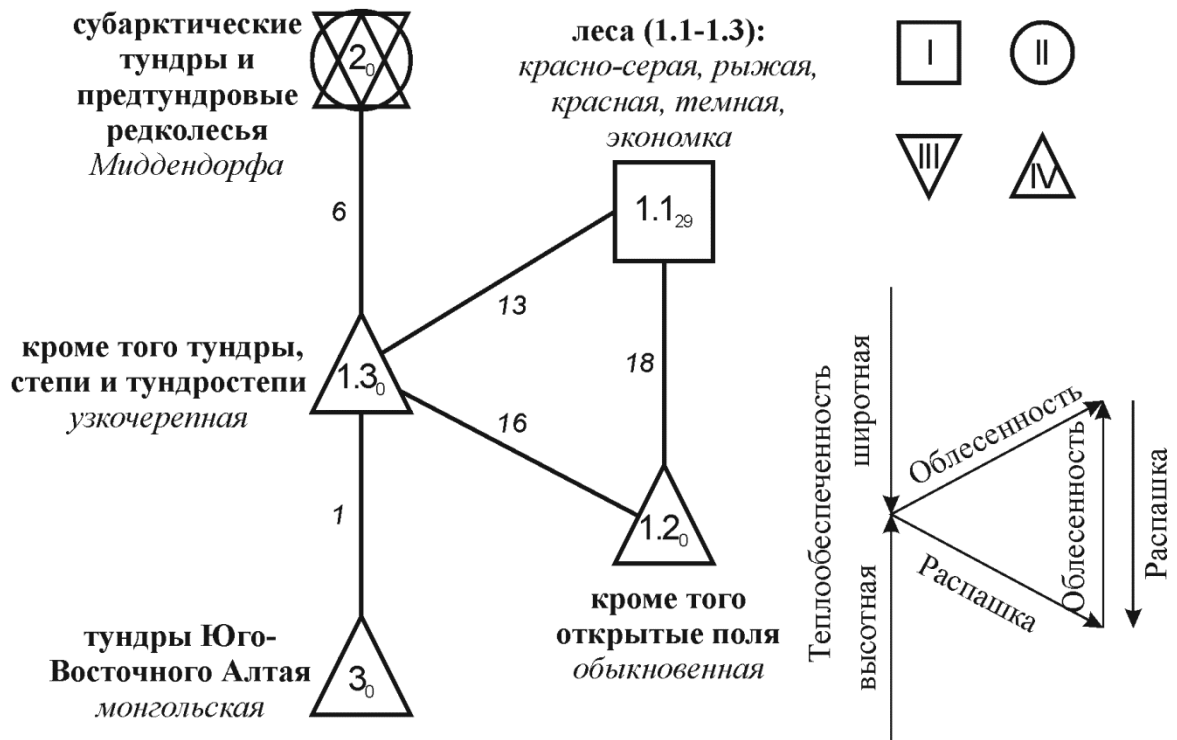


Рис. 26. Пространственно-типологическая структура распределения лесных и серых полевков Западной Сибири (по условно исходным данным)

Граф построен на уровне подтипа общности распределения (порог значимости сходства – 1%). Цифры внутри значков – номера таксонов классификации и, индексом, внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Значками обозначены совместно предпочитаемые составляющими таксон полевками местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые местообитания. Рядом со значками дано описание таксона и указаны входящие в него виды. Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения проявления факторов среды.

В сравнении с классификацией по исходным данным, использование усредненных показателей обилия привело к увеличению связи с пойменными и тундровыми местообитаниями в распределении видов, ранее отнесенных к лесному типу. В него по номинальному подтипу входит только рыжая полевка, для которой заливаемые в половодье и недостаточно обеспеченные теплом участки не благоприятны. В дополнение к уже выявленным факторам среды, пространственно-типологический граф сходства отражает влияние на

неоднородность распределения лесных и серых полевков заливания в половодье (рис. 27). Классификация и граф, выполненные по матрице сходства усредненного обилия объясняют несколько бóльшую долю ее дисперсии, в сравнении с предыдущей – 97%, множественный коэффициент корреляции 0.98 (соответственно на 4% и 0.02 в долях единицы).

**Типы (1–3) и подтипы (1.1–1.4) распределения.  
Виды лесных и серых полевков, предпочитающие**

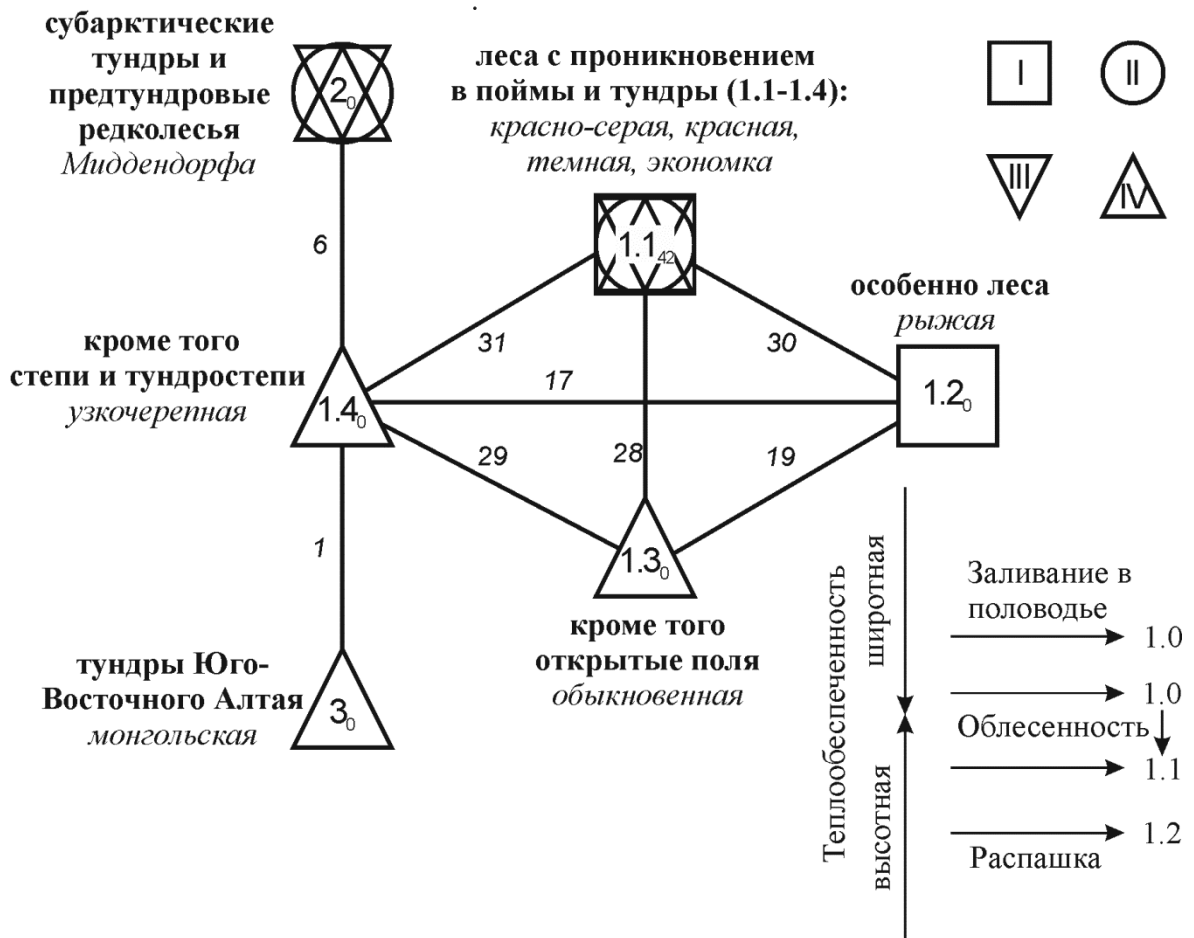


Рис. 27. Пространственно-типологическая структура распределения лесных и серых полевков Западной Сибири (по усредненным данным)

Граф построен на уровне подтипа общности распределения, порог значимости сходства – 1%. Цифры внутри значков – номера таксонов классификации и, индексом, внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Значками обозначены совместно предпочитаемые составляющими таксон полевками местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые местообитания. Рядом со значками дано описание таксона и указаны входящие в него виды. Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения проявления факторов среды.

Классификации распределения лесных и серых полевков, и мелких млекопитающих Западной Сибири в целом по условно исходным данным

(Кислый, Равкин, Стариков, 2018) имеют некоторые отличия. Так, увеличение числа видов позволило (на типовом уровне) выявить большее количество влияющих на распределение факторов среды: как за счет добавления типичных синантропов, так и вследствие включения полевки Миддендорфа в общий с леммингами субарктический северо-тундровый тип (рис. 28).

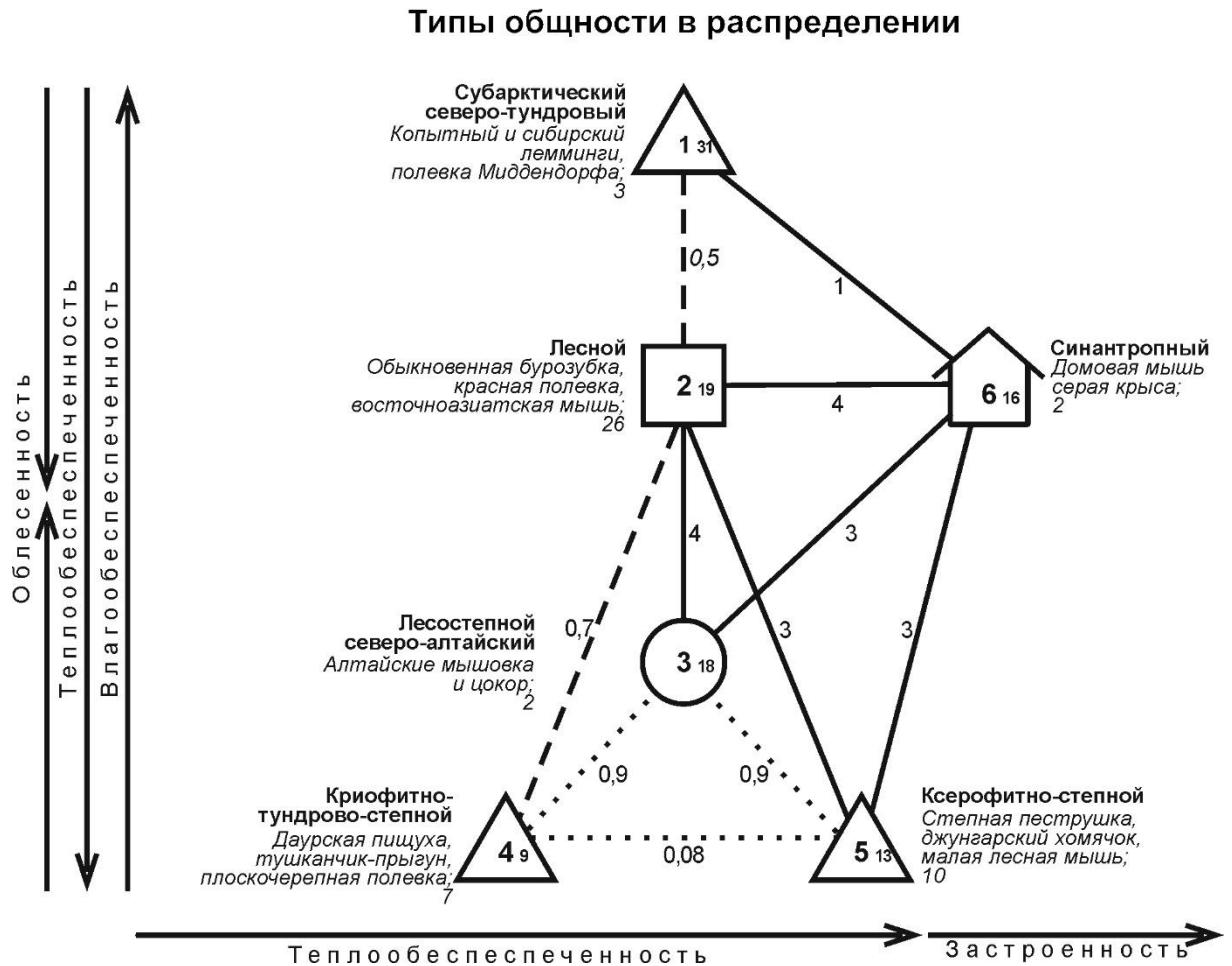


Рис. 28. Пространственно-типологическая структура распределения мелких млекопитающих Западной Сибири

Граф построен на уровне типа общности распределения, порог значимости сходства — 4%. Цифры внутри значков — номера таксонов классификации и, индексом, внутритиповое сходство, около линий — межгрупповое сходство. Значками обозначены совместно предпочитаемые составляющими таксон видами местообитания: квадрат — лесные, круг — мозаичные, треугольник — открытые, «дом» — селитебные. Рядом со значками дано описание таксона, указаны в целом лидирующие по среднему обилию виды и общее количество входящих видов. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления факторов среды.

При этом, полученные представления о сходстве распределения мелких млекопитающих в целом объясняют 62% дисперсии матрицы сходства (коэффициент множественной корреляции — 0.79), что примерно в полтора раза

ниже, чем для классификаций лесных и серых полевков (как по условно исходным, так и по усредненным материалам). Это связано с уменьшением числа классифицируемых видов. Использование усредненных сведений, скорее всего, позволит в дальнейшем получить более информативную классификацию мелких млекопитающих Западной Сибири по сходству их распределения.

## ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Для более подробного описания неоднородности обилия лесных и серых полевков в Западной Сибири составлены два варианта классификаций их населения: на основании условно исходных и усредненных данных. Классификация **по условно исходному обилию** состоит из семи типов, пяти подтипов и двух классов населения (табл. 19).

Таблица 19.

Классификация населения лесных и серых полевков в Западной Сибири (по условно исходным данным)

Типы (1–7), подтипы (2.1–2.5) и классы (2.2.1 и 2.2.2) населения  (провинции Алтая: Северо-Восточная, Восточная и Юго-Восточная обозначены как СВА, ВА, ЮВА соответственно; Кузнецкий Алатау – КА)	Количество видов / из них фоновых	Плотность населения, особей/ 100 ц.с.	Полевки – лидеры по обилию, % от плотности населения
1	2	3	4
1 – лесов и редколесий СВА	7/4	37	красная 66, экономка 15, красно-серая 13
2 – лесов и редколесий южнее предтундровых редколесий, кроме СВА; полей-перелесков; пойм крупных равнинных и долин прочих рек; сплавин озер; болот южнее предтундровых редколесий; луговых и ерниковых горных тундр; равнинных селитебных местообитаний	8/5	15	экономка 32, красная 30, красно-серая 12
2.1 – лесов, редколесий и лугов КА	7/5	33	экономка 45, красная 25, красно-серая 16
2.2 – лесов нормальной полноты и подгольцовых редколесий, кроме СВА и КА; полей-перелесков; луговых и ерниковых горных тундр; равнинных селитебных местообитаний	7/6	17	красная 34, экономка 25, красно-серая 15
2.2.1 – лесов нормальной полноты и подгольцовых редколесий, кроме СВА и КА	7/6	18	красная 38, экономка 21, красно-серая 18
2.2.2 – полей-перелесков; луговых и ерниковых горных тундр; равнинных селитебных местообитаний	7/5	14	экономка 36, красная 22, рыжая 11



Продолжение таблицы 19

1	2	3	4
2.3 – пойм крупных равнинных (вместе с долинами их притоков) и горных рек, кроме КА; сплавин озер; низинных болот равнины южнее предтундровых редколесий; горных болот	8/3	11	экономка 48, красная 19, узкочерепная 15
2.4 – лиственных редкостойных лесов и редколесий на равнине; верховых и переходных болот равнины южнее предтундровых редколесий	8/2	6	красная 53, экономка 21, темная 13
2.5 – внепойменных лугов, кроме ВА, ЮВА и КА	7/3	7	экономка 31, узкочерепная 25, обыкновенная 21
3 – мохово-лишайниковых и каменистых тундр, кроме ВА и ЮВА	6/4	11	узкочерепная 43, красно-серая 28, экономка 14
4 – открытых внепойменных незаболоченных местообитаний лесостепной и степной зон, а также ЮВА	6/4	10	узкочерепная 59, экономка 13, красная 11
5 – открытых полей и степей в горах, кроме ВА и ЮВА; горных селитебных местообитаний	7/2	9	обыкновенная 43 <sup>9</sup> , экономка 24, рыжая 9
6 – открытых внепойменных незаболоченных местообитаний южной тайги, подтаежных лесов и ВА	7/3	6	красная и экономка 27, узкочерепная 18
7 – тундр и болот субарктической и предтундровой подзон	5/0	1	экономка 37, красная 20, Миддендорфа 19

Как и в полевых классификациях местообитаний по степени их благоприятности, разделение вариантов населения на группы происходит не только на биотопическом, но и на региональном уровнях. При этом далекие территориально и не похожие по условиям среды ландшафты могут быть близки по населенческим показателям (например, тип 2). Это связано с небольшим количеством составляющих население видов, недостаточным для выявления отличий населения некоторых местообитаний.

Полевка-экономка входит в число лидеров по обилию во всех типах населения, преобладая над всеми встреченными видами только в таксонах, включающих территории с избыточным увлажнением. Несколько реже лидируют

<sup>9</sup> Обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) здесь рассмотрена в комплексе с сестринским видом – восточноевропейской полевкой *M. rossiameridionalis* (Ognev, 1924) (см. гл. 2.5).

красная и узкочерепная полевки: первой больше в лесных типах, подтипах и классах, а второй – в тундровых и степных.

Пространственно-типологический граф сходства населения лесных и серых полевков по условно исходным данным в большей мере иллюстрирует влияние на неоднородность облика их сообществ степени облесенности местообитаний (рис. 29).

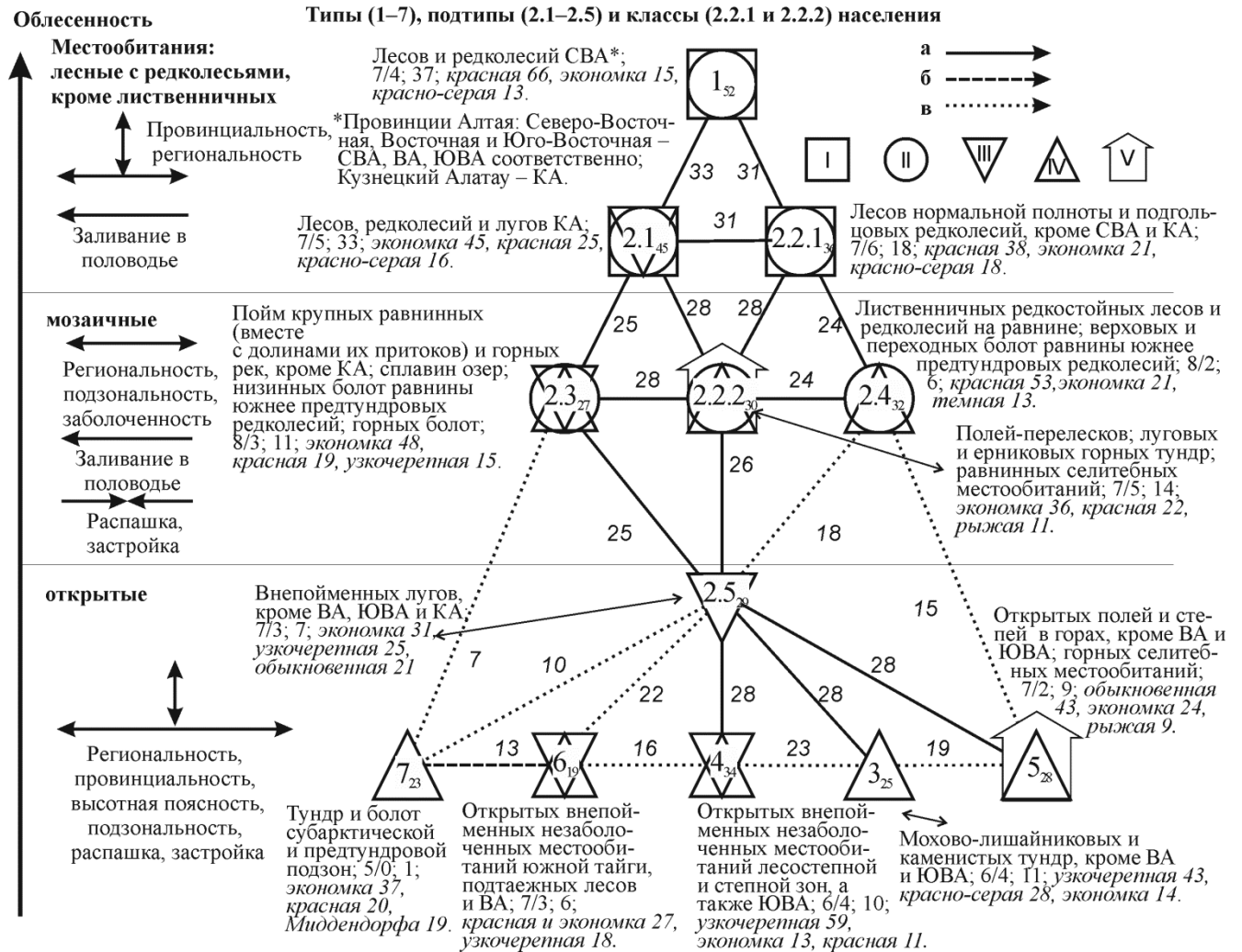


Рис. 29. Пространственно-типологическая структура населения лесных и серых полевков Западной Сибири (по условно исходным данным)

Граф построен на уровне класса населения, порог значимости сходства – 24%. «а» – связи с равным или бóльшим порога сходством, «б» – максимальные для таксонов без сверхпороговых связей, «в» – дополнительные связи. Местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые, V – селитебные. Цифры внутри значков – номера таксонов классификации, индексом показано внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Рядом со значками дано описание таксона, указано его видовое и, через косую черту, фоновое богатство, плотность населения (особей на 100 ц.с.), курсивом – три лидирующих по обилию вида с указанием их доли в плотности (%). Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения связи с факторами среды.

В соответствии с этим таксоны классификации сменяют друг друга по градациям этого фактора: сообщества лесов, кроме лиственных, мозаичные и открытые местообитания. С увеличением облесенности возрастает и плотность населения. Кроме того, на графе внутри этих групп проявляется влияние региональности, провинциальности, подзональности, высотной поясности, заливания в половодье, распашки и застройки. В дополнение к этому списку, классификация позволяет выявить не отраженное на структуре влияние на неоднородность населения таких факторов, как состав лесообразующих пород и минеральное питание болот (табл. 20).

Таблица 20

Оценка силы и общности связи факторов среды и населения лесных и серых полевков в Западной Сибири (по условно исходным данным)

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	20	20
Зональность и подзональность	11	20
Тип растительности	10	27
Облесенность	10	30
Провинциальность	9	30
Состав лесообразующих пород	8	31
Высотная поясность	3	31
Распашка	2	31
Минеральное питание болот	0.9	32
Заливание в половодье	0.7	33
Заболоченность	0.3	33
Макрорельеф (равнина – горы)	0.3	33
Застроенность	0.2	33
Все факторы	33	
Режимы по иерархической классификации	18	38
Режимы по пространственно-типологической структуре	23	40
Все режимы	24	40
Все факторы и режимы	40	

Среди выявленных факторов среды и их сочетаний наибольшая связь с неоднородностью населения лесных и серых полевков характерна для тепло- и влагообеспеченности (20% учтенной дисперсии матрицы сходства), как режима макрорельефа, зональности и подзональности на равнине, провинциальности и высотной поясности в горах. Не считая этих региональных характеристик среды,

сильнее всего с неоднородностью исследованной группы животных связаны тип растительности и облесенность местообитаний (по 10%).

Все факторы объясняют 33% учтенной дисперсии. Оценка силы и общности связи с населением режимов по классификации и связей на графе составляет 24% дисперсии матрицы сходства и дает приращение к факторам среды в 17%. Таким образом, итоговая оценка связи всех факторов и режимов с неоднородностью населения составляет 40% учтенной дисперсии матрицы сходства (множественный коэффициент корреляции 0.63).

Классификация населения лесных и серых полевков, выполненная **по усредненным данным**, несколько детальнее (табл. 21). Всего выделено девять типов, пять подтипов и три класса сообществ.

Таблица 21

Классификация населения лесных и серых полевков в Западной Сибири (по усредненным данным)

Типы (1–9), подтипы (3.1–4.2) и классы (4.2.1–4.2.3) населения	Количество видов/ из них фоновых	Плотность населения, особей/ 100 ц.с.	Полевки – лидеры по обилию, % от плотности населения
1	2	3	4
(провинции Алтая: Северо-Предалтайская, Северо-Западная, Северная, Центральная, Северо-Восточная, Восточная и Юго-Восточная обозначены как СПА, СЗА, СА, СВА, ЦА, ВА, ЮВА соответственно; Кузнецко-Салаирская горная область – КСО, Кузнецкий Алатау – КА)			
1 – темнохвойных и черневых лесов СВА и КА	7/4	41	красная 59, экономка 16, красно-серая 12
2 – темнохвойных лесов равнины	7/5	20	красная 60, экономка 13, красно-серая 11
3 – лесов и редколесий равнины и Алтая, кроме темнохвойных и черневых равнины и СВА	8/6	16	красная 36, красно-серая 21, экономка 16
3.1 – мелколиственных лесов равнины, СПА и СВА	7/7	20	красная 30, рыжая 22, экономка 15
3.2 – светлохвойных лесов и редколесий южнее средней тайги на равнине и в СВА; лесов и редколесий СЗА, СА и ЦА	7/6	18	красная 34, красно-серая 25, экономка 17

## Продолжение таблицы 21

1	2	3	4
3.3 – светлохвойных лесов и редколесий от предтундровой до среднетаежной подзоны включительно и на ВА и ЮВА	8/4	10	красная 56, узкочерепная и экономка 12
4 – сообществ пойм крупных и долин прочих рек от южных субарктических тундр до южной тайги включительно; местообитаний КСО, кроме темнохвойных и черневых лесов КА, тундр и степей	8/6	20	экономка 50, красная 21, красно-серая 9
4.1 – лесов и редколесий КСО, кроме темнохвойных и черневых КА	7/5	24	экономка 42, красная 25, красно-серая 14
4.2 – сообществ пойм крупных рек и долин их притоков от южных субарктических тундр до южной тайги включительно; полей-перелесков, сообществ пойм, внепойменных лугов и болот КСО	8/4	18	экономка 56, красная 17, узкочерепная 9
4.2.1 – полей-перелесков КСО	7/5	20	экономка 51, красная 15, рыжая 11
4.2.2 – сообществ пойм, внепойменных лугов и болот КСО	7/4	18	экономка 56, красная 17, красно-серая 9
4.2.3 – сообществ пойм крупных рек и долин их притоков от южных субарктических тундр до южной тайги включительно	8/3	17	экономка 59, красная 18, узкочерепная 8
5 – полей, низинных и переходных болот от средней тайги до лесостепной зоны включительно; сообществ пойм крупных равнинных рек и долин их притоков южнее южной тайги; полей-перелесков, сообществ пойм горных рек, внепойменных лугов и болот Алтая, кроме ВА и ЮВА; горных тундр, кроме СЗА, ВА и ЮВА; селитебных местообитаний	7/4	12	экономка 35, красная 26, обыкновенная 10
6 – открытых полей Алтая, кроме ВА	7/4	15	обыкновенная 39, красная и экономка 20
7 – долин рек северных и низкокустарниковых субарктических тундр; равнинных степей; тундр СЗА; тундр, тундростепей, сообществ пойм и внепойменных лугов ЮВА	9/3	13	узкочерепная 51, красная 24, экономка 13
8 – болот от субарктической до северотаежной подзоны включительно; верховых болот от средней тайги до подтаежных лесов включительно; полей и болот степной зоны; горных степей; местообитаний ВА, кроме лесов и редколесий	7/1	7	красная 42, узкочерепная и экономка 13
9 – тундр в субарктической и предтундровой подзонах	6/0	2	красная 33, экономка 32, Миддендорфа 15

Здесь подробнее, чем в классификации по условно исходным данным, проявляются различия облесенных территорий разных регионов и

неоднородность населения лесов с разным составом лесообразующих пород (рис. 30).

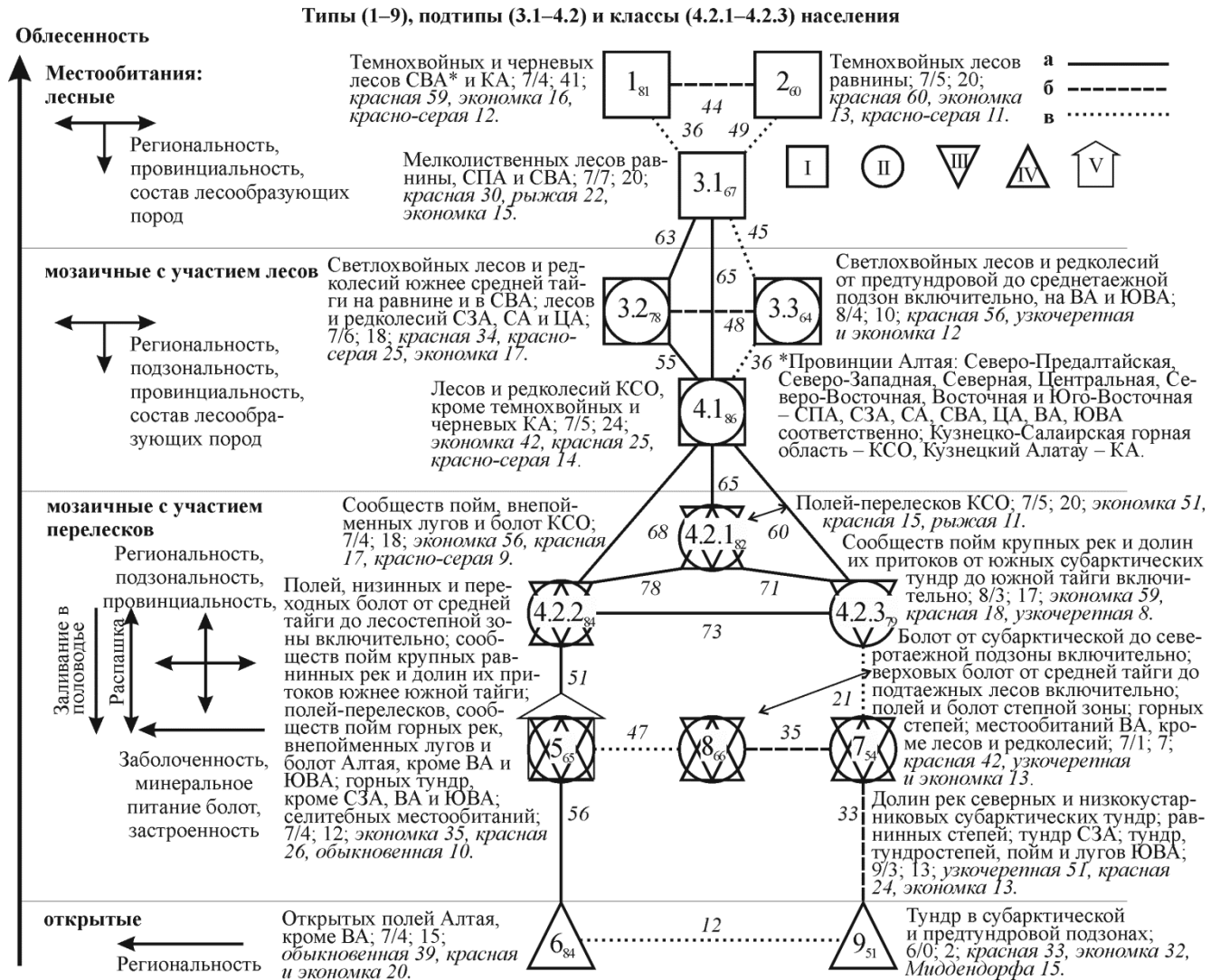


Рис. 30. Пространственно-типологическая структура населения лесных и серых полевков Западной Сибири (по усредненным данным)

Граф построен на уровне класса населения, порог значимости сходства – 51%. «а» – связи с равным или большим порога сходством, «б» – максимальные для таксонов без сверхпороговых связей, «в» – дополнительные связи. Местообитания: I – лесные, II – мозаичные, III и IV – соответственно богатые и обедненные по продуктивности открытые, V – селитебные. Цифры внутри значков – номера таксонов классификации, индексом показано внутритиповое сходство, около линий – межгрупповое сходство. Рядом со значками дано описание таксона, указано его видовое и, через косую черту, фоновое богатство, плотность населения (особей на 100 ц.с.), курсивом – три лидирующих по обилию вида с указанием их доли в плотности (%). Стрелки на схеме направлены в сторону увеличения связи с факторами среды.

На пространственно-типологической структуре населения тренд по облесенности условно делит структурный граф на четыре части, вместо трех на предыдущем рисунке. Кроме того, среди таксонов классификации мозаичных

местообитании показана связь с минеральным питанием болот, – фактором, выявленным по прошлой классификации, но не отраженным на графе.

В оценке силы и общности связи выявленных факторов и режимов с неоднородностью населения лесных и серых полевков по усредненным данным повышено значение состава лесообразующих пород (табл. 22). Связь с этим фактором благоприятности местообитаний для отдельных видов лесных и серых полевков обычно не превышает среднего показателя между наиболее и наименее информативными, но общая его кумулятивная связь с неоднородностью населения группы сравнительно велика.

Таблица 22

Оценка силы и общности связи факторов среды и населения лесных и серых полевков в Западной Сибири (по усредненным данным)

Фактор, режим	Учетная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Тепло- и влагообеспеченность	28	28
Состав лесообразующих пород	17	43
Тип растительности	16	49
Зональность и подзональность	15	49
Облесенность	14	50
Провинциальность	13	50
Высотная поясность	3	50
Распашка	2	50
Макрорельеф (равнина – горы)	2	50
Минеральное питание болот	1	51
Заболоченность	1	52
Заливание в половодье	0.8	52
Застроенность	0.2	52
Все факторы	52	52
Режимы по иерархической классификации	40	67
Режимы по пространственно-типологической структуре	48	69
Все режимы	48	69
Все факторы и режимы	69	

Общая оценка информативности составляет 69% учетной дисперсии матрицы коэффициентов сходства, рассчитанных по усредненному обилию (множественный коэффициент корреляции 0.83). Это более чем в полтора раза выше аналогичного показателя, вычисленного на основании условно исходных

данных по обилию за счет снижения доли межгодовых и частных территориальных отличий в неоднородности населения.

Классификация населения мелких млекопитающих Западной Сибири в целом, выполненная на основании показателей обилия, усредненных по годам и группам выделов геоботанических карт, отражает более четкую картину пространственной неоднородности численности животных, чем описанные выше (Равкин и др., 2009). Это, вероятнее всего, связано с объемом исследуемой группы: расширение списка видов позволяет детальнее охарактеризовать население изучаемой территории.

Таким образом, применение усредненных показателей обилия по таксонам повидовых классификаций местообитаний по степени их благоприятности дает более информативные представления о сходстве в распределении и неоднородности населения лесных и серых полевков Западной Сибири. При этом бóльшее приращение объясненной дисперсии матриц сходства характерно для классификации населения, чем видов по сходству распределения.



## ВЫВОДЫ

1. По общей оценке численность лесных и серых полевков в Западной Сибири во второй половине лета составляет около 5 млрд. 300 млн. особей. Большая часть суммарного запаса этих полевков на равнине распределена в южной тайге, а в горах – на Кузнецком Алатау (1 млрд. 468 млн. и 324 млн. особей соответственно). Среди исследованных видов наиболее многочисленны полевки красная и экономка (2 млрд. 029 млн. и 1 млрд. 402 млн. особей).

2. Среди лесных и серых полевков наибольшее сходство в распределении характерно для группы, в целом предпочитающей лесные местообитания, которые, в то же время, не всегда наиболее благоприятны для отдельных видов.

3. Плотность населения лесных и серых полевков увеличивается с возрастанием облесенности территорий. Чаще всего в число лидеров по доле в населении входят наиболее многочисленные и широко распространенные в Западной Сибири полевка-экономка и красная полевка.

4. Наибольшая сила и общность связи с повидовыми различиями в благоприятности местообитаний Западной Сибири для лесных и серых полевков, так же как и с изменчивостью населения этой группы видов прослежена для подзональных, провинциальных и высотных различий режимов тепло- и влагообеспеченности. Менее выражена связь с типом растительности, облесенностью и составом лесообразующих пород. Остальные факторы имеют важное, но локальное значение. В целом по исследованной территории они малоинформативны.

5. Использование усредненных показателей обилия исследованных видов в сравнении с условно исходными данными дает более выравненное и определенное представление о закономерностях неоднородности их распределения и населения, четче иллюстрирует связь со структурообразующими факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами). При этом достигнута большая информативность полученных представлений, особенно

при описании населения лесных и серых полевков в целом (40 и 69%, т.е. на 29% учтенной дисперсии).

## ЛИТЕРАТУРА

Банк данных: информация, правила для вкладчиков. Сайт лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit\\_r.htm](http://eco.nsc.ru/zoomonit/zoomonit_r.htm) (дата обращения: 05.01.2012).

Башенина, Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов / Н.В. Башенина. – М. : Наука, 1977. – 356 с.

Блинова, Т.К. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения / Т.К. Блинова, Ю.С. Равкин // Орнитогеография палеарктики, современные проблемы и перспективы. – Махачкала : ДГПУ, 2009. – С. 69–77.

Бобринский, Н.А. Определитель млекопитающих СССР. – 2-е изд.: доп., испр. / Н.А. Бобринский, Б.А. Кузнецов, А.Л. Кузякин. – М. : Просвещение, 1965. – 382 с.

Бочкарева, Е.Н. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения / Е.Н. Бочкарева, С.Г. Ливанов. – Новосибирск : Наука-Центр, 2013. – 544 с.

Вартапетов, Л.Г. Сообщества мелких млекопитающих таежных междуречий Западной Сибири / Л.Г. Вартапетов // Размещение и численность позвоночных Сибири. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 237–253.

Вартапетов, Л.Г. Птицы таежных междуречий / Л.Г. Вартапетов. – Новосибирск : Наука, 1984. – 246 с.

Васильева, В.К. Влияние высотной поясности на состав и структуру сообществ мелких млекопитающих Верхоянской горной системы (Северо-Восточная Якутия) / В.К. Васильева, И.М. Охлопков, Е.Г. Шадрин // Вестник ИРГСХА. – 2017. – № 82. – С. 46–52.

Виноградов, В.В. Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау / В.В. Виноградов. – Красноярск : КГПУ им. В.П. Астафьева, 2007. – 212 с.

Виноградов, В.В. Анализ биотопического распределения мелких млекопитающих в горах с помощью метода прямой экологической ординации / В.В. Виноградов // Вестник КрасГАУ. – 2010. – № 3(42). – С. 110–117.

Виноградов, В.В. Пространственно-временная организация сообществ мелких млекопитающих Приенисейской части Алтае-Саянской горной страны: монография / В.В. Виноградов. – Красноярск : КГПУ им. В.П. Астафьева, 2012. – 284 с.

Вознийчук, О.П. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения / О.П. Вознийчук, И.Н. Богомолова, С.Г. Ливанов, Л.Г. Вартапетов // Сибирский экологический журнал. – 2006. – Т. 13. – № 4. – С. 541–547.

Гашев, С.Н. Динамика численности мелких млекопитающих и особенности ее прогнозирования в экологическом мониторинге / С.Н. Гашев // Вестник ТГУ. – 2013. – № 12. – С. 140–150

Глотов, И.Н. Сообщества мелких млекопитающих Барабы / И.Н. Глотов, Л.Н. Ердаков, В.А. Кузякин, А.А. Максимов, Е.П. Мерзлякова, А.С. Николаев, В.Е. Сергеев. – Новосибирск : Наука, 1978. – 232 с.

Громов, И.М. Полевки (Microtinae). Фауна СССР, млекопитающие / И.М. Громов, И.Я. Поляков. – Л. : Наука, 1977. – 504 с.

Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб. : ЗИН РАН, 1995. – 522 с.

Долговых, С.В. Распределение и численность мелких млекопитающих села Саратан (Восточная провинция Алтай) / С.В. Долговых, А.Г. Кеденов, И.Н. Богомолова // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы III Международной конференции. – Горно-Алтайск : ГАГУ, 2013. – С. 52–58.

Жигальский, О.А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: автореф. дис. ...докт. биол. наук : 03.00.16 / Жигальский Олег Антонович. – Свердловск, 1989. – 49 с.

Жигальский, О.А. Оценка влияния внутривидовых и внешних факторов на динамику рыжей полевки / О.А. Жигальский, А.Д. Бернштейн // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 4. – С. 469–475.

Западная Сибирь: природные условия и естественные ресурсы СССР / отв. ред. Г.Д. Рихтер. – М.: АН СССР, 1963. – 487 с.

Ивантер, Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР / Э.В. Ивантер. – Л. : Наука, 1975. – 246 с.

Ивантер, Э.В. Влияние промышленных рубок леса на фаунистические комплексы таежных экосистем (на примере мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии) / Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – № 4. – С. 412–421. doi: 10.7868/S0002332916040044

Ивантер, Э.В. О воздействии антропогенной трансформации таежных экосистем на население лесных мышевидных грызунов / Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен, Е.А. Моисеева // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 6(159). – С. 7–26.

Ильина, И.С. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта масштаба 1: 1 500 000 / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко, Л.И. Мельцер, Е.А. Романова, Б.А. Богоявленский, В.Д. Махно. – М. : ГУГК СССР, 1976.

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

Кислый, А.А. Влияние экстремальных погодных условий на обилие мелких млекопитающих / А.А. Кислый, А.В. Макаров, О.А. Одинцев // Зоологические чтения – 2014: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Новосибирск : НГПУ, 2014. – С. 193–199.

Кислый, А.А. Распределение мелких млекопитающих в равнинных и горных ландшафтах Западной Сибири / А.А. Кислый, Ю.С. Равкин, В.П. Стариков // Актуальные вопросы биогеографии. – СПб. : СПбГУ, 2018. – С. 186–188.

Кислый, А.А. Пространственная изменчивость обилия сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1972) в Западной Сибири: населенческие подходы при анализе распределения / А.А. Кислый, Ю.С. Равкин, И.Н. Богомолова, В.П. Стариков, С.М. Цыбулин, В.С. Жуков // Вестник ТГУ. Биология. – 2019. – № 46. – С. 115–134.

Кошкина, Т.В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге / Т.В. Кошкина // Фауна и экология грызунов: сб. науч. ст. – М. : МГУ, 1957. – Вып. 5. – С. 1–65.

Кривошеев, В.Г. Лемминги, полевка-экономка, полевка Миддендорфа / В.Г. Кривошеев // Млекопитающие Якутии. – М. : Наука, 1971. – С. 283–365.

Кузякин, А.П. Зоогеография СССР / А.П. Кузякин // Ученые записки Московского областного пединститута. – 1962. – Т. 109. – №. 1. – С. 3–182.

Курхинен, Ю.П. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем / Ю.П. Курхинен, П.И. Данилов, Э.В. Ивантер. – М. : Наука, 2006. – 208 с.

Лаптев, И.П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири / И.П. Лаптев. – Томск : Изд-во Томского университета, 1958. – 285 с.

Ливанов, С.Г. Классификация птиц Среднего Урала по сходству распределения / С.Г. Ливанов // Сибирский экологический журнал. – 2003. – Т. 10. – № 3. – С. 349–356.

Лисовский, А.А. Морфологическое определение видов восточноазиатских серых полевок *Alexandromys* (Rodentia, Cricetidae) России и сопредельных территорий / А.А. Лисовский, А.А. Кадетова, Е.В. Оболенская // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 1. – С. 101–113.

Лисовский, А.А. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 56 / А.А. Лисовский, Б.И. Шефтель, А.П. Савельев, О.А. Ермаков, Ю.А. Козлов, Д.Г. Смирнов, В.В. Стахеев, Д.М. Глазов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2019. – 191 с.

Литвинов, Ю.Н. Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы / Ю.Н. Литвинов, И.И. Чупин. – Новосибирск : СО РАН, 2018. – 385 с.

Лобанова, Н.А. Биотопическое распределение мелких млекопитающих в Припышминских борах / Н.А. Лобанова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Информационные материалы

Талицкого стационара. – Свердловск : Уральский научный центр АН СССР, 1978. – С. 29–32.

Лукьянова, И.В. Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая / И.В. Лукьянова // Проблемы зоогеографии и истории фауны. – Новосибирск : Наука. 1980. – С. 255–273.

Макаров, А.В. Мелкие млекопитающие в антропогенных ландшафтах окрестностей г. Бийска / А.В. Макаров, Е.В. Шапетько // В мире научных открытий. – 2010. – № 3–3(9). – С. 38–47.

Малышев, Ю.С. К методам диагностики рангов циклов динамики численности мелких млекопитающих / Ю.С. Малышев // Байкальский Зоологический журнал. – 2011. – № 1(6). – С. 92–106.

Межжерин, В.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих / В.А. Межжерин, И.Г. Емельянов, О.А. Михалевич. – Киев : Наукова Думка, 1991. – 204 с.

Мейер, М.Н. Еще раз о таксономическом ранге полевок группы *Middendorffii* / М.Н. Мейер // IV съезд Всесоюзного териологического Общества: тезисы докладов. – М., 1986. – Т. 1. – С. 85–86.

Мейер, М.Н. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий / М.Н. Мейер, Ф.Н. Голенищев, С.И. Раджабли, О.В. Саблина. – СПб. : ЗИН РАН, 1996. – 318 с.

Михайлов, Н.И. Физическая география СССР. Азиатская часть. Учебник для студентов географических факультетов университетов / Н.И. Михайлов, Н.А. Гвоздецкий. – М. : Мысль, 1978. – 512 с.

Морозкина, А.Н. Особенности распределения мелких млекопитающих на урбанизированной и ненарушенной территориях / А.Н. Морозкина, В.П. Стариков // Вестник СурГУ. – 2015. – № 3(9). – С. 42–48.

Москвитина, Н.С. Биоразнообразие Томского Приобья. Млекопитающие: учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. / Н.С. Москвитина, Н.Г. Сучкова. – Томск : ТГУ, 2015. – 310 с.

Наумов, Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н.П. Наумов // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М., 1955. – Т. 9. – С. 179–202.

Наумов, Р.Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 / Наумов Рудольф Леонидович. – М., 1964. – 19 с.

Никифоров, Л.П. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу / Л.П. Никифоров // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М. : АН СССР, 1963. – С. 237–243.

Никифоров, Л.П. Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге / Л.П. Никифоров, Р.Л. Наумов, Л.В. Бабенко. – М. : Медицина, 1968. – 432 с.

Нурмагонбетова, С.С. Особенности биотопического распределения некоторых видов мелких млекопитающих и их роль в поддержании природных очагов туляремии прилегающих территорий озера Ик на севере Омской области / С.С. Нурмагонбетова, И.В. Дериглазов, А.Л. Скотников // Интеграция науки и практики как условие технологического прорыва. Сборник статей Международной научно-практической конференции: в 3 частях. – Уфа: Аэтерна, 2017. – С. 23–26.

Одинцева, А.А. Межгодовые отличия населения земноводных и мелких млекопитающих южной тайги Западной Сибири / А.А. Одинцева // Динамика современных экосистем в голоцене. – Казань : Отечество, 2013. – С. 264–265.

Окулова, Н.М. Экологические аспекты структуры ареала вида на примере красной полевки (*Myodes rutilus*) / Н.М. Окулова, Л.А. Хляп // Териофауна России и сопредельных территорий. X съезд териологического общества при РАН. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 297.

Окулова, Н.М. Эколого-географическое моделирование как метод изучения ареалов и экологических ниш / Н.М. Окулова, Л.А. Хляп, А.А. Варшавский // Принципы экологии. – 2016. – Т. 5. – № 3. – С. 114.



Охотина, М.В. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков / М.В. Охотина, В.А. Костенко // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. – Владивосток : Дальневосточный научный центр АН СССР, 1974. – С. 193–196.

Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо. – М. : МГУ, 1987. – 284 с.

Павлинов, И.Я. Млекопитающие России: систематико-географический справочник / И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 604 с.

Павлинов, И.Я. Звери России: справочник-определитель. Часть 1. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / И.Я. Павлинов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2019. – 340 с.

Переясловец, В.М. Анализ влияния урожайности кедра на динамику численности соболя Юганского заповедника / В.М. Переясловец, В.П. Стариков // Вестник СурГУ. Биологические науки. – 2015. – Вып. 3. – № 9. – С. 38–41.

Попов, В.А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР / В.А. Попов // Труды общества естествоиспытателей при Казанском университете. – Казань : Казанский ГУ, 1945. – Т. 47. – Вып. 1–2.

Пучковский, С.В. Распределение и численность мелких млекопитающих в тайге Тюменской области / С.В. Пучковский // VIII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Тезисы докладов. Л., – 1984. – С. 353–354.

Равкин, Е.С. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Е.С. Равкин, Н.Г. Челинцев. – М. : Природа, 1990. – 33 с.

Равкин, Е.С. Особенности летнего распределения птиц равнин Северной Евразии / Е.С. Равкин // Успехи современной биологии. – 2003. – Том 123. – № 4. – С. 421–429.

Равкин, Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая (распределение, структура, численность и динамика населения) / Ю.С. Равкин. – Новосибирск : Наука, 1973. – 374 с.

Равкин, Ю.С. География позвоночных южной тайги Западной Сибири / Ю.С. Равкин, И.В. Лукьянова. – Новосибирск : Наука, 1976. – 338 с.

Равкин, Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья / Ю.С. Равкин. – Новосибирск : Наука, 1978. – 288 с.

Равкин, Ю.С. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие) / Ю.С. Равкин, С.П. Гуреев, И.В. Покровская, С.М. Цыбулин, Б.Н. Фомин, Л.Г. Вартапетов, О.В. Бурский, А.А. Вахрушев, Е.С. Преображенская, Н.П. Малков, Е.С. Равкин, Н.А. Козлов, К.В. Торопов, В.Н. Блинов, В.А. Юдкин, В.С. Жуков, В.П. Стариков, И.Н. Богомоллова, Н.Г. Челинцев, В.А. Трофимов, В.И. Шадрин. – Новосибирск : Наука, 1985. – 206 с.

Равкин, Ю.С. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, Л.Н. Ермаков, В.В. Панов, Ф.Р. Буйдалина, А.К. Добротворский, Л.Г. Вартапетов, В.А. Юдкин, К.В. Торопов, И.В. Лукьянова, И.В. Покровская, В.С. Жуков, С.М. Цыбулин, Б.Н. Фомин, В.П. Стариков, Е.Л. Шор, О.Н. Чернышова, С.А. Соловьёв, Н.Л. Чубыкина, В.М. Ануфриев, Ю.В. Бобков, Н.Г. Ивлева, Г.М. Тертицкий // Сибирский экологический журнал. – 1996. – Т. 3. – № 3–4. – С. 307–317.

Равкин, Ю.С. Факторная зоогеография / Ю.С. Равкин, С.Г. Ливанов. – Новосибирск : Наука, 2008. – 205 с.

Равкин, Ю.С. Пространственно-типологическая классификация населения мелких млекопитающих Западной Сибири / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, С.М. Цыбулин, В.В. Панов, С.О. Онищенко, В.Б. Ильяшенко, Л.Г. Вартапетов, С.Г. Бабина, С.В. Чеснокова // Вестник НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина. – 2009. – Т. 7. – Вып. 4. – С. 86–94.

Равкин, Ю.С. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распространения / Ю.С. Равкин, И.Н. Богомоллова, О.Н. Николаева, Т.К. Железнова // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 2. – С. 163–181.

Рябицев, В.К. К фауне млекопитающих Среднего и Северного Ямала / В.К. Рябицев, А.В. Рябицев, В.В. Тарасов // Фауна Урала и Сибири. – 2015. – № 1. – С. 155–156.

Садыков, О.Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели / О.Ф. Садыков, И.Е. Бененсон. – М. : Наука, 1992. – 191 с.

Сапогов, А.В. Зональные особенности населения мышевидных грызунов Енисейской тайги / А.В. Сапогов // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. – М. : Наука, 1983. – С. 204–214.

Снигиревская, Е.М. Новое в методике количественного учета мелких млекопитающих / Е.М. Сنيгиревская // Природа. – 1939. – № 2. – С. 100–102.

Соколов, В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов / В.Е. Соколов. – М. : Высшая школа, 1977. – 494 с.

Соколова, Н.А. Динамика численности и биотопическое распределение мелких млекопитающих в районе р. Еркута (Ямал) / Н.А. Соколова, А.А. Соколов, В.Г. Штро // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания (IX Съезд териологического общества при РАН). – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 452.

Стариков, В.П., 1985. Пространственная структура населения мелких млекопитающих. Лесостепная и лесная зоны Западной Сибири / В.П. Стариков // Пространственно-временная динамика животного населения. – Новосибирск : Наука, 1985. – С. 176-185.

Стариков, В.П. Мелкие млекопитающие природного парка «Самаровский чугас» / В.П. Стариков, А. Берников, Т.М. Старикова, А.В. Бородин, А.В. Морозкина // Мир науки, культуры, образования. – 2014. – № 4(47). – С. 413–417.

Торопов, К.В. Птицы колючей степи Западной Сибири / К.В. Торопов. – Новосибирск : Наука, 2008. – 356 с.

Трофимов, В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи / В.А. Трофимов // Проблемы анализа дискретной информации. – Новосибирск, 1976. – Ч. 2. – С. 24–36.

Трофимов, В.А. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды / В.А. Трофимов, Ю.С. Равкин // Количественные методы в экологии животных. – Л., 1980. – С. 113–115.

Тупикова, Н.В. Структура ареалов грызунов и зайцеобразных Алтая / Н.В. Тупикова // Фауна и экология грызунов. – 1989. – Вып. 17. – С. 59–114.

Формозов, А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. / А.Н. Формозов // Материалы по грызунам (вып. 3). Фауна и экология грызунов (материалы к познанию фауны и флоры СССР); нов. серия, отд. зоол. Вып. 17(32). – М. : МОИП, 1948. – С. 3–110.

Хляп, Л.А. О горных фаунистических комплексах и горных сообществах грызунов и пищух на мелкомасштабной зоогеографической карте России / Л.А. Хляп // Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 350–353.

Цыбулин, С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения / С.М. Цыбулин. – Новосибирск : Наука, 2009. – 234 с.

Цыбулин С.М. Межгодовая изменчивость населения мелких млекопитающих южной тайги Приобья / С.М. Цыбулин, И.Н. Богомоллова// Актуальные проблемы современной териологии. – Новосибирск : Сибрегион Инфо, 2012. – С. 20.

Чернявский, Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири / Ф.Б. Чернявский. – М. : Наука, 1984. – 388 с.

Шилов, И.А. Динамика популяций и популяционные циклы / И.А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. – М. : Наука, 1991. – С. 151–172.

Шнитников, В.Н. Постановка работ по изучению экологии млекопитающих / В.Н. Шнитников // Краеведение. – 1929. – Т. 6. – № 4. – С. 193–220.

Юдин, Б.С. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / Б.С. Юдин, Л.И. Галкина, А.Ф. Потапкина. – Новосибирск : Наука, 1979. – 296 с.

Юдкин, В.А. Организация пространственного распределения птиц в репродуктивный период / В.А. Юдкин. – Новосибирск : СО РАН, филиал "Гео", 2000. – 105 с.

Юргенсон, П.Д. К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства Mustelidae / П.Д. Юргенсон // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 117–127.

Юргенсон, П.Д. К методике учета мышевидных грызунов в лесах / П.Д. Юргенсон // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам. – 1939. – Вып. 4. – С. 33–38.

Andrade, A. Patterns in community assemblage and species richness of small mammals across an altitudinal gradient in semi-arid Patagonia, Argentina / A. Andrade, A. Monjeau // Journal of Arid Environments. – 2014. – Vol. 106. – PP. 18–26.

Batsaikhan, N. *Microtus gregalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T13431A3936243 / N. Batsaikhan, K. Tsytsulina, N. Formozov, B. Sheftel. – Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T13431A3936243.en>

Batzli, G.O. Dynamics of small mammal populations: a review / G.O. Batzli // Wildlife 2001: populations. – Springer, Dordrecht, 1992. – PP. 831–850.

Christensen, P. Habitat Preferences of *Clethrionomys rufocanus* in Boreal Sweden / P. Christensen, B. Hörnfeldt // Landscape Ecology. – 2006. – Vol. 21. – PP. 185–194. doi:10.1007/s10980-005-1052-6

Cunillera-Montcusí, D. Direct and indirect impacts of wildfire on faunal communities of Mediterranean temporary ponds / D. Cunillera-Montcusí, S. Gascón, I. Tornero, J. Sala, N. Àvila, X.D. Quintana, D. Boix // Freshwater Biology. – 2019. – Vol. 64. – № 2. – PP. 323–334. doi: 10.1111/fwb.13219

Currie, D. Energy and large-scale patterns of animal- and plants- species richness / D. Currie // The American Naturalist. – 1991. – Vol. 137. – № 1. – PP. 27–49.

Domine, F. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic / F. Domine, G. Gauthier, V. Vionnet, D. Fauteux, M. Dumont, M. Barrere // Arctic Science. – 2018. – Vol. 4. – № 4. – PP. 813–826. doi: 10.1139/AS-2018-0008

Elton, Ch. The health and parasites of a wild mouse population / Ch. Elton, E.B. Ford, J.R. Baker, A.D. Gardner // Proceedings of the Zoological Society of London. L., 1931. – Pt. 3. – PP. 657–721.

Erb, J. Population dynamics of large and small mammals / J. Erb, M.S. Boyce, N. Chr. Stenseth // Oikos. – 2003. – Vol. 92. – № 1. – PP. 3–12.

Gaston, K. Spatial turnover in the global avifauna / K. Gaston, R. Davies, C. Orme, V. Olson, G. Thomas, D. Tzung-Su, P. Rasmussen, J. Lennon, P. Bennett, I. Owens, T. Blackburn // Proceedings of the Royal Society. – 2007. – Vol. 274. – PP. 1567–1574. doi:10.1098/rspb.2007.0236

Henttonen, H. Clethrionomys rufocanus (Sundevall, 1846) – Graurotelmaus / H. Henttonen, J. Viitala // Handbuch der Säugetiere Europas, 1982. – Vol. 2. – PP. 147–164.

Hille, S. Microhabitat partitioning of Apodemus flavicollis and Myodes glareolus in the sub-montane alps: a preliminary assessment / S. Hille, A. Mortelliti // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. – 2011. – Vol. 21. doi: 10.4404/Hystrix-21.2-4458.

Jaccard, P. Lois de distribution florale dans la zone alpine / P. Jaccard // Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. – 1902. – Vol. 38. – PP. 69–130.

Kryštufek, B. Microtus agrestis. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13426A115112050 / B. Kryštufek, V. Vohralik, J. Zima, I. Zagorodnyuk. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T13426A22349665.en>

Linzey, A.V., Shar, S., Lkhagvasuren, D., Juškaitis, R., Sheftel, B., Meinig, H., Amori, G. & Henttonen, H. 2016. Microtus oeconomus. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T13451A115113894. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T13451A22347188.en>

Markova, E. Taxonomic identity of voles of the "Arvalis" group (Genus Microtus, Arvicolinae, Rodentia) at the Northern boundary of their distribution in the Urals / E. Markova, L. Yalkovskaya, S. Zykov // Doklady biological sciences : proceedings of the Academy of Sciences of the USSR, Biological sciences sections. – 2010. – Vol. 432. – № 1. – PP. 212 – 215. doi: 10.1134/S0012496610030130

Simpson, G. Species density of North American recent mammals / G. Simpson // *Systematic Zoology*. – 1964. – Vol. 13. – № 2. – PP. 57–73.

Sulkava, S. *Clethrionomys rufocanus* / S. Sulkava // In: *The Atlas of European Mammals* (A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralik and J. Zima). – London : Academic Press, 1999. – 484 p.

Tast, J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), Northern Finland / J. Tast // *Suomal. Tiedeakat. Timituks.* – 1968. – Vol. 4. – № 136. – P. 24.

Tast, J. 1982. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) – Sumpffmaus. In: J. Niethammer and F. Krapp (eds), *Handbuch der Säugetiere Europas, Band 2/I: Nagetiere II*, Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden

Van Apeldoorn, R. C. 1999. *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776). In: *The Atlas of European Mammals* (A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralik and J. Zima). – London : Academic Press, 1999. – 484 p.

Vinogradov, V.V. Long-term dynamics of mouse-like rodents population size in dark coniferous forests of the East Sayan mountains / V.V. Vinogradov // *Russian Journal of Theriology*. – 2009. – Vol. 8. – № 2. – PP. 97–106.

Willig, M. Latitudinal gradients in biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis / M. Willig, D. Kaufman, R. Stevens // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. – 2003. – Vol. 34. – PP. 273–309. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032

Zamora, R. Long-term changes in mountain passerine bird communities in the sierra Nevada (southern Spain): a 30-year case study / R. Zamora, J. Barea-Azcón // *Ardiola*. – 2015. – Vol. 62. – № 1. – PP. 3–18. doi: 10.13157/arla.62.1.2015.3

Zima, J. 1999. *Microtus agrestis* / J. Zima // In: *The Atlas of European Mammals* (A.J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P.J.H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J.B.M. Thissen, V. Vohralik and J. Zima). – London : Academic Press, 1999. – 484 p.