

Экология. Экспериментальная генетика и физиология.
Труды Карельского научного центра РАН
Выпуск 11. Петрозаводск, 2007. С. 70-84.

ГИС-АНАЛИЗ ФАКТОРОВ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В МОЗАИЧНОМ ЛАНДШАФТЕ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

**А. В. КОРОСОВ¹, Ю. М. МАТРОСОВА¹, С. В. БУГМЫРИН²,
В. С. АНИКАНОВА², Л. А. БЕСПЯТОВА²**

¹Петрозаводский государственный университет

²Институт биологии Карельского научного центра РАН

На основании материалов 13-летних исследований на юге Карелии проведена оценка влияния 15 факторов среды на территориальное размещение рыжей полевки в мозаичном ландшафте, нарушенном многолетними рубками. В зависимости от фазы динамики численности и сезона учтенный набор факторов на 40–80% определяет уровень численности зверьков в разнообразных местообитаниях. Рыжая полевка привязана к лесам с преимущественным участием березы, где находит благоприятные кормовые и защитные условия. Скальные сосняки и переувлажненные депрессии рельефа полевки избегают. С помощью ГИС-технологии получены оценки численности рыжей полевки в разные годы и сезоны для всей изученной территории.

A. V. KOROSOV, Yu. M. MATROSOVA, S. V. BUGMYRIN, V. S. ANIKANOVA, L. A. BESPATOVA. THE ANALYSIS OF FACTORS AFFECTING TERRITORIAL DISTRIBUTION OF BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) IN MOSAIC LANDSCAPES OF SOUTHERN KARELIA

Based on the materials of thirteen-year investigations carried out in the south of the Republic of Karelia there have been estimated the effects of 15 environmental factors on the territorial distribution of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in mosaic landscape disturbed by many years' felling. Depending on the phase of population dynamics and season, included set of factors by 40-80% determines the number of bank vole in different habitats. The bank vole prefers forests with birch domination, where it is able to find favorable food and safety conditions. Rocky pine forests and wet relief depressions are avoided by bank voles. The number of bank vole in different years and seasons was estimated on the studied area using GIS-technology.

Территориальное размещение животных в целом соответствует размещению факторов среды, важных для поддержания их жизни и размножения. Известно, что в центре ареала рыжие полевки находят благоприятные для жизни условия в лиственных и смешанных лесах (Ивантер, 1975; Европейская ..., 1981). Судя по индексу верности биотопу (Курхинен и др., 2006), градация предпочитаемых местообитаний в Карелии такова: зарастающие вырубки (+0,49), спелые лиственные и смешанные леса (+0,18), граница леса и луга (0), ельники травяно-зеленомошные (–0,03), сосняки-зелено-

мошники (–0,11), мелколесье (–0,23), сосняки лишайниковые (–0,64). Стойкое сохранение биотопических предпочтений прослеживается на разных фазах динамики численности, хотя к концу сезона размножения отмечается выселение зверьков в менее благоприятные станции (Ивантер, 1975). К важным факторам распространения относится и кормовой: урожаи семян березы, хвойных и ягоды (Ивантер, 1976). Эту картину важно дополнить оценками роли других характеристик среды, включая орографические и фенологические. Необходимо рассмотреть вопрос о возможной смене предпочтений в разные

сезоны (места обитания на зимовке и во время летнего размножения) и на различных фазах динамики численности.

Исследовать вопросы территориальной динамики биосистем удобнее с помощью картографических методов, для которых имеются эффективные компьютерные средства — ГИС (Коросов, Коросов, 2006). Их главное достоинство заключается в возможности собирать информацию с любых точек электронных карт распространения факторов среды и оценок численности животных и в автоматическом режиме формировать базы данных, доступные для многомерных (регрессионного, факторного, компонентного) методов обработки. Результатом анализа такого рода может быть численное выражение зависимости животных от условий существования, которое позволяет (помимо теоретического интереса) экстраполировать расчетные значения численности на всю изучаемую территорию и получать оценки абсолютной численности вида, необходимые для зооценотических исследований (в первую очередь для исследования системы хозяин–паразит).

Цель работы состоит в определении роли отдельных компонентов среды в территориальном размещении населения рыжей полевки на разных фазах жизненного цикла.

Материалы и методы

Работы выполнялись в 1994–2007 гг. на территории площадью 9 км² (окрестности д. Гомсельга Кондопожского района Карелии, стационар КарНЦ РАН). Животных отлавливали давилками в разнообразных местообитаниях, обрабатывали по стандартной методике (Коросов, 1994). Размер одной линии ловушек обычно составлял 25 или 50 шт.; в августе 2002 и 2003 гг. отловы проводились в серию из 33 линий по 6 давилок. Всего было поставлено 276 линий, отработано 28218 давилко-суток (д-с), отловлено 727 особей рыжей полевки. Геоботанические описания факторов среды выполнялась в июле–августе 2002 и 2003 гг. в соответствии с общепринятыми методиками (Сулова, Егорова, 2001) в 223 точках территории. Кроме того, были составлены карты расположения сплошных снеговых полей разной мощности по итогам съемки изучаемого участка весной, 28.04 и 29.04.2004. На маршруте поля наносили на лист с распечаткой космического снимка, затем их контуры переводили в электронный формат. Для определения высоты местности на основе топографических карт масштабом 1:50000 строили электронные карты с выделами примерно равных высот между горизонталями с шагом 10 м (40–50...110–120 м); в базе данных

каждому выделу приписывали среднее значение (45, 55...115 м). Высоты точек местности считывались в автоматическом режиме в базу данных. На основе значений абсолютной высоты рассчитывался показатель «выпуклости рельефа» («возвышенность») — разность между высотой местности в некоторой точке и средней высотой четырех соседних с ней точек, отстоящих от нее на 100 м по четырем сторонам света. Вся полученная информация была привязана к топографическим картам и переведена в формат электронных тематических карт среды MapInfo (Коросов, Коросов, 2006). Всего было построено пять электронных слоев: карта основных топографических компонентов (озера, реки, дороги и пр.), карта локализации участков геоботанических описаний, карта высотных выделов, карта снеговых полей, карта расположения линий давилок. Кроме того, была использована и обновлена построенная ранее карта биотопических выделов, основанная на анализе топографической карты, аэрофотоснимка, космического снимка и хорошего знания местности (Коросов и др., 2003). Новая карта биотопов содержит 219 выделов, непосредственно примыкающих к каждой точке, где оценивались геоботанические характеристики. Карты биотопических выделов позволили распространить точечные описания на всю территорию каждого выдела, т.е. привязать к выделу численные показатели. В итоге все объекты всех электронных карт были снабжены частными базами данных, содержащими информацию об их свойствах. Важная техническая задача состояла в объединении частных картографических баз данных в общую таблицу, доступную для количественной обработки.

Формирование баз данных

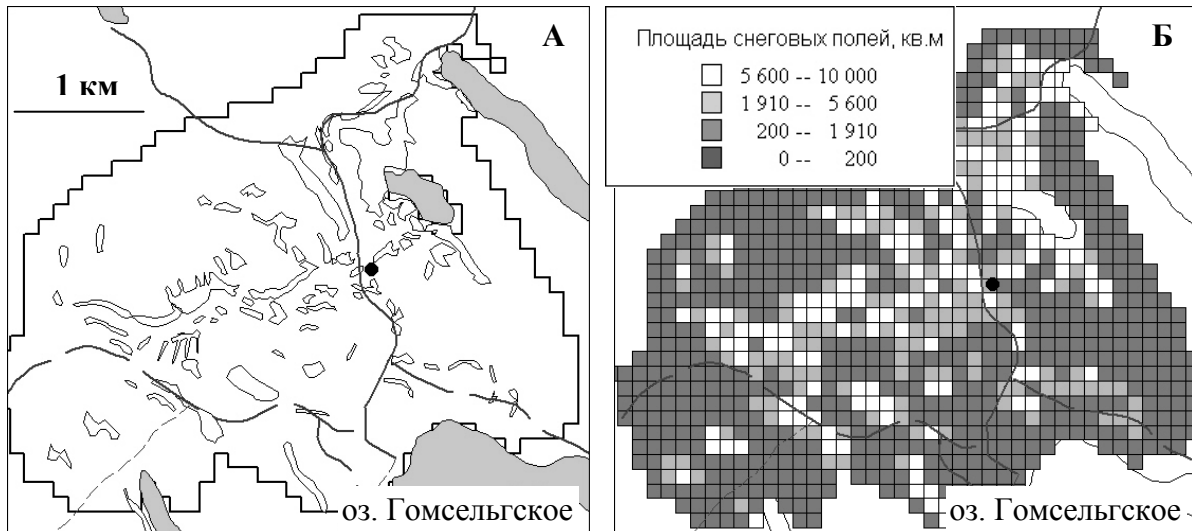
Объединение разнородной эколого-географической информации (обобщение нескольких слоев карт) выполнялось с помощью известного картографического приема — создания регулярной сети квадратных выделов с последующим присваиванием каждому такому выделу характеристик объектов, находящихся на других картах в том же месте.

Карта изучаемой территории была разбита на сеть из 904 ячеек размером 100*100 м (рис. 1). Выбранная нами площадь элементарной ячейки (1 га) примерно равна площади индивидуального участка рыжих полевок (Никитина, 1980), т.е. представляет собой единицу территории, где зверек кормится, которую хорошо знает и может выбрать в качестве участка обитания или уйти с нее. По этой причине дробление территории на более мелкие ячейки не имеет смысла, а при их укрупнении произойдет

исключение с карт небольших местообитаний, площадь которых хотя и достаточна для обитания здесь животных, но целиком поглощается ячейкой. Таковы, например, перелески (лиственное мелколесье на лугах), где наблюдается скопление рыжей полевки, но которые не будут представлены на крупноячейковых картограммах. Этим приемом все карты, имеющие плавные контуры биотопических выделов, рои точек описаний или линии давилок, были превращены в генерализованную растровую (ячейковую) карту, в определенном смысле огрубляющую исходную информацию (рис. 1), но дающую возможность организовать регулярный сбор информации со всех подготовленных карт.

В каждую из ячеек картограммы методами ГИС считывались значения характеристик объектов других карт, над которыми эти ячейки находились. Каждой ячейке была приписана строчка данных, состоящая из 14 следующих

переменных: доля сосны в составе древостоя (в таблицах обозначается как *S*, Сосна, %), доля ели (*E*, Ель, %), доля березы (*B*, Береза, %) доля осины (*Os*, Осина, %), доля ольхи (*OI*, Ольха, %), доля ивы (*Iv*, Ива, %), средний возраст древостоя (*Age*, Возраст, лет), сомкнутость крон (*Den*, Сомкнутость, %), средняя высота древостоя (*Hd*, Высота деревьев, м), общее проективное покрытие травяно-кус-тарничкового яруса (*PPg*, Покрытие травой, %), общее проективное покрытие мохово-лишай-никового яруса (*PPm*, Покрытие мхом, %), площадь полей снега на участке 1 га (*Snow*, Снег, кв. м), высота над уровнем моря (*Hum*, Высоты, м), локальные возвышенности рельефа (*Top*, Возвышенности, м). Так была сформирована исходная матрица переменных среды размером 14 столбцов ($j = 1, 2, \dots, m$) на 905 строк ($i = 1, 2, \dots, n$). Эта таблица использовалась для анализа взаимной зависимости факторов.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
1	Descrij	N	S	E	B	O	OI	Iv	Age	Den	Hd	PPg	PPm	Hum	Top	Ssnow
2	C31	0.7	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	95	3.3	0
3	C31	2	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	95	3.3	0
4	C32	0.7	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	85	-4	0
5	C32	2	0	10	10	60	20	0	30	85	7	70	5	85	-4	0
6	D31	0.7	0	0	70	0	0	30	20	65	4	60	3	85	-5	0
7	D31	2	0	0	70	0	0	30	20	65	4	60	3	85	-5	0
8	F21	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-3	508
9	F22	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-3	66.3
10	F23	4.5	0	0	0	0	0	0	4	50	4	50	5	85	-2	3138
11	F25	27	10	10	80	0	0	0	2	50	16	50	5	95	5.6	0

В

Рис. 1. Превращение векторной карты расположения сплошных полей снега (А) в картограмму показателя «площадь снеговых полей на площадках 10000 кв. м» (Б) и фрагмент соответствующей базы данных по отловам осенью в годы пика (В)

Сбор информации по отловам животных осуществлялся следующим образом. Для каждой из 276 работавших линий давилок были рассчитаны характеристики численности рыжей полевки (N , число экз./ 100 д-с). Эти данные объединялись (но не усреднялись) в шесть отдельных таблиц, в которых были сгруппированы отловы, соответствующие двум сезонам (весна и осень) и трем фазам динамики численности: депрессия (1996, 2000, 2004 гг.), рост (1995, 1997, 1998, 2001, 2002 гг.), пик (1999, 2003, 2007 гг.); весна–депрессия, осень–депрессия ... осень–пик. Затем эти значения численности приписывались тем ячейкам картограммы, которые они пересекали. Линия из 25 давилок имеет длину около 125 м и пересекает 2-3 ячейки, линия из 50 (250 м) — 3-4 ячейки. В разные годы и сезоны использовалось различное число линий, поэтому число ячеек, содержащих оценки численности для разных групп «сезон–фаза», было различным в разные периоды учета. Например, весной на фазе депрессии популяции отловы велись в 24 линии, полученные оценки численности были переданы в 65 ячеек картограммы (минимальные объемы отловов); отлов осенью на фазе роста вели в 62 линии, полученные оценки были приписаны 139 ячейкам картограммы. Так формировались таблицы с данными для расчетов зависимости численности от факторов среды: они содержали по 15 полей (14 факторов плюс численность) и разное число строк (соответствующих ячейкам картограммы).

Для обработки материалов применили метод главных компонент, факторный анализ, многофакторный дисперсионный анализ и множественную регрессию (Лоули, Максвелл, 1967; Коросов, 1996; Коросов, Горбач, 2007); расчеты выполняли в среде пакетов MapInfo, Excel, StatGraphics.

Результаты и обсуждение

В статистическом плане изучение зависимости комплекса характеристик биоты от комплекса переменных среды обитания является типичной задачей для метода канонических корреляций (Джефферс, 1981). Однако стандартные пакеты (StatGraphics, Statistica) при построении исходной матрицы данных для этого анализа ограничивают величину выборки, ориентируясь на переменную с минимальным набором значений. В нашем случае объемы учета животных в некоторые годы были невелики и полученная объединенная матрица оказалась неоправданно небольшой и малоинформативной. По этой причине был выполнен детальный поэтапный ана-

лиз переменных среды, численности животных и их корреляций.

Соотношения биотопических характеристик

Мозаичный ландшафт района исследований, сформированный за длительную историю сельскохозяйственного освоения территории, предоставляет мелким млекопитающим широкий спектр условий существования (табл. 1) в биотопах самого разного качества: от лугов, болот и голых вырубков до спелых сосняков и ельников (табл. 2). Перед анализом зависимости населения животных от изученных факторов важно разобраться со структурой взаимозависимостей самих факторов и выделить ведущие направления их сопряженной изменчивости. Первое впечатление складывается при анализе матрицы коэффициентов парной корреляции (табл. 3). Из-за большого объема выборки значимыми оказываются корреляции на уровне $r = 0,1$, но наш опыт говорит о том, что содержательную экологическую интерпретацию могут иметь коэффициенты не ниже уровня $r \approx 0,3$. Наиболее тесные зависимости ($r > 0,5$) наблюдаются между возрастом (Age), высотой древостоя (Hd) и сомкнутостью крон (Den), а также между долей сосны (S), возрастом насаждений (Age) и проективным покрытием мхов (PPm). Первое направление сильной сопряженной изменчивости выражает факт присутствия на территории разновозрастных лесонасаждений, второе противопоставляет спелые сосняки-зеленомошники вторичным лесам, появившимся после вырубки. Менее сильное, но аналогичное направление отделяет спелые ельники-зеленомошники (E, Hd, PPm) от вторичных лесов и открытых стадий, старые березняки (B, Den) и осинники (Os, Den) от молодняков. В отдельную группу выделились особенности рельефа (Hum, Top) — высокие и «выпуклые» компоненты местности противопоставляются низинным ($r_{Hum, Top} = 0,46$). Все эти тенденции вполне очевидны, и обращает на себя внимание лишь относительно невысокий уровень корреляции между факторами. Причина, видимо, состоит в том, что структура растительных ассоциаций окрестностей Гомсельги не соответствует естественной, коренные леса сильно трансформированы рубками. Спелые сосняки сохранились лишь на труднодоступных гребнях скальных выходов и на озах, заболоченные и пока еще не вырубленные ельники — на удалении от дорог, а остальная территория покрыта фитоценозами разных стадий сукцессии почти независимо от типа почв, степени ее дренированности и богатства. Все это смазывает карти-

ну территориальных корреляций между биотопическими факторами.

Таблица 1. Статистическое описание (средняя, стандартное отклонение, пределы, $n = 904$) факторов среды на всех ячейках картограммы

	Сосна	Ель	Береза	Осина	Ольха	Ива	Возраст	Сомкнутость	Высота деревьев	Покрываемость травой	Покрываемость мхами	Высота местности	Выпуклость	Снег
M	13,3	5,5	36,3	19,4	2,0	2,7	28,3	42,5	13,0	62,1	23,4	78,5	-0,2	910
<i>S</i>	27,2	17,6	31,5	24,8	9,2	7,9	22,1	26,2	9,4	21,8	28,3	14,5	4,4	1891
<i>Min</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	55	-13	0
<i>Max</i>	100	100	100	100	100	30	100	85	35	100	95	115	16	10000

Таблица 2. Площадь биотопов на изученной территории

Биотоп	Площадь, км ²	%
Луг	1,2	13
Перелесок	0,6	7
Вырубка свежая	0,05	1
Вырубка молодая	0,4	4
Молодняк	2,0	22
Лиственный лес	2,2	24
Смешанный лес	1,5	17
Сосняк	0,6	7
Ельник	0,3	3
Болото	0,2	2
<i>Всего</i>	9,0	100

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между значениями факторов среды ($n = 904$), приписанных ячейкам картограммы (обозначения факторов см. выше)

S	-0,02	-0,27	-0,24	-0,11	-0,17	0,53	0,08	0,27	-0,04	0,52	0,00	0,15	0,04
E		-0,22	-0,10	-0,06	-0,11	0,29	0,25	<u>0,30</u>	-0,06	<u>0,36</u>	0,03	0,02	-0,01
B			0,04	-0,04	<u>0,39</u>	0,04	<u>0,32</u>	0,19	-0,26	-0,21	0,23	-0,06	0,05
Os				0,04	-0,24	0,20	<u>0,36</u>	0,32	-0,24	-0,09	0,04	-0,06	0,07
OI					-0,07	-0,04	-0,02	0,04	-0,22	-0,11	0,00	0,04	0,04
Iv						-0,20	-0,04	<u>-0,35</u>	0,05	-0,21	0,22	0,00	-0,02
Age							<u>0,48</u>	0,74	-0,22	<u>0,39</u>	-0,06	0,08	0,15
Den								0,50	<u>-0,32</u>	0,21	0,13	-0,01	0,11
Hd									-0,40	0,17	-0,08	0,00	0,10
PPg										-0,11	-0,05	0,00	-0,03
PPm											-0,01	0,11	-0,01
Hum												<u>0,46</u>	-0,13
Top													-0,07
Snow													

С целью контрастирования структуры взаимосвязей характеристик среды выполнены компонентный и факторных анализы. Оба этих метода «расслаивают» матрицу корреляций между переменными в форму набора факторных нагрузок, в обобщенном виде выражают сопряженную изменчивость исходных переменных. Отдельному направлению изменчивости соответствует один вектор факторных нагрузок. Сильно коррелирующие переменные обретают в векторе большие значения нагрузок ($u > 0,7$). Различие между методами состоит в том, что компоненты не коррелируют, т.е. векторы нагрузок выражают строго независимые направления изменчивости переменных. Поскольку в факторном анализе выполняется поворот осей главных компонент с условием максимизации больших нагрузок и обнуления небольших (в стремлении максимально контрастировать группы зависимых переменных), полученные факторы могут коррелировать друг с другом. В этом случае факторные нагрузки выражают более «естественные» группы переменных среды, но зачастую взаимозависимых. (Заметим, что факторные нагрузки используются как коэффициенты в формулах расчета значений главных компонент и факторов для каждого изученного объекта, это «новые, обобщенные характеристики» объектов.)

Используемые методы несколько по-разному представили структуру корреляций между переменными среды изучаемой территории (табл. 4). Первая компонента и первый фактор представлены общей группой наиболее тесно взаимосвязанных признаков: Возраст ($u = 1,00$ и $u = 0,85$), Сомкнутость (0,77 и 0,96), Высота деревьев (0,98 и 1,00). С меньшими положительными нагрузками к ним примыкают доля осины в древостое (Осина, 0,38 и 0,74), Доля сосны в древостое, Покрытие мхами, а с отрицательными — Покрытие травой (−0,53 и −0,62) и Доля ивы (Ива, −0,46 и −0,62). Эта компонента и фактор отчетливо противопоставляют все облесенные территории открытым, т.е. явно выявляют сукцессионный ряд фитоценозов. Если значения первой компоненты или фактора нанести на карту, мы получим картограмму стадий сукцессии или степени «облесенности» территории (рис. 2). На карте хорошо проявляются луга (белая заливка ячеек), старые ельники и сосняки на севере и северо-западе площадки (интенсивная серая заливка), разновозрастные зарастающие вырубки и лиственных леса (градации серого). Остальные компоненты и факторы не совпадают.

Вторая по мощности (15% от общей дисперсии) главная компонента учитывает отсутствие березы (−1,00), осины (−0,60), ольхи (−0,24), ивы (−0,46), низкую сомкнутость (−0,55), наличие сосны (0,72), ели (0,30), травы (0,57) и мхов (0,65) (табл. 4). Такую компоненту можно понять как «не лиственные, не березовые фитоценозы». Если на картограмме более интенсивным тоном отображать минимальные значения компонент, то получится обратная картина, а именно — распространение «березовых лесов» (рис. 3, А); луга, сосняки и ельники получают белую заливку, чистые березовые леса — темно серую. Факторный анализ поворачивает вторую компоненту в сторону максимизации роли сосны (1,00), покрытия мхами (0,74) и возраста древостоя (0,61) (табл. 4, графа Фактор, 2), поэтому второй фактор представляет собой «сосняки». Сопоставляя картограммы второго фактора (рис. 3, В) с картограммой доли сосны в древостое (рис. 3, Г), можно увидеть их сильное сходство. Прочие компоненты и факторы выявляют сходные явления, но не совпадают по номерам.

Третья компонента может быть названа «депрессии рельефа», или «понижения», поскольку переменные «высота местности» и «выпуклость рельефа» имеют в ней большие отрицательные факторные нагрузки (−1,00 и −0,88) (табл. 4). Эту же пару, но с положительными нагрузками («холмы») выявляет четвертый фактор (1,00 и 1,00); картограммы этих компоненты и фактора четко вписываются в изолинии горизонталей.

Четвертая компонента описывает невысокий вклад в общую изменчивость комплекса признаков (9% от дисперсии) (табл. 4). В ней противопоставляются заросли ольхи (1,00) и осины (0,68) на локальных возвышениях (0,90), но без ивы (−0,88) и березы (−0,68). Эти фитоценозы ассоциируются с перелесками на лугах и на молодых вырубках в северной части района, на склонах северной экспозиции. Аналогичную, но инвертированную и более контрастную структуру имеет третий фактор, который может быть назван «березово-ивовое мелколесье», в большей мере выраженное на молодых вырубках в юго-восточной части района.

Пятая компонента из-за диспропорции нагрузок между долей сосны и долей ели в древостое (0,73 и −1,00) можно назвать «сосняки без ели и со снегом» (0,64). Пятый фактор выражает обратную корреляцию: это — «ельники без снега» (нагрузка для ели 1,00, для снега −0,45) (табл. 4).

Таблица 4. Факторные нагрузки значимых ($S^2 > 1$) компонент и факторов, полученных при обработке матрицы 15 переменных среды для 904 ячеек картограммы (нормированы на максимальное значение в данном векторе) и коэффициенты корреляции между факторами

	Компоненты						Факторы					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Сосна	0,57	0,72	-0,34	-0,25	0,73	0,17	0,11	1,00	-0,17	0,10	-0,19	-0,07
Ель	0,49	0,30	-0,12	-0,11	-1,00	-0,71	0,27	0,17	-0,08	-0,08	1,00	0,00
Береза	0,03	-1,00	-0,32	<u>-0,68</u>	0,18	-0,05	0,47	-0,27	0,90	0,07	-0,24	0,04
Осина	0,38	<u>-0,60</u>	0,44	<u>0,68</u>	-0,27	0,77	0,74	-0,53	-0,48	0,10	-0,24	-0,06
Ольха	0,00	-0,24	0,22	1,00	0,55	-1,00	-0,08	-0,09	-0,13	0,03	-0,06	1,00
Ива	-0,46	-0,44	-0,58	-0,88	0,09	-0,34	-0,26	-0,09	1,00	0,10	-0,01	-0,08
Возраст	1,00	0,08	-0,07	-0,27	0,20	0,15	0,85	<u>0,61</u>	-0,12	-0,04	0,03	-0,03
Сомкнутость	0,77	-0,55	-0,13	-0,26	-0,28	0,08	0,96	0,03	0,21	0,06	0,16	-0,03
Высота	0,98	-0,27	0,17	0,01	0,00	0,04	1,00	0,25	-0,18	-0,11	0,07	0,14
Покрывтие травой	-0,53	0,57	-0,02	-0,30	-0,26	<u>0,64</u>	<u>-0,62</u>	-0,01	-0,17	-0,02	-0,03	<u>-0,63</u>
Покрывтие мхами	<u>0,62</u>	<u>0,65</u>	-0,31	-0,19	-0,07	-0,25	0,20	0,74	-0,17	0,06	0,42	-0,06
Высота места	-0,03	-0,35	-1,00	0,55	-0,13	0,21	0,09	-0,08	0,32	1,00	0,06	-0,02
Выпуклость	0,09	0,12	-0,88	0,90	0,18	0,27	-0,04	0,23	-0,11	1,00	-0,04	0,07
Снег	0,19	-0,12	0,31	-0,45	<u>0,64</u>	0,12	0,22	0,21	0,09	-0,38	-0,45	0,07
Дисперсия, %	22	15	12	9	8	7	28	16	10	8	6	5

Матрица корреляций					
Ф1	0,39	-0,16	-0,01	0,23	0,30
Ф2		-0,42	0,03	0,45	-0,08
Ф3			0,23	-0,27	-0,04
Ф4				0,07	0,03
Ф5					-0,09
Ф6					

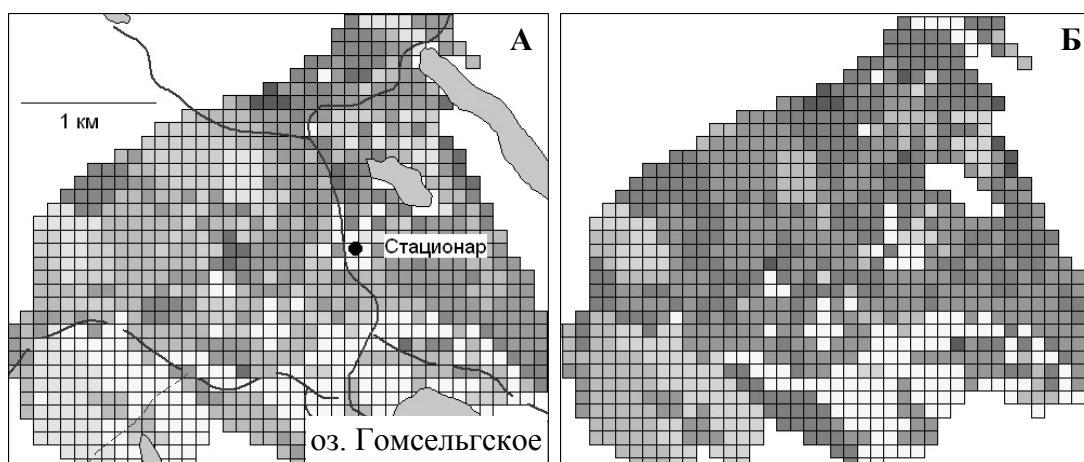


Рис. 2. Картограммы значений первой главной компоненты (А) и первого фактора (Б); более интенсивной заливкой выражена большая степень «облесенности» территории

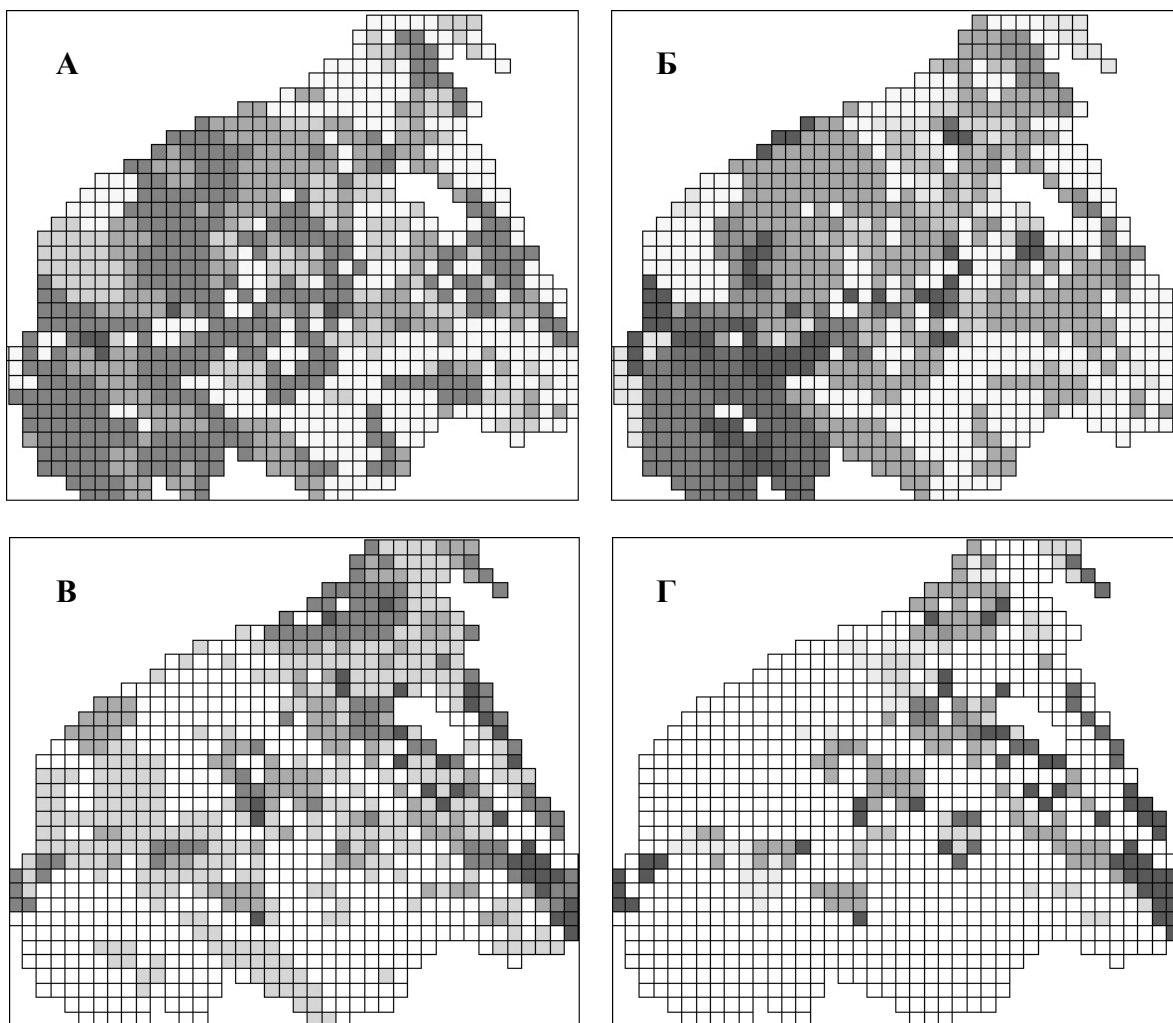


Рис. 3. Картограммы отрицательных значений второй главной компоненты, выражающей распространение «лиственных, преимущественно березовых лесов» (А), переменной «Доля березы в древостое, %» (Б), третьего фактора «Сосняки» (В) и переменной «Доля сосны в древостое, %» (Г)

При сравнении этих двух методов создается впечатление, что результаты факторного анализа имеют более конкретный характер: если ориентироваться на немногие значимые факторные нагрузки, то интерпретировать (назвать) фактор легче, чем компоненту. Однако упрощение таблицы факторных нагрузок не приводит к более транспарантному отображению корреляционной структуры взаимоотношений изучаемых переменных. Преобразование компонент в факторы связано с «перекачиванием» корреляционной изменчивости из одного фактора в другой, при этом происходит параллельное изменение факторных нагрузок в разных факторах. Например, участие «Доли сосны в древостое» в первой и второй компоненте оценивается значениями 0,57 и 0,72 (табл. 4, компоненты 1 и 2). Факторный анализ усилил это различие в разных факторах до уровня 0,11 и 1,00 (табл. 4, факторы 1 и 2); то же произошло с весами других переменных. Из-за этого взаимодействия

между исходно разными направлениями изменчивости (учтенными компонентами) «повернутые» факторы стали коррелировать между собой ($r_{\phi 1.2} = 0,39$). На наш взгляд, интерпретировать взаимозависимые факторы существенно сложнее, нежели независимые компоненты, и в дальнейшем изложении мы будем ориентироваться на результаты компонентного анализа.

Связь полевков с переменными среды

Практика показывает, что попытки проанализировать биотопические приоритеты мелких млекопитающих безотносительно от популяционной динамики оказываются несостоятельными (Проскурина, Кривошеева, 1989): численность этих эфемерных видов в значительной степени определяется этапом репродуктивного цикла (сезоном года и фазой популяционной динамики) и непосредственно не пропорциональна выраженности факторов среды. Другое дело, если

анализируются учеты в один сезон и на одной фазе динамики численности, т.е. при соблюдении «равенства прочих условий». Тогда текущий уровень численности животных в том или ином биотопе правомочно рассматривать как характеристику степени удовлетворения их биологических потребностей в данном местообитании. В это случае открывается возможность исследовать основные факторы территориального перераспределения особей и по локальным характеристикам численности животных восстановить общую картину их пространственного размещения на более обширной территории (Коросов, Фомичев, 1999).

Многолетние данные по отловам рыжей полевки были объединены в шесть блоков, соответствующих разным фазам популяционного цикла и сезонам года. При общей численности 4.3 экз. / 100 д-с диапазон варьирования значений в разных линиях составил 0–37,1, а по средним оценкам в разные периоды — 0,4–11,1 (табл. 5), т.е. говорить о выравнивании обилия полевки во времени и в пространстве не приходится. Региональные механизмы временной динамики численности полевки изучены ранее (Коросов, Зорина, 2007). Общий характер биотопического размещения животных также установлен (Коросов и др., 2003). Задача дальнейшего изложения состоит в том, чтобы объяснить причины варьирования численности вида по территории.

Самое общее представление о приоритетах рыжей полевки дает матрица корреляций между численностью зверьков в отдельные периоды с одной стороны и расчетными главными компонентами и факторами среды с другой (табл. 6). Во-первых, отчетливо видно, что численность регулярно имеет значимую положительную корреляцию с первыми компонентой и фактором, которые выражают «облесенность» территории. Во-вторых, многочисленные значимые коэффициенты корреляции численности со второй ком-

понентой выявляют отрицательное отношение полевки к фитоценозам без участия березы, причем в основном осенью. Третий эффект связан с тем, что весной полевки явно избегают локальные возвышения (значимые положительные корреляции с компонентой «понижения» и отрицательные — с фактором «холмы»). Результаты анализа говорят о том, что почти всегда рыжая полевка приурочена к лесным массивам, в которых береза занимает ведущее место. Исключение составляет окончание периода плавного популяционного роста (осенью, $r = -0,02$) и начала вспышки численности (весной, $r = 0,06$), когда осенью многочисленные зверьки расселяются по разнообразным местообитаниям, где успешно переживают зиму и начинают повсеместно размножаться (Ивантер, 1975). Отрицательное отношение к локальным возвышенностям связано, видимо, с тем, что на них по разным причинам сохраняются зеленомошные сосняки — местообитания, далеко не самые благоприятные для рыжей полевки.

Некоторую дополнительную расшифровку связей полевки с главными компонентами среды дает матрица корреляций между численностью животных и конкретными характеристиками местообитаний (табл. 7). Например, помимо положительного влияния березы выявляется постоянная (хотя и небольшая) отрицательная роль ивы, приуроченной в основном к переувлажненным местностям (болотам и заболоченным вырубкам), которые полевка избегает. Столь же отчетливо проявляется круглогодичное отрицательное отношение полевки к биотопам с мощным травяным покровом (луга, недавние вырубки, болота). Можно также заметить, что осенью в годы популяционной депрессии отловы проводились всего в 6 линиях, что определило не вполне репрезентативный набор изученных биотопов для этого периода времени и появление нехарактерных корреляций.

Таблица 5. Статистическое описание отловов рыжей полевки в линии (невзвешенная средняя, стандартное отклонение, медиана, пределы)

Параметры	Сезон и фаза динамики численности						В целом
	весна, крах	осень, крах	весна, рост	осень, рост	весна, пик	осень, пик	
M	0.4	0.8	1.2	5.4	2.7	11.1	4.3
<i>S</i>	0.0	0.7	0.7	4.0	1.3	8.6	6.1
<i>Me</i>	0.8	0.9	1.3	5.9	3.3	8.9	2.0
<i>Min</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Max</i>	3.2	2.7	4.7	27.3	13.0	37.1	37.1
Число линий	23	8	40	61	42	50	276
Число д-с	4100	1300	7499	5640	5876	3803	28218

С целью оценки силы выявленных связей провели дисперсионный анализ многомерных комплексов данных (табл. 8). Поскольку число факторов было большим, а объемы выборок ограниченными, дисперсионный комплекс никогда не был полномерным, т.е. некоторые сочетания градаций изученных факторов оказались не заполненными данными. В силу этого удалось отследить сочетания не всех факторов. Тем не менее многие характеристики среды получили оценки своего влияния на рыжую полевку. В от-

дельные периоды популяционного цикла учтенные факторы объясняли до 79% изменчивости оценок видового обилия (обычно 40–60). Наибольшим эффектом обладает участие березы в древостое, в среднем 31%; это участие положительно, о чем говорит знак перед рассмотренными выше коэффициентами корреляции. Наибольшее отрицательное влияние имеет травостой (в среднем 26%); довольно большой оказалась (негативная) роль сосны (15%), а также высоты местности (12%).

Таблица 6. Коэффициенты корреляции между численностью рыжей полевки в соответствующий сезон (весна, осень) и на определенной фазе популяционной динамики (крах, рост, пик) с главными компонентами (ГК) и факторами (Ф) условий существования (**петитом** выделены корреляции, значимые при $p = 0,05$, подчеркнуты – при $p = 0,1$)

Условное название	Крах		Рост		Пик		В целом		
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	осень
ГК1 облесенность	<u>0,22</u>	<u>0,21</u>	0,18	-0,02	0,06	0,21	0,15	0,13	0,14
ГК2 без березы	-0,08	-0,19	0,09	-0,26	-0,18	-0,19	-0,06	-0,21	-0,13
ГК3 понижения	0,25	0,01	0,00	-0,02	0,18	0,01	0,14	0,00	0,07
ГК4 мелколесье	<u>-0,15</u>	-0,03	-0,04	0,03	0,00	-0,03	-0,07	-0,01	-0,04
ГК5 сосна без ели	-0,02	0,00	<u>0,14</u>	<u>0,12</u>	-0,06	0,00	0,02	0,04	0,03
Ф1 облесенность	0,26	<u>0,26</u>	<u>0,13</u>	0,06	<u>0,14</u>	0,26	0,18	0,19	0,19
Ф2 березовые леса	0,06	0,05	0,20	<u>-0,12</u>	<u>-0,12</u>	0,05	0,04	-0,01	0,02
Ф3 мелколесье	-0,08	0,04	-0,08	0,18	-0,01	0,04	-0,05	0,09	0,02
Ф4 холмы	-0,27	-0,02	-0,05	0,04	<u>-0,12</u>	-0,02	-0,15	0,00	-0,07
Ф5 ельники	0,03	0,07	0,03	-0,16	-0,03	0,07	0,01	-0,01	0,00

Таблица 7. Коэффициенты корреляции между численностью рыжей полевки в соответствующий сезон (весна, осень) и на определенной фазе популяционной динамики (крах, рост, пик) с характеристиками условий существования (**петитом** выделены корреляции, значимые при $p = 0,05$)

Переменная среды	Крах		Рост		Пик		В целом		
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	все данные
Сосна	-0,05	-0,42	0,22	-0,09	-0,12	0,06	-0,03	0,03	-0,02
Ель	0,08	0,12	0,00	-0,07	0,00	0,03	0,02	-0,03	-0,05
Береза	0,16	-0,03	0,14	0,26	0,16	0,25	0,07	0,23	0,22
Осина	0,17	0,37	-0,06	-0,04	0,17	-0,05	0,11	-0,08	-0,02
Ольха	0,07	0,64	0,08	0,10	0,01	-0,11	0,08	-0,02	-0,02
Ива	-0,13	0,26	-0,14	-0,15	-0,06	-0,20	-0,09	-0,16	-0,12
Возраст	0,17	-0,31	0,20	-0,03	0,11	0,00	0,08	-0,01	-0,02
Сомкнутость	0,17	0,45	-0,10	0,00	0,06	0,03	0,02	0,01	0,02
Высота деревьев	0,27	-0,40	0,11	0,23	0,15	0,40	0,12	0,31	0,22
Покрытие травой	0,02	-0,05	-0,28	-0,18	-0,11	-0,42	-0,12	-0,30	-0,29
Покрытие мхами	0,11	-0,32	0,15	-0,17	-0,17	0,02	-0,05	-0,07	-0,13
Высоты	-0,26	0,36	-0,17	0,13	-0,17	0,04	-0,12	0,09	0,03
Возвышенность	-0,18	-0,23	0,00	-0,06	-0,10	-0,06	-0,06	-0,05	-0,07
Снег	0,13	-0,28	-0,08	0,06	-0,08	-0,07	-0,02	0,06	-0,01
Число д-с	4100	1300	7499	5640	5876	3803	17475	10743	28218

Таблица 8. Оценки силы влияния (%) значимых ($p = 0,05$) переменных среды на численность рыжей полевки (доля объясненной дисперсии, %), полученные методом многофакторного дисперсионного анализа

Переменная среды	Крах		Рост		Пик		В среднем	В целом		
	весна	осень	весна	осень	весна	осень		весна	осень	все данные
Сосна			15	14			15	9	13	5
Береза	25	66	41	14	16	22	31	10	12	9
Ольха							4	4		1
Ива			9			11	10	3		3
Возраст							10			10
Покрытие травой	34			25		20	26	16	16	7
Высоты	19			7		10	12			2
<i>Всего</i>	79	66	65	60	16	64	58	42	41	37

Выяснив общую структуру зависимостей рыжей полевки от характеристик среды, следует определиться с тем, в какой мере изученные переменные детерминируют численность вида в целом. С этой целью был проведен множественный регрессионный анализ (табл. 9). Судя по регулярности значимого проявления факторов в разных схемах расчета, можно оценить направление влияния отдельных характеристик среды. Как и в предыдущих расчетах, здесь лидирует негативное влияние травостоя, локальных возвышенностей, зарослей ивы, выявляется поло-

жительное влияние высоты местности, доля березы в древостое и высоты деревьев. Регрессионный анализ почти повторил результаты дисперсионного анализа. Небольшие наборы по 4–7 факторов среды оказались достаточными, чтобы их влиянием объяснить от 32 до 78% (в среднем 58%) изменчивости оценок численности (R^2 для $a_0 = 0$, табл. 9).

Наглядное представление о степени соответствия реальных и расчетных значений численности дает диаграмма на рис. 4.

Таблица 9. Значимые ($p = 0,05$) коэффициенты множественной регрессии в уравнениях (константа $a_0 = 0$) связи между численностью рыжей полевки и характеристиками условий существования

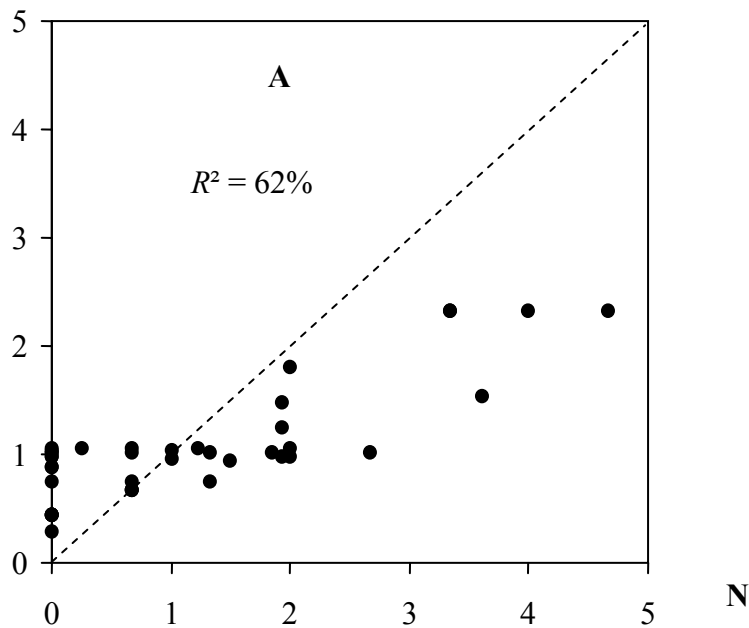
Переменная среды	Крах		Рост		Пик		Все данные	Макс. число коэффициентов с одним знаком
	весна	осень	весна	осень	весна	осень		
Сосна				-0,08				1 (-)
Ель				-0,08				1 (-)
Береза			0,02		0,02		0,03	3 (+)
Осина			0,01	-0,06	0,02			2 (+)
Ольха		0,08						1 (+)
Ива			-0,05	-0,17			-0,10	3 (-)
Возраст			0,02			-0,07	-0,05	2 (-)
Сомкнутость			-0,02			-0,12	-0,05	3 (-)
Высота деревьев	0,03		-0,07	0,24		0,64	0,24	3 (+)
Покрытие травой		-0,03	-0,02	-0,04	0,02	-0,13	-0,08	5 (-)
Покрытие мхами			0,02	0,09				2 (+)
Высоты		0,03	0,03			0,21	0,11	4 (+)
Возвышенность	-0,04	-0,07	-0,07			-0,34	-0,18	5 (-)
Снег								0
$R^2 (a_0 = 0), \%$	32	78	62	57	42	78	45	
$R^2 (a_0 \neq 0), \%$	26	68	67	12	9	41	36	

Здесь представлено сравнение «отловов» из ячеек картограммы, содержащих значения расчетной численности, с результатами реальных отловов, выполненных в природе на тех же местах (рис. 5). Положение точек (рис. 4), далекое от идеальной прямой пропорции, указывает на две причины неполного соответствия расчетной и реальной оценок. Это, во-первых, естествен-

ный стохастический шум, размывающий линейную зависимость в эллипс рассеяния, во-вторых, неточный прогноз высоких значений численности.

Например, предсказанные моделью значения для весны (рис. 5,А) не превышают уровня 2,4 экз./100 д-с, хотя натурные оценки доходили до 5 экз./100 д-с.

N, расчет



N, расчет

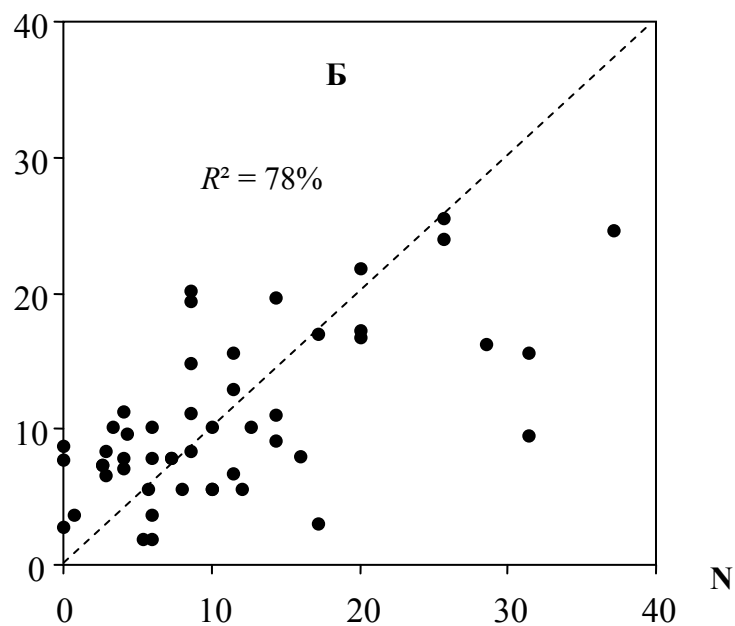


Рис. 4. Соотношение между расчетными и реальными значениями численности рыжей полевки на фазе популяционного роста весной (А) и на фазе пика осенью (Б) (пунктиром отмечена прямая пропорция)

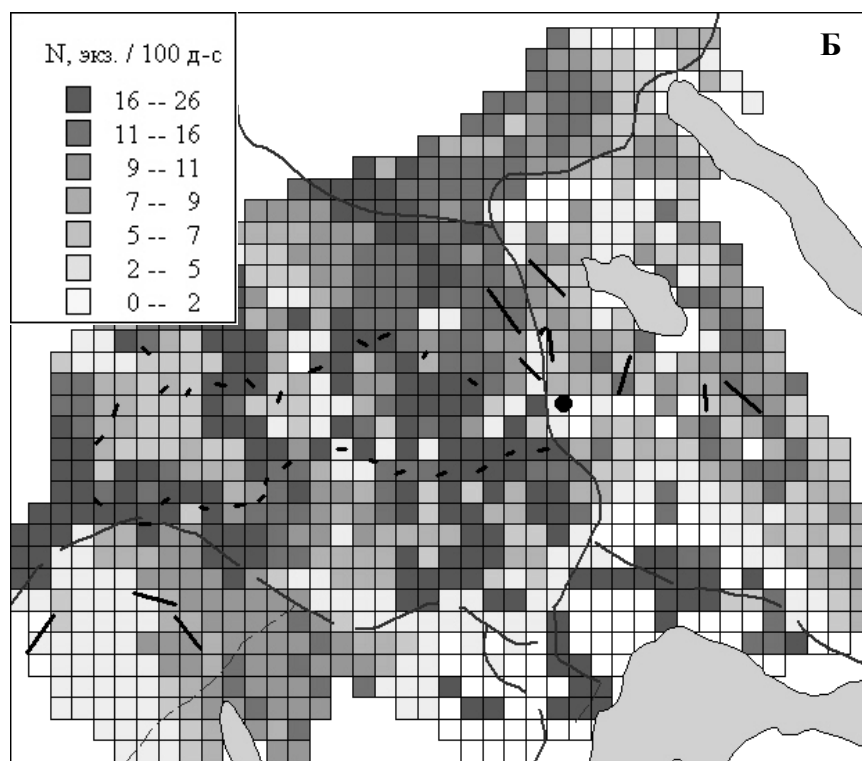
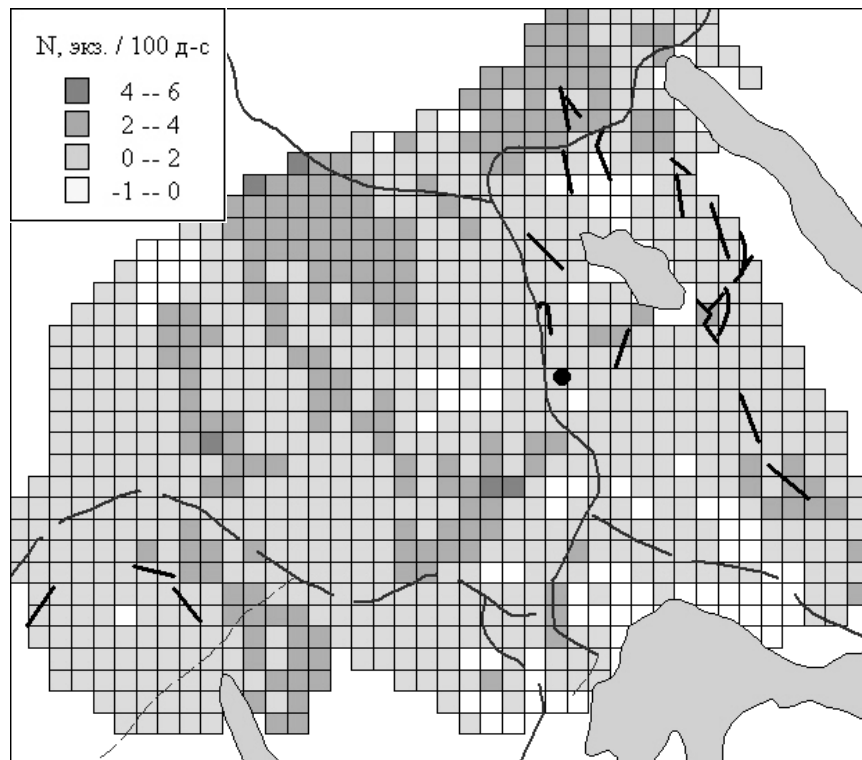


Рис. 5. Картограмма расчетной численности рыжей полевки весной на фазе популяционного роста (А) и осенью при пике численности (Б).

Линиями отмечены места расположения давилок

Здесь напрашивается предположение о криволинейном характере изучаемых зависимостей, которые проще всего исправить с помощью предварительного преобразования данных. Специальный анализ показал, что иногда рекомендуемое логарифмирование значений численности (Шитиков и др., 2003) в нашем случае не приводит к росту коэффициентов детерминации уравнений регрессии. Например, для весенней фазы популяционного роста линейная модель объяснила 67% изменчивости оценок численности (табл. 9), а логарифмическая модель — лишь 31%, для осени тех же лет аналогичные показатели составили 57 и 37%. Логарифмировать оценки численности имеет смысл только в том случае, если они прямо пропорциональны реальной плотности популяции и поэтому соответствуют разным фрагментам экспоненциальной кривой роста (в логарифмических осях становится линией). В случае же с показателем «численность на 100 д-с» это далеко не так, плотность популяции растет быстрее оценок по давилкам (Соколов и др., 1977; Коли, 1979), которые, таким образом, заранее «выпрямляют» экспоненту. Видимо, по этой причине линейные модели и оказались более адекватными, чем логарифмические. Причина меньшей величины расчетных значений численности, нежели исходных оценок, очевидно, состоит в том, что нами были зарегистрированы далеко не все факторы среды (или их индикаторы), существенные для животных.

Сказанное выше в целом соответствует представлениям о биотопических приоритетах рыжей полевки: этот лесной обитатель сохраняет свои стереотипы, сформированные в центре ареала (где населяет лиственные леса) и на его периферии. Наш анализ не только подтвердил отмеченную тенденцию, но и во многом детализировал картину проявления и смены этих предпочтений, связав территориальную динамику с конкретными факторами среды. В частности, среди пород лиственных деревьев рыжая полевка отчетливо ассоциируется с пространственным размещением именно березы, причем как на зарастающих вырубках, так и в спелых лесах. Видимо, это дерево способно образовывать важные для полевки условия жизни: при среднем уровне сомкнутости в березняках выражен травяно-кустарничковый ярус с ягодниками; обильный лиственный и ветошный опад формирует толстую подстилку, удобную для устройства гнезд; немаловажен и регулярный урожай семян. В числе других обстоятельств обнаружилось устойчиво отрицательное отно-

шение полевки к пониженным переувлажненным местам и скальным соснякам.

Выводы

1. В мозаичном ландшафте окрестностей д. Гомсельга выделяются три сильных и относительно независимых направления сопряженной изменчивости 14 эколого-географических характеристик среды — это «облесенность» территории, распространение преимущественно березовых лиственных лесов и высотная дифференциация; на них приходится 50% общей изменчивости всех переменных.

2. В территориальном распространении рыжей полевки ведущая роль принадлежит обобщенному фактору «облесенность» и «участие березы»; полевки преимущественно заселяют спелые, но не старые лиственные и смешанные леса с преобладанием березы, со слабо развитым травяным и моховым покровом, не на возвышенностях и не на болотах.

3. Изученный набор факторов среды на 40-80% (в среднем на 58) определяет уровень численности рыжей полевки в разнообразных местообитаниях (независимо от фазы популяционного цикла и сезона), еще 20–30% связаны с действием неизученных агентов среды, остальное — случайная изменчивость.

4. На разных фазах популяционного цикла меняется степень приверженности полевок к тем или иным условиям обитания. В наименьшей степени зависимость размещения полевок от каких-либо биотопических факторов выражена весной в годы достижения максимальной численности, видимо, вследствие выживания полевок в самых разнообразных местообитаниях.

Авторы признательны Е. П. Иешко за постоянное организационное содействие при выполнении исследований. Работа поддержана РФФИ (грант 05-04-97506-р_север_а) и программой «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

Литература

- Джефферс Дж.* 1981. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир. 253 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Ивантер Э. В.* 1976. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 95-112.

- Ивантер Э. В.* 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Коли Г.* 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Коросов А. В.* 1996. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск. 152 с.
- Коросов А. В., Горбач В. В.* 2007. Компьютерная обработка биологических данных. Метод. пособие. Петрозаводск. 76 с.
- Коросов А. В., Зорина А. А.* 2007. Исследование динамики численности рыжей полевки с помощью функций последования // Экология. №1. С. 49-54.
- Коросов А. В., Коросов А. А.* 2006. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск. 186 с.
- Коросов А. В., Матросова Ю. М., Бугмырин С. В. и др.* Опыт реконструкции территориального размещения рыжей полевки в мозаичном ландшафте южной Карелии // Биogeография Карелии (флора и фауна таежных экосистем). Вып. 4. Петрозаводск. С. 204-212.
- Коросов А. В., Фомичев С. Н.* 1999. Кадастровая характеристика населения мелких млекопитающих Кижского архипелага // Острова кижского архипелага. Биогеограф. характеристика. Тр. КарНЦ РАН. сер. «Биogeография Карелии». Вып. 1. Петрозаводск. С. 100-106.
- Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В.* 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Лоули Д. И., Максвелл А. Э.* 1967. Факторный анализ как статистический метод. М.: Мир. 144 с.
- Никитина Н. А.* 1980. Рыжие полевки // Итоги изучения млекопитающих. М.: Наука. С. 189-219.
- Проскурина Н. С., Кривошеева Н. В.* 1989. Использование графов для изучения сопряженности пространственной структуры населения мелких растительноядных млекопитающих и пространственной неоднородности среды // Метод графов в экологии. Владивосток. С. 66-81.
- Соколов В. Е., Швецова В. Я., Балагура Н. Н.* 1977. Опыт учета абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных. Новосибирск: Наука. С. 77-86.
- Суслова Е. Г., Егорова Н. А.* 2001. Ботанико-географическая практика // Комплексная геоэкологическая практика в южной тайге. М. С. 57-83.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д.* 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти. 463 с.