

## Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины

А. В. МАКАРОВ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: al\_micromammals@mail.ru*

Статья поступила 17.04.2017

Принята к печати 25.04.2017

### АННОТАЦИЯ

На основе материалов, собранных в 1963, 1998 и с 2009 по 2016 гг., описаны подзональные изменения населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины, приведены его классификация и пространственно-типологическая структура, оценена сила связи неоднородности сообществ в зависимости от факторов среды. Сопоставлены результаты анализа пространственной неоднородности населения Западно-Сибирской и Предалтайской равнин и горных провинций Алтая.

**Ключевые слова:** мелкие млекопитающие, неоднородность сообществ, классификация, структурный граф, факторы среды.

Предалтайская предгорная равнина окаймляет горы Алтая с северо-запада и севера неширокой полосой общей площадью около 21 тыс. км<sup>2</sup>. Она представляет собой пологонаклонную слаборасчлененную плоскую поверхность, с абсолютными высотами на юге около 270–350 м и на севере 250–200 м. Территория большей частью распаханна, а нераспаханные степные участки используются под пастбища. Лесные участки представлены редкими небольшими березовыми и березово-осиновыми колками, а также сосновыми борами на песчаных террасах долины нижнего течения р. Бия [Атлас..., 1978].

Под пространственно-типологической структурой сообществ понимается общий характер их территориальной неоднородности, которую

выявляют по сходству исследуемых вариантов населения. Пространственную структуру сообществ определяют набор и взаимосвязь факторов среды [Равкин, 1978]. В горных районах Алтая проведены многочисленные работы по анализу неоднородности населения мелких млекопитающих и выявлению факторов среды, определяющих их территориальные изменения [Цыбулин, Богомолова, 1985; Малков Ю., 1989; Малков Ю., Малков Н., 1995; Вознийчук и др., 2002, 2006; и др.]. Работ по изучению населения мелких млекопитающих равнинной части Алтайского края значительно меньше. По фауне и населению данной группы животных известны публикации Ю. П. Малкова и В. И. Беликова [1995], Ю. Г. Швецова [1999], А. П. Кучина [2001],

Л. Г. Вартапетова и др. [2008]. Поэтому главная цель работы, послужившей основой настоящей статьи, – выявление пространственной неоднородности сообществ мелких млекопитающих и факторов среды, определяющих эти изменения на Предалтайской равнине.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учеты мелких млекопитающих проводили с 15 июля по 31 августа на территории трех ключевых участков Предалтайской равнины. Первый из них расположен в южной лесостепи в пределах Бийского и Красногорского р-нов Алтайского края. Работы на нем вели в 2009–2012 и 2014 гг. Кроме того, привлечены материалы И. В. Лукьяновой [1980] по Солтонскому р-ну Алтайского края за 1963 г. и неопубликованные данные за 1998 г. К. В. Граждана и К. В. Торопова из банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. После усреднения материалов за разные годы, анализ распределения мелких млекопитающих проводили по 14 местообитаниям: сосновым; сосново-березовым и березовым лесам; лугам, чередующимся с перелесками; лугам-выпасам; полям гречихи; пойменным березово-осиновым лесам; редко заливаемым лугам-кустарникам и часто заливаемым лугам-ивнякам; низинным болотам; городским свалкам и садоводческим хозяйствам (окрестности г. Бийск); малым поселкам (на примере пос. Светлоозерское) и крупным поселкам (на примере пос. Красногорское). На втором ключевом участке, располагавшемся в 150 км к западу от первого, в подзоне северной степи (Петропавловский р-н Алтайского края), исследования вели в 2015 г. Проанализировали восемь вариантов населения: полей гречихи, ржи, кормовых трав; залежей, лугов-выпасов, редко заливаемых пойменных лугов с кустарниками и ивняками, малых и крупных поселков (на примере поселков Антоньевка и Петропавловское). Третий ключевой участок (северная степь) расположен в 160 км к западу от второго в пределах Курьинского р-на Алтайского края. В 2016 г. на этой территории обследовали поля подсолнечника, кукурузы и гречихи, кормовых трав; зале-

жи, разнотравно-луговые и разнотравно-ковыльные степи, пойменные относительно сухие луга с кустарниками и ивняками. На всех трех ключевых участках, учеты в полях проводили преимущественно в искусственных лесополосах. Таким образом, включая как данные авторов, так и заимствованные, проанализировано 29 вариантов населения мелких млекопитающих, при этом отловили 8368 особей 30 видов, из которых 25 зарегистрированы для южной лесостепи и 21 – для северной степи.

Отлов мелких млекопитающих проведен с помощью 50-метровых ловчих канавок с цилиндрами [Попов, 1945; Наумов 1955], которые с 1998 г. на четверть высоты заполняли 4%-м раствором формальдегида. С 2009 г. в качестве ловчих емкостей использовали пластиковые пятилитровые конусовидные бутылки с отрезанным дном. Между краем бутылки и стенкой канавки вставляли металлические перегородки. За единицу учета приняты уловы зверьков в пересчете на 100 цилиндро- и конусо-суток (далее 100 к./с.). К фоновым отнесены виды, доля которых в населении мелких млекопитающих по обилию, составляла не менее одной особи на 100 к./с. [Кузякин, 1962; Равкин, Ливанов, 2008]. Лидерами считали первые пять видов по обилию. Деление на фаунистические типы приведено по Л. И. Галкиной [Равкин, Лукьянова, 1976]. Названия видов – по сводке И. Я. Павлинова и А. А. Лисовского [2012].

Для выявления пространственной структуры населения использовали один из методов кластеризации – качественного аналога метода главных компонент и факторного анализа [Трофимов, 1976]. В качестве меры сходства взят коэффициент Жаккара [Jaccard, 1902] для количественных признаков [Наумов, 1964]. По матрице межклассовых связей построен структурный граф сходства на уровне подтипа населения. Результаты первого разбиения соответствуют типам населения, а их доразбивки – подтипам. Порог значимости связей определяли так, чтобы полученная схема наилучшим образом иллюстрировала выявленные тренды и позволяла ее построить в двухмерном пространстве. Сила связи пространственной неоднородности населения мелких млекопитающих с фактора-

ми среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) рассчитана с помощью линейной качественной аппроксимации [Равкин и др., 1978]. Статистическую обработку материала выполняли с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При классификации выделено восемь типов сообществ мелких млекопитающих: сосновых лесов, светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов в сочетании с лугами-перелесками и поселками, пойменных лесов и редко заливаемых лугов-кустарников, часто заливаемых лугов с ивняками, степей с сухими пойменными лугами, лугов-выпасов и полей центральных районов, полей западных и восточных районов вместе с городскими свалками, низинных болот. Второй и пятый типы подразделяются на два и три подтипа соответственно.

### Классификация населения

Типы населения:

1 – *сосновых лесов (южная лесостепь)* (лидеры по обилию, %: красно-серая полевка – 30, средняя бурозубка – 16, темная полевка – 11, обыкновенная бурозубка – 8, лесная мышовка – 6; плотность населения – 98 особей на 100 к./с.; всего видов/из них фоновых – 17/14; доля по количеству особей, %: сибирского типа фауны – 33, европейского – 27, транспалеарктов – 18);

2 – *светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, лугов-перелесков, а также поселков и садов (южная лесостепь)* (мышь-малютка – 20, обыкновенная бурозубка – 17, обыкновенная полевка – 15, малая бурозубка – 8, узкочерепная полевка – 7; 56; 24/11; европейского типа фауны – 44, средиземноморско-китайского – 26, тундро-лесостепных реликтов – 15).

Подтипы населения:

2.1 – *светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, а также лугов-перелесков* (мышь-малютка – 13, обыкновенная бурозубка и узкочерепная полевка – по

12, обыкновенная полевка – 10, малая бурозубка – 8; 61; 20/14; европейского типа фауны – 37, тундро-лесостепных реликтов – 23, средиземноморско-китайского типа – 20);

2.2 – *поселков и садов* (мышь-малютка – 25, обыкновенная бурозубка – 21, обыкновенная полевка – 19, малая и тундряная бурозубки – 9 и 6; 52; 20/9; европейского типа фауны – 49, средиземноморско-китайского – 30, тундро-лесостепных реликтов – 10);

3 – *степей и сухих пойменных лугов-ивняков западных районов (северная степь)* (тундряная бурозубка – 34, узкочерепная полевка – 29, малая бурозубка – 11, мышь-малютка – 5, полевая мышь – 4; 60; 16/9; тундро-лесостепных реликтов – 65, европейского типа фауны – 19, средиземноморско-китайского – 9);

4 – *лугов-выпасов и полей с лесополосами центральных районов (северная степь), а также лугов-выпасов восточных районов (южная лесостепь)* (мышь-малютка – 37, узкочерепная полевка – 16, полевая мышь – 12, тундряная бурозубка – 11, обыкновенная полевка – 7; 63; 17/9; средиземноморско-китайского типа фауны – 48, тундро-лесостепных реликтов – 33, европейского типа – 11);

5 – *полей с лесополосами западных (северная степь) и восточных районов, с включением городских свалок (южная лесостепь)* (мышь-малютка – 35, узкочерепная полевка – 13, полевая мышь и обыкновенная полевка – по 11, тундряная бурозубка – 8; 137; 21/12; средиземноморско-китайского типа фауны – 46, тундро-лесостепных реликтов – 24, европейского типа – 19).

Подтипы населения:

5.1 – *полей с лесополосами западных районов* (мышь-малютка – 30, узкочерепная и обыкновенная полевки – 16 и 11, полевая мышь – 10, тундряная бурозубка – 9; 134; 17/14; средиземноморско-китайского типа фауны – 40, тундро-лесостепных реликтов – 28, европейского типа – 22);

5.2 – *полей с лесополосами восточных районов* (мышь-малютка – 58, полевая мышь – 14, узкочерепная полевка – 9, тундряная бурозубка и обыкновенная полевка – по 5; 193; 15/11; средиземноморско-китайского типа фауны – 72, тундро-лесостепных реликтов – 16, европейского типа – 8);

5.3 – городских свалок (обыкновенная полевка – 25, полевая мышь – 15, тундряная бурозубка – 13, малая лесная мышь и мышь-малютка – по 12; 93; 12/11; европейского типа фауны – 31, средиземноморско-китайского – 27, тундро-лесостепных реликтов – 16);

6 – *пойменных мелколиственных лесов и редко заливаемых пойменных лугов с кустарниками, ивняками и старицами центральных и восточных районов (северная степь и южная лесостепь)* (полевка-экономка – 25, обыкновенная и тундряная бурозубки – 18 и 11, мышь-малютка – 9, обыкновенная полевка – 7; 62; 20/13; европейского типа фауны – 33, транспалеарктов – 30, тундро-лесостепных реликтов – 14);

7 – *пойменных часто заливаемых лугов с ивняками (южная лесостепь)* (обыкновенная бурозубка – 38, узкочерепная полевка – 23, малая бурозубка и полевая мышь – по 8, сибирский крот – 4; 13; 10/4; европейского типа фауны – 50, тундро-лесостепных реликтов – 27, сибирского типа – 12);

8 – *пойменных низинных болот (южная лесостепь)* (обыкновенная и малая бурозубки – 34 и 30, красная полевка – 11, полевка-экономка – 8, средняя бурозубка – 4; 26; 11/6; европейского типа фауны – 66, сибирского – 15, транспалеарктов – 11).

Наибольшая плотность населения отмечена в пятом типе, где больше всего зверьков ловили в полях восточных лесостепных районов (193), чуть меньше в полях западных степных районов (134) и на городских свалках (93). В 1,4 раза мелких млекопитающих меньше в сосновых лесах (98). Далее суммарное их обилие снижается к лугам-выпасам и полям центральных районов, пойменным редко заливаемым местообитаниям и степям (63–60), а также к сообществам второго типа, где больше всего зверьков отмечено в светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесах, лугах-перелесках (61) и меньше в поселках (52). Минимум характерен для пойменных низинных болот и часто заливаемых лугов с ивняками (13–26). Такая же тенденция прослежена для показателей суммарной биомассы и количества трансформируемой энергии. Отличие только в том, что на третьей позиции находится тип населения пойменных редко заливаемых лесов и лугов, что

связано с высоким обилием такого относительно крупного зверька, как полевка-экономка. По выделенным типам и подтипам плотность населения максимальна после распахивки, при высокой облесенности, рудеральности и кормности экосистем. Далее эти значения постепенно снижаются при уменьшении облесенности, изменении состава лесобразующих пород (от чистых сосняков к смешанным и мелколиственным лесам), возрастании остепнения и интенсивности выпаса, а также увеличении застроенности и особенно сильно при заливании в половодье и заболоченности.

Видовое разнообразие постепенно снижается от подтипа светлохвойно-мелколиственных, мелколиственных лесов и мозаичных местообитаний (20/14), типов населения полей западных и восточных районов (21/12) и редко заливаемых пойм (20/13) к сосновым лесам (17/14). В сообществах степей и лугов-выпасов с полями центральных районов уменьшается не только общее количество, но и число фоновых видов (16/9), а в низинных болотах и часто заливаемых поймах оба эти показателя минимальны (11/6 и 10/4). На увеличение видового и фоновое богатства влияют такие факторы, как изменение состава лесобразующих пород (от сосновых лесов к смешанным и мелколиственным), высокая облесенность, распахивка и увлажненность в поймах. Прослежено также негативное влияние возрастания остепнения, выпаса, заливания в половодье и заболоченности. Кроме того, во втором типе под влиянием застроенности уменьшается число фоновых видов.

Почти во всех местообитаниях, кроме сосновых лесов и низинных болот, в качестве лидеров по обилию присутствуют тундряная бурозубка, мыши – малютка и полевая, обыкновенная и узкочерепная полевки. Обыкновенная и малая бурозубки среди преобладающих видов отмечены в сообществах светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, лугов-перелесков и поселков, а также пойменных местообитаний и низинных болот. В редко заливаемых поймах первой по обилию оказалась полевка-экономка, а в сосновых лесах – красно-серая и темная полевки и средняя бурозубка.

В часто заливаемых поймах и низинных болотах по обилию абсолютно преобладают представители европейского типа фауны (50–66 %). В сосновых лесах в основном – сибирские и европейские виды (33 и 27 %), кроме того, последние вместе со средиземноморско-китайскими формами составляют основу населения в остальных лесах, лугах-перелесках и поселках (44 и 26 %), а в пойменных лесах и лугах они же вместе с транспалеарктами (33 и 30 %). Средиземноморско-китайские виды и тундро-лесостепные реликты в наибольшем количестве отмечены на лугах-выпасах, полях центральных районов (48 и 33 %) и прочих полях (46 и 24 %). В степях больше половины населения принадлежит тундро-лесостепным реликтам (65 %).

Таким образом, в населении мелких млекопитающих Предалтайской равнины от южной лесостепи к северной степи прослежен сходный состав доминирующих видов. Повсеместно преобладает мышшь-малютка. Вместе с ней в среднем по ландшафтам южной лесостепи лидируют обыкновенная и узкочерепная полевки, полевая мышшь и бурозубки – обыкновенная и тундряная. В северной степи возрастает обилие узкочерепной полевки и в особенности, тундряной бурозубки, а обыкновенной полевки, наоборот, становится меньше. Доля и распределение полевой мыши остаются неизменными, а обыкновенная бурозубка преобладает только на территории поселков. Кроме того, в составе лидеров сосново-борового ландшафта отмечены красно-серая полевка, средняя бурозубка и темная полевка; малая бурозубка – на низинных болотах, а также в степных поселках и окружающих степях; в пойменных лесо-луговом и луговом ландшафтах – полевка-экономка.

Необходимо отметить, что такое высокое обилие мышши-малютки и ее повсеместное доминирование на всех обследованных полях Предалтайской равнины может быть связано как со спецификой территории, так и с годами проведения работ. В то же время, по данным Н. В. Тупиковой с соавт. [2000], на обширных полях Северо-Восточной Палеарктики доминируют, как правило, обыкновенная полевка и мыши: полевая, малая лесная и домовая, а на полях предгорий Алтая – полевая мышшь и обыкновенная полевка.

Мышь-малютка по материалам этих авторов является доминантом только на небольших по площади разрозненных полях. По данным авторов, в распаханых угодьях Предалтайской равнины ситуация иная. Первое место в населении полей повсеместно занимает мышшь-малютка, содоминируют ей, как правило, полевая мышшь и узкочерепная полевка, и лишь в некоторых местах – обыкновенная полевка.

### *Пространственно-типологическая структура населения*

Граф сходства сообществ мелких млекопитающих построен при пороге значимости 32 единицы. Из 11 выделенных при классификации типов и подтипов, часть образует вертикальный ряд (1, 2.1, 6, 7), образованный основными, светлохвойно-мелколиственными и мелколиственными лесами, лугами-перелесками, редко и часто заливаемыми пойменными местообитаниями. Он иллюстрирует изменения, связанные с облесенностью, увлажнением и заливанием в половодье (см. рисунок). В этом ряду относительно высокое сходство прослежено между первыми тремя типами (34–36 %) и отсутствует значимая связь между типом населения часто заливаемых лугов-ивняков и остальными сообществами (15–27 %). Отклонения от основного ряда связаны с сообществами поселков, городских свалок, лугов-выпасов и полей центральных районов, степей, а также низинных болот. Население этих местообитаний образует второй вертикальный ряд, от которого, в свою очередь, отходят сообщества полей с лесополосами западных и восточных районов. Основные изменения определяют антропогенное влияние (застроенность, рудеральность, выпас скота и распашка), уменьшение увлажнения в степях и заболоченность, а также зональность. Максимальное межклассовое сходство прослежено между населением полей и городских свалок (36–42 %), а минимальное – между сообществами степей с сухими поймами и низинными болотами (16–31 %).

Наибольшее суммарное обилие мелких млекопитающих свойственно сосновым лесам (основной вертикальный ряд схемы). Умень-

**Относительное обилие мелких млекопитающих на терри**

Ландшафт, урочище	Всего	Сибирский крог	Бурозубки						Сибирская белозубка	Водяная кутора	Степная мышовка	Лесная мышовка
			обыкновенная	тундрная	плоско-черепная	средняя	малая	равнозубая				
<b>Сосново-боровой</b>	<b>74</b>	<b>0</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,2</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>4</b>
Сосновые леса	98	0	8	4	0	16	5	0,5	0,2	0	0	6
Березово-сосновые леса	50	0	5	6	0	2	4	0	0,1	0	0,4	2
<b>Березовые леса</b>	<b>58</b>	<b>0,1</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>0,4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,3</b>	<b>1</b>
<b>Колочно-полевой</b>	<b>108</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0,07</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0,5</b>
Лесополосы среди полей гречихи	193	0	3	10	0	0,1	2	0	0	0	4	0,1
Луга-перелески	75	0	9	5	0	3	6	0	0,2	0	1	1
Луга-выпасы	57	0	1	4	0	0,2	1	0	0	0	2	0,3
<b>Пойменный лесолуговой</b>	<b>38</b>	<b>0,2</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>0,2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0,07</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0,7</b>
Березово-осиновые леса	61	0	17	0,6	0,6	2	2	4	0	3	0	2
Луга-кустарники	40	0	5	2	0	7	4	0	0,2	0,2	0	0
Луга-ивняки	13	0,5	5	0,5	0	0	1	0,5	0	0	0	0
<b>Низинные болота</b>	<b>26</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
<b>Городские свалки</b>	<b>93</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>12</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Селитебный</b>	<b>46</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>0,7</b>	<b>0</b>	<b>0,3</b>	<b>0</b>	<b>0,3</b>
Сады (г. Бийск)	33	0	6	1	0	3	0,9	0	0	0,2	0	0
Крупные поселки	53	0	2	1	0	0,5	3	2	0	0	0	1
Малые поселки	50	0	5	5	0	0	4	0	0	0,6	0	0

**Относительное обилие мелких млекопитающих**

Ландшафт, урочище	Всего	Бурозубки				Сибирская белозубка	Водяная кутора	Степная мышовка
		обыкновенная	тундрная	малая	крошечная			
<b>Луга-выпасы</b>	<b>39</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>Полевой<sup>1</sup></b>	<b>71</b>	<b>0,7</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>0,2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>5</b>
Лесополосы среди полей:								
гречихи	75	1	8	3	0	0	0	0
ржи	48	1	7	2	0	0	0	2
Поля кормовых трав	54	0	6	4	0,8	0	0	2
Поля-залежи	105	0,8	10	0	0	0	0	16
<b>Пойменные луга-кустарники со старицами и ивняками</b>	<b>86</b>	<b>12</b>	<b>17</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,4</b>	<b>0</b>
<b>Селитебный</b>	<b>63</b>	<b>21</b>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Малые поселки	80	26	5	9	0	0,5	0	0
Крупные поселки	46	15	4	6	0	0	0	0

<sup>1</sup>На полях кормовых трав и залежах учеты проведены непосредственно в пределах местообитаний.

Т а б л и ц а 1

тории Бийского ключевого участка Предалтайской равнины (1963, 1998, 2009–2012, 2014 гг., особей на 100 к./с.)

Мыши					Обыкновенный хомяк	Полевки							
полевая	восточно-азиатская	домовая	малая лесная	малютка		красно-серая	рыжая	красная	водяная	экономка	темная	обыкновенная	узкочерепная
<b>0,9</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>17</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>2</b>
0,9	2	0	2	5	0	29	0	3	0	2	11	2	1
1	0	0	0,8	6	0	4	0	3	0	1	3	8	4
<b>5</b>	<b>0,3</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>13</b>	<b>0,07</b>	<b>0</b>	<b>0,8</b>	<b>47</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0,2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>16</b>
27	0	0	0,4	113	0	0,5	0	2	0	4	1	9	17
7	0,2	0	1	11	0	2	0,5	1	0	3	4	7	13
4	0	0	0,9	16	0	0,5	0	0,8	0	0	1	7	18
<b>0,5</b>	<b>0,7</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0,3</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>7</b>	<b>0,5</b>	<b>4</b>	<b>1</b>
0	2	0	0	0,6	0	1	1	3	0	21	0	1	0
0,6	0	0	0,6	4	0	4	0	0,4	0	0,2	0,9	10	0,4
1	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0,5	0,5	0	3
<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b>14</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>7</b>	<b>0</b>	<b>23</b>	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>0,7</b>	<b>12</b>	<b>0,7</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>0,2</b>	<b>0,3</b>	<b>10</b>	<b>2</b>
0,9	0	0	0,9	1	0	3	0	0	0	0	0	16	0,4
8	0	0	0,5	21	2	2	0	0	0,5	0,5	0	3	6
0,6	0	0,6	0,6	14	0	6	0	0	0	0	1	12	1

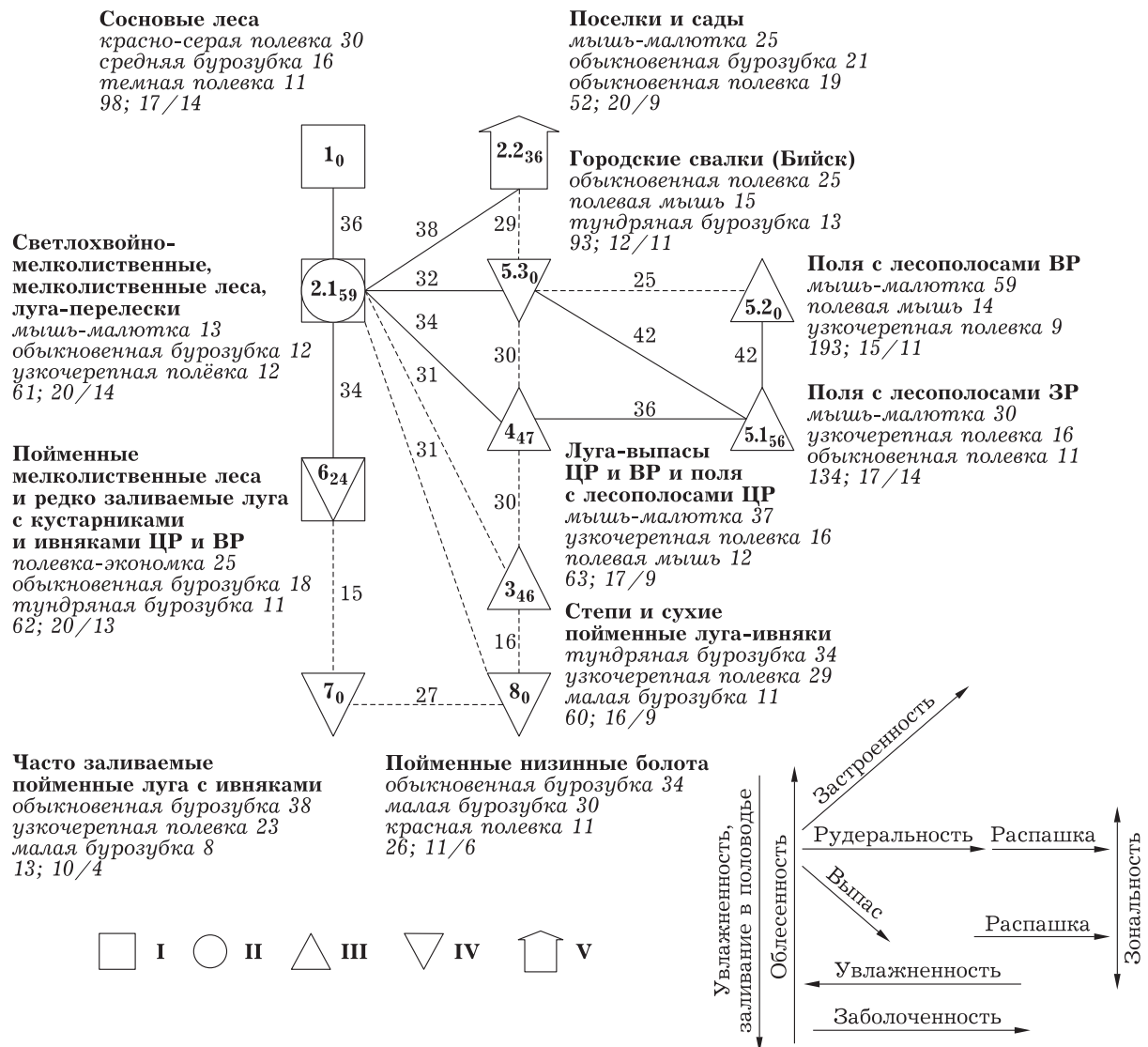
Т а б л и ц а 2

на территории Петропавловского ключевого участка Предалтайской равнины (2015 г., особей на 100 к./с.)

Мыши				Обыкновенная слепушонка	Полевки					
малая лесная	полевая	малютка	обыкновенная		красно-серая	красная	экономка	темная	обыкновенная	узкочерепная
<b>0</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0,5</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	
<b>2</b>	<b>10</b>	<b>27</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0,5</b>	<b>2</b>	<b>0,3</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	
6	27	17	1	0	1	3	0,5	3	4	
1	3	19	0	0	1	1	0,5	2	9	
0	2	25	2	0	0	2	0	0,8	9	
0	7	48	2	0	0	2	0	7	12	
<b>0,9</b>	<b>4</b>	<b>12</b>	<b>0</b>	<b>0,4</b>	<b>2</b>	<b>25</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	
<b>0,5</b>	<b>2</b>	<b>15</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,2</b>	<b>2</b>	<b>0,2</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	
0,5	3	17	0	0	0,5	4	0	13	1	
0,5	0	13	0	0	0	0,9	0,5	5	0,9	







### Пространственно-типологическая структура населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины.

Население мелких млекопитающих: I – лесов; II – местообитаний, где чередуются участки лесов и открытых пространств; III – открытых пространств обедненных по продуктивности; IV – открытых пространств богатых по продуктивности; V – поселков. Цифрами внутри значков показаны номера типов и подтипов населения, индексом обозначено внутриклассовое сходство, у связей между значками – межклассовое. Рядом со значками приведены три первых по обилию вида. Сплошными линиями обозначено сверхпороговое (значимое) сходство, прерывистыми – запороговое, пунктиром – связи, изображенные вне масштаба. Стрелками внизу рисунка обозначены направления основных трендов

шение плотности населения связано с изменением состава лесообразующих пород (при увеличении в древостое мелколиственных пород), уменьшением облесенности и периодическим заливанием в половодье. При этом снижение суммарного обилия в 1,6 раза свойственно светлохвойно-мелколиственным и мелколиственным лесам, надпойменным лугам-перелескам, а также пойменным лесам и лугам, и, наконец, в 7,5 раза оно снижа-

ется в часто заливаемых пойменных лугах-ивняках. Видовое и фоновое богатство максимально в типах населения несосновых и пойменных лесов и лугов. Несколько меньшие значения характерны для сосновых лесов и на порядок меньше – в часто заливаемых поймах.

Судя по второму вертикальному ряду схемы, сравнительно высокая плотность населения свойственна городским свалкам, при

этом показатели неуклонно снижаются при выпасе скота, распашке и остепнении в 1,5 раза, застроенности – в 1,8 раза и почти в 4 раза – при заболоченности. Такая же тенденция прослежена по числу фоновых видов, однако общее видовое богатство выше всего в поселках, лугах-выпасах и полях. Боковое отклонение на графе, связанное с распашкой, приводит к возрастанию по сравнению с городскими свалками плотности населения в полях западных и восточных районов в 1,5–2 раза. Такое увеличение обилия оказывается связанным с тем, что учеты проводили преимущественно в лесополосах среди полей. Они, как известно, обладают лучшими защитными условиями, чем окружающие открытые местообитания и могут использоваться мелкими млекопитающими в качестве стадий переживания во время распашки полей и уборки урожая [Максимов, 1964]. В то же время на высокую плотность населения в лесополосах может влиять повышенная кормность полей после созревания культур во второй половине лета.

Таким образом, основной тренд в населении мелких млекопитающих Предалтайской равнины совпадает с увеличением облесенности, увлажнения и заливания в половодье. Отклонение от него связано с антропогенным влиянием (распашкой, застроенностью, рудеральностью и выпасом скота), уменьшением увлажнения в степях, заболоченностью и зональностью.

Основные направления изменения сообществ мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины связаны с широтными отличиями [Равкин и др., 1997]. В сравнении с Предалтайской равниной вертикальный тренд населения здесь имеет сходную направленность, обусловленную отличиями в облесенности и составе лесобразующих пород, а отклонения от него совпадают с изменениями увлажнения, заливанием в половодье и заболоченностью. В то же время на Западно-Сибирской равнине оценено влияние таких факторов, как зональность (теплообеспеченность) и провинциальность. Максимальная плотность населения, видовое и фоновое богатство свойственны лесным ландшафтам, а к северу от них (в лесотундре и тундре) и к югу (в лесостепи и степи) показатели уменьшаются. Кроме того, на некоторое уменьше-

ние значений влияет переувлажнение, распашка и заливание в половодье, в отличие от Предалтайской равнины, где распашка приводила к увеличению суммарного обилия. Общие лидеры для Западно-Сибирской и Предалтайской равнин в лесных типах – обыкновенная и средняя бурозубка, в поймах и на низинных болотах – обыкновенная и малая бурозубки, а также полевка-экономка, в лесостепных и степных местообитаниях – тундряная бурозубка, полевая мышь, узкочерепная и обыкновенная полевки.

Основные изменения населения мелких млекопитающих Северо-Восточной, Северной и Центральной провинций Алтая связаны с поясностью, абсолютными высотами, облесенностью и увлажнением. Кроме того, в Северном и Центральном Алтае на его неоднородность влияет экспозиция склонов, состав лесобразующих пород и антропогенное воздействие (распашка, застройка) [Шадрин, 1980; Цыбулин, Богомолова, 1985; Возничук и др., 2002]. Во всех трех провинциях максимальная плотность населения зависит от зоны оптимального гидротермического режима, что в Северо-Восточном Алтае свойственно низкогорным черневым лесам, а в Северном и Центральном – темнохвойно-таежным среднегорьям. В отличие от Предалтайской равнины, в Центральном Алтае увеличение обилия зверьков обусловлено изменением состава лесобразующих пород (от смешанных среднегорных лесов к кедровым) и облесенностью, а не распашкой, при которой показатели снижаются до минимума. Общими лидерами на Предалтайской равнине и в предгорных ландшафтах Северо-Восточного Алтая являются обыкновенная и тундряная бурозубки; Северной провинции – обыкновенная бурозубка, полевая мышь, обыкновенная и узкочерепная полевки; в степях и полях Центрального Алтая – обыкновенная бурозубка, красно-серая, обыкновенная и узкочерепная полевки.

Итак, во всех трех провинциях Алтая и на Предалтайской равнине общими факторами среды, определяющими неоднородность населения мелких млекопитающих, выступают отличия в облесенности и в увлажнении. Кроме того, в Северной, Центральной и Предалтайской провинциях сходство в изменении сообществ зависит от состава лесобразую-

щих пород и антропогенного влияния (распашки и застройки).

По равнинной части Западной Сибири и горным областям Алтая, Салаира и Кузнецкого Алатау выявлена обобщенная пространственная структура [Равкин и др., 2009]. Ее анализ показывает, что неоднородность териокомплексов коррелирует с широтной зональностью и обусловлена сменой растительности. Основные тренды определяют дефицит тепла и влаги. Плотность населения и число фоновых видов максимальны в лесных ландшафтах и уменьшаются в лесотундровых, тундровых, лугово-степных и степных сообществах.

Таким образом, судя по пространственным структурам населения мелких млекопитающих Предалтайской и Западно-Сибирской равнин, а также горных провинций Алтая, сходство в направлении изменений сообществ связаны в основном с облесенностью и увлажнением. В горах к значимым факторам, влияющим на неоднородность населения, следует относить поясность и абсолютные высоты местности, а на Западно-Сибирской равнине – зональность. На Предалтайской равнине, где плотность населения людей существенно выше, более значимо антропогенное влияние (распашка, застройка, рудеральность и выпас скота). Судя по рассмотренным графам, наибольшее видовое и фоновое богатство, как правило, характерно для населения облесенных местообитаний. Такая же примерно тенденция свойственна изменению плотности териокомплексов на Западно-Сибирской равнине и в горных провинциях Алтая. Максимальные значения на этих территориях характерны для средне- и южнотаежных, а также низкогорно-среднегорных темнохвойных лесов. На Предалтайской равнине обилие зверьков выше всего в сообществах лесополос, разделяющих поля, что, вероятно, обусловлено наличием здесь стадий переживания и сравнительно высокой кормностью полей зерновых во второй половине лета после их созревания.

### **Пространственная организация населения**

При анализе классификации и структуры населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины, в целом прослежено влия-

ние распашки, облесенности, состава лесообразующих пород, увлажненности, заливания в половодье, заболоченности, зональности, выпаса и, в меньшей степени, застроенности и рудеральности.

По индивидуальной оценке силы связи с изменчивостью населения мелких млекопитающих и факторов среды с учетом их распространенности наиболее значим состав лесообразующих пород (26 % учтенной дисперсии) (табл. 4). Примерно в 1,2 раза меньше влияние антропогенной нагрузки, а в особенности распашки, в 1,5 раза – увлажненности и рельефа (пойма, непойма). Вдвое меньше значимость заливания в половодье и зональности. Значительно меньше сила и общность связи неоднородности населения с облесенностью. Минимальное воздействие на изменение состава и неоднородности населе-

Т а б л и ц а 4

**Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины (2009–2012, 2014–2016 гг.)**

Фактор	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Состав лесообразующих пород	26	26
Антропогенное влияние, в том числе:	21	43
распашка*	13	43
выпас скота	3	43
застроенность	1	43
рудеральность	1	43
Увлажненность	18	46
Рельеф	17	46
Заливание в половодье	13	52
Зональность	13	60
Облесенность	8	62
Заболоченность	5	63
Закустаренность	5	64
Кормность	4	68
Все факторы	68	68
Режимы по классификации по структуре	30	72
по структуре	41	73
Все режимы	41	73
Все факторы и режимы	73	73
Множественный коэффициент корреляции	–	0,85

\*Учеты проведены преимущественно в лесополосах среди полей.

ния оказывают такие факторы, как заболоченность, закустаренность и кормность. Множественная оценка связи всех выявленных факторов составляет 68 % дисперсии сходства сообществ. Природными режимами по классификации можно объяснить 30 %, по структуре – 41 %, а в целом оценка связи всех факторов и режимов достигает 73 % (множественный коэффициент корреляции – 0,85).

Анализ факторов среды и неоднородности населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины выявил существенные различия в сравнении со всей Западно-Сибирской равниной. Наиболее значимыми факторами там выступают зональность и облесенность, чуть меньше состав лесообразующих пород, а связь с увлажненностью, антропогенным влиянием в целом и распашкой незначительна [Равкин и др., 1997]. В Центральном Алтае наиболее весомый фактор – высотная поясность, на втором месте облесенность, чуть меньше воздействие состава лесообразующих пород и увлажненности. Антропогенное влияние, включая распашку и застроенность, невелико [Вознийчук и др., 2002].

Таким образом, влияние облесенности на неоднородность населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины значительно меньше, а состава лесообразующих пород выше, чем на Западно-Сибирской равнине и в Центральном Алтае. Из-за большей аридности климата Предалтайской равнины сильное воздействие на териокомплексы оказывает здесь увлажненность и заливание в половодье, а также коррелирующий с ними рельеф. В связи с повсеместной антропогенной трансформацией, существенно возрастает роль хозяйственной деятельности человека, в особенности распашки, что резко отличает данную территорию от Западно-Сибирской равнины и горных провинций Алтая. Помимо увлажненности, рельефа и антропогенного влияния большое значение приобретает зональность, что, вероятно, обусловлено различными природными условиями лесостепной и степной подзон Предалтайской равнины. Влияние других факторов на неоднородность населения мелких млекопитающих, как и на других территориях, незначительно.

Наибольшее суммарное обилие мелких млекопитающих на Предалтайской равнине отмечено в колючно-полевом и полевом ландшафтах, несколько меньше в сосновых лесах и на городских свалках. Минимальные значения характерны для низинных болот и пойменного лесолугового ландшафта. В южной лесостепи видовое и фоновое богатство выше всего в облесенных и полуоблесенных местообитаниях, в северной степи – в полевых сообществах. Основу населения мелких млекопитающих исследуемых районов Предалтайской равнины, в среднем за все годы наблюдений, составили мышь-малютка, обыкновенная и узкочерепная полевки, полевая мышь и бурозубки: тундряная и обыкновенная. В обеих подзонах соотношение мыши-малютки и полевой мыши не меняется. Доля обыкновенной полевки и обыкновенной бурозубки выше в южной лесостепи, а узкочерепной полевки и тундряной бурозубки – в северной степи.

При классификации сообществ мелких млекопитающих выделено восемь типов населения: по два типа лесов и полей, и по одному – степей, лугов-выпасов, редко и часто заливаемых пойм, низинных болот, селитебных местообитаний и городских свалок.

Пространственную неоднородность населения мелких млекопитающих Предалтайской равнины определяют различия в составе лесообразующих пород, облесенности, увлажненности, заливании в половодье, заболоченности, зональности и антропогенном влиянии (распашке, застроенности, выпасе и рудеральности). Структуры населения мелких млекопитающих Предалтайской и Западно-Сибирской равнин в большей степени сходны, чем аналогичные схемы по горным провинциям Алтая. Основные отличия на Предалтайской равнине прослежены по заболоченности, заливанию в половодье и зональности, а в по сравнению с Западно-Сибирской равниной и в большем антропогенном влиянии.

Оценка связи факторов среды и неоднородности населения показывает, что наиболее значимы из них состав лесообразующих пород, антропогенное влияние, а в особен-

ности распашка, увлажненность, рельеф, заливание в половодье и зональность. Существенно меньше влияние облесенности, что отличает Предалтайскую равнину от Западно-Сибирской в целом и Центрального Алтая.

Автор благодарен заведующему лабораторией зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН Ю. С. Равкину за замечания и редактирование рукописи, за помощь в проведении расчетов И. Н. Богомоловой, а также вкладчикам банка данных лаборатории К. В. Граждану и К. В. Торопову за предоставленные материалы по Солтонскому р-ну Алтайского края.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алтайский край: Атлас. Москва; Барнаул: Гос. управл. геодезии и картографии СССР, 1978. Т. 1. 222 с.
- Вартапетов Л. Г., Панов В. В., Цыбулин С. М., Богомолова И. Н. Зонально-ландшафтное распределение насекомоядных млекопитающих (Insectivora, Mammalia) Верхнего Приобья // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 803–812 [Vartapetov L. G., Panov V. V., Tsybulin S. M., Bogomolova I. N. Zonal landscape distribution of insectivorous mammals (Insectivora, Mammalia) of the Upper Ob Region // Contemporary Problems of Ecology. 2008. N 5. P. 803–812].
- Вознийчук О. П., Богомолова И. Н., Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г., Долговых С. В. Пространственная неоднородность населения мелких млекопитающих Центрального Алтая // Сиб. экол. журн. 2002. № 5. С. 571–578 [Vozniichuk O. P., Bogomolova I. N., Livanov S. G., Vartapetov L. G., Dolgovykh S. V. Spatial non-uniformity of population of small mammals of the Central Altai // Contemporary Problems of Ecology. 2002. N 5. P. 571–578].
- Вознийчук О. П., Богомолова И. Н., Ливанов С. Г., Вартапетов Л. Г. Классификация мелких млекопитающих Центрального Алтая по сходству распределения // Сиб. экол. журн. 2006. № 4. С. 541–547 [Vozniichuk O. P., Bogomolova I. N., Livanov S. G., Vartapetov L. G. Classification of small mammals of the Central Altai according to the similarity of distribution // Contemporary Problems of Ecology. 2006. N 4. P. 541–547].
- Кузякин А. П. Зоогеография СССР // Учен. зап. Моск. пед. ин-та им. Крупской. 1962. Т. 109. С. 3–182.
- Кучин А. П. Флора и фауна Алтая. Горно-Алтайск, 2001. 264 с.
- Лукьянова И. В. Количественная характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука, 1980. С. 255–273.
- Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.; Л.: Наука, 1964. 238 с.
- Малков Ю. П. Пространственная структура и кадастровая характеристика населения мелких млекопитающих Северо-Восточного, Северного и Центрального Алтая: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 20 с.
- Малков Ю. П., Беликов В. И. Млекопитающие Республики Алтай и Алтайского края: учеб. пособие. Горно-Алтайск: Изд-во Г-АГУ, 1995. 194 с.
- Малков Ю. П., Малков Н. П. Пространственная структура населения мелких млекопитающих Северо-Восточного, Северного и Центрального Алтая // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: тез. докл. II Международ. науч. конф. Ховд, 1995. С. 103–105.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих каналов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и мед. зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.
- Наумов Р. Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М., 2012. 604 с.
- Попов В. А. Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР // Тр. об-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те. 1945. Т. 57, вып. 1–2. С. 185–198.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западно-Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 359 с.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 269 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Ермаков Л. Н., Панов В. В., Буйдалина Ф. Р., Добротворский А. К., Вартапетов Л. Г., Юдкин В. А., Торопов К. В., Лукьянова И. В., Покровская И. В., Жуков В. С., Цыбулин С. М., Фомин Б. Н., Стариков В. П., Шор Е. Л., Чернышова О. Н., Соловьев С. А., Чубыкина Н. Л., Ануфриев В. М., Бобков Ю. В., Ивлева Н. Г., Тертицкий Г. М. Пространственно-типологическая структура и организация населения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117, вып. 6. С. 738–755.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М., Панов В. В., Онищенко С. С., Ильяшенко В. Б., Вартапетов Л. Г., Бабина С. Г., Чеснокова С. В. Пространственно-типологическая неоднородность населения мелких млекопитающих Западной Сибири (равнинная и горная территории) // Сиб. экол. журн. 2009. № 3. С. 475–487 [Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Panov V. V., Onischenko S. S., Ilyashenko V. B., Vartapetov L. G., Babina S. G., Chesnokova S. V. Spatial-typological non-uniformity of the communities of small mammals of West Siberia (flat and mountainous territories) // Contemporary Problems of Ecology. 2009. N 3. P. 475–487].
- Трофимов В. А. Модели и методы качественного и факторного анализа матрицы связи // Проблемы ана-

- лиза дискретной информации. Новосибирск, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
- Тупикова Н. В., Хляп Л. А., Варшавский А. А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 480–494.
- Цыбулин С. М., Богомолова И. Н. Северный и Северо-Восточный Алтай // Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск: Наука, 1985. С. 188–197.
- Шадрин В. И. Анализ пространственных изменений населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Алтая // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 79–88.
- Швецов Ю. Г. Фауна и население млекопитающих на юге Алтайского края // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видовой разнообразия и генофонда: тез. докл. конф. Барнаул, 1999. С. 147–149.
- Jaccard P. Lois de distribution floraledanse la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69–130.

## Spatial-Typological Structure and Organization of the Population of Small Mammals of the Prealtai Plain

A. V. MAKAROV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: al\_micromammals@mail.ru*

Based on materials collected in 1963, 1998 and from 2009 to 2016, the subzonal changes in the population of the small mammals of the Prealtai plain are described, its classification and spatial-typological structure are given, the strength of the connection between nonuniformity of communities depending on environmental factors are estimated. The results of the analysis of the spatial inhomogeneity of the population of the West Siberian and Prealtai plains and mountain provinces of the Altai are compared.

**Key words:** small mammals, nonuniformity of communities, classification, structural graph, environmental factors.