

ДИНАМИКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

А.В.Бобрецов

Печоро-Илычский государственный природный заповедник

Печоро-Илычский заповедник расположен на стыке двух физико-географических стран – Русской равнины и Уральской горной страны. Положение его на крупном биогеографическом рубеже обусловило здесь высокое видовое разнообразие мелких млекопитающих. Его показатели, при равном числе видов, почти в 2 раза превышают аналогичные индексы для соседних территорий, а суммарная численность видов здесь больше в 5-10 раз (Бобрецов, 1992). В связи с этим большой интерес представляет изучение динамических аспектов многовидовых сообществ мелких млекопитающих данной территории.

В работе использованы материалы учетов насекомых и грызунов, проведенных стандартными 50-метровыми канавками в предгорном районе заповедника в 1988-2001 гг. Канавки располагались как в пойменных, так и в плакорных биотопах. За единицу учета было принято число зверьков, отловленных за 10 суток (экз. на 10 канавко-суток). Всего отработано чуть более 600 канавко-суток. Поймано 7460 экземпляров 17 видов. Из них только мышь-малютка, отловленная в единственном экземпляре, не вошла в дан-

ный анализ.

Из множества структурных индексов, отражающих организацию биотических сообществ (Чернов, 1971; Песенко, 1982; Мэггаран, 1992), были использованы информационные показатели разнообразия и выравненности Шеннона-Уивера. По сравнению с другими подобными индексами они более чутко реагируют на сезонные изменения численности животных. В качестве меры межгодовых различий в структуре сообществ использовали евклидово расстояние, а классификацию лет с разным уровнем численности и соотношением видов проводили методами кластерного анализа (Дюран, Оделл, 1977).

Суммарная численность мелких млекопитающих в предгорье Северного Урала составила в среднем за все годы 125,7 экз. на 10 канавко-суток. Структура сообществ *Micro mammalia* отличается рядом особенностей. По сравнению с равнинными сообществами увеличивается степень их полидоминантности, уменьшается число редких видов, а, следовательно, происходит выравнивание в доле участия видов (табл.).

Доминирующими видами (более 10% в общих сборах) здесь являются обыкновенная и средняя бурозубки, красная полевка и лесной лемминг. Если первые три вида обычны для биотических комплексов мелких млекопитающих лесной зоны Северо-Востока Европейской части России, то преобладание в сообществах лесного лемминга (11,2%) - характерная черта только предгорий Северного Урала. Кроме того, здесь возрастает доля равнозубой бурозубки (3,7%) и серых полевок. Удельный вес последних видов в сборах в 2-3 раза выше, чем в западных районах Севера Русской равнины (Куприянова, Наумов, 1984). В небольшом количестве практически каждый год в уловах регистрировалась тундрная бурозубка - редкий для региона вид.

Показатели обилия и разнообразия мелких млекопитающих очень лабильны по годам. Так, суммарная численность насекомоядных и грызунов изменялась

от 46,1 до 280,8 экз. на 10 канавко-суток. Она складывается из динамик популяций отдельных видов. Коэффициенты вариации обилия у них достаточно высокие (от 50,0 до 250%). Несмотря на это изменения численности большинства видов характеризуются большой согласованностью. Впервые на сходство динамики популяций разных видов насекомоядных и грызунов в Предуралье обратил внимание В.П. Теплов (1960). Соотношение этих групп животных в разные годы существенно изменялось (рис. 1). В первые годы исследований (1988-89) в уловах преобладали грызуны. Их доля была довольно значительной и составляла 68,9-77,1%. В последующем доминировали насекомоядные или это соотношение было практически одинаковым. И только в 1999 г. грызуны вновь превалировали в уловах. Какая-то определенная связь с динамикой численности при этом отсутствовала.

Таблица
Структура сообществ мелких млекопитающих предгорного района Печоро-Илычского заповедника

Виды	N	Индекс обилия	Lim	Доля вида, %	C _v
<i>Sorex araneus</i>	2353	34,9	9,3-112,2	31,5	77,3
<i>Sorex isodon</i>	277	4,9	0-18,3	3,7	128,8
<i>Sorex tundrensis</i>	54	0,9	0-3,7	0,7	110,3
<i>Sorex caecutiens</i>	1238	20,9	3,5-63,3	16,6	95,2
<i>Sorex minutus</i>	173	2,7	0-6,0	2,3	65,8
<i>Sorex minutissimus</i>	6	0,1	0-0,4	0,1	50,0
<i>Neomys fodiens</i>	14	0,2	0-0,8	0,2	150,0
<i>Talpa europaea</i>	98	1,6	0-7,7	1,3	133,0
<i>Sicista betulina</i>	226	3,6	0-8,4	3,0	78,9
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	50	1,0	0-7,8	0,7	217,8
<i>Clethrionomys glareolus</i>	586	10,0	1,2-24,6	7,9	75,7
<i>Clethrionomys rutilus</i>	778	13,1	3,5-30,3	10,4	85,2
<i>Myopus schisticolor</i>	837	16,6	0-57,5	11,2	136,6
<i>Arvicola terrestris</i>	2	0,04	0-0,3	0,03	250,0
<i>Microtus oeconomus</i>	434	8,7	0-55,7	5,8	173,2
<i>Microtus agrestis</i>	334	6,5	0-44,2	4,5	180,7
Итого	7460	125,7	46,1-280,8	100,0	-

Примечание: N - число отловленных животных; Lim - пределы численности видов; C_v - коэффициент вариации.

Вместе с изменением обилия мелких млекопитающих меняется структура их сообществ, а, следовательно, и индексы разнообразия. Они варьировали по годам от 1,50 до 2,27. Самые максимальные показатели (более 2,0) пришлись на годы с разным уровнем численности, что свидетельствует об отсутствии связи между этими индексами. Так, например, в 1989 г. высокое видовое разнообразие было отмечено во время пика численности животных (220,3 экз. на 10 канавко-суток). В период депрессии 1991 г. (46,1 экз. на 10 канавко-суток) величина разнообразия также превышала 2,0. При этом население мелких млекопитающих в эти годы различалось как числом видов, так и

их количественным соотношением. Это свидетельствует о том, что разнообразие в данном случае тесно связано с показателями выравненности. Ранговый показатель корреляции Спирмена между данными индексами достигал 0,86 ($p < 0,001$). Таким образом, даже в годы низкой численности соотношение отдельных видов в населении *Microtammalia* может оставаться довольно выровненным. Обычно в такие годы в равнинных районах Европейского Севера сообщества мелких млекопитающих становятся резко монодоминантными.

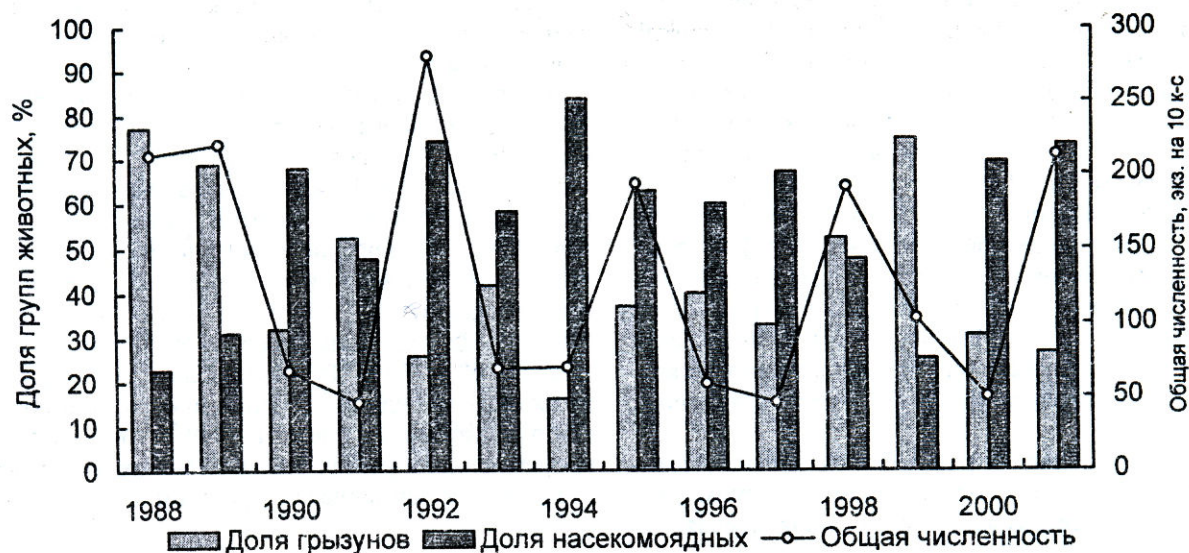


Рис. 1. Динамика суммарной численности мелких млекопитающих и соотношения грызунов и насекомоядных.

Параллельно с численностью видов в разные годы изменялась и структура сообществ. Использование евклидова расстояния, как меры различия, позволило выделить группы лет с разным обилием и соотношением видов (рис. 2). Наибольшие различия отмечены для 1992 и 2001 гг., которые обособились на дендрограмме на уровне более 90% от остальных лет. Они

выделялись высоким уровнем численности (> 200 экз. на 10 канавко-суток) и относительно низкими показателями выравненности ($< 0,72$). На долю двух доминирующих видов мелких млекопитающих - обыкновенной и средней бурозубок пришлось более 62%.

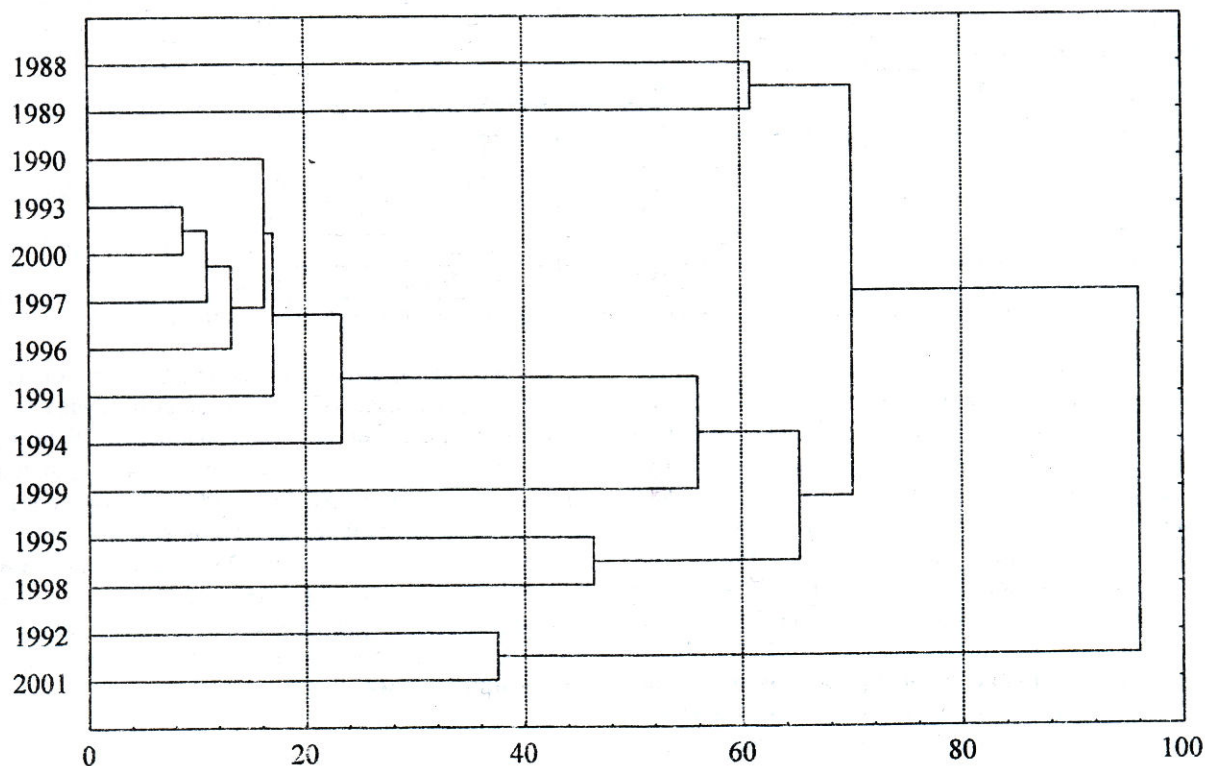


Рис. 2. Группирование лет с различным уровнем численности и соотношением видов (в качестве меры различия использовано евклидово расстояние).

Компактную группу лет, мало различающихся между собой, составляли 1990, 1993, 2000, 1997, 1996 и 1991 гг. Для них была характерна низкая численность мелких млекопитающих ($< 68,0$ экз. на 10 канавко-суток) и незначительные различия по индексам разнообразия и выравненности. На долю обыкновенной и средней бурозубок пришлось от 30 до 58%. Однако в эти годы всегда была повышена плотность лесной мышовки. Обращает на себя внимание низкая доля серых полевков (от 0,3 до 7,0%). Небольшие различия между годами этой группы в структуре населения обусловлены варьированием численности лесного лемминга.

Ядро сообществ в разные годы обычно составляли виды с относительно стабильной динамикой численности (коэффициент вариации $< 96\%$). К ним относятся шесть видов, из которых обыкновенная и средняя бурозубки, красная и рыжая полевки являются наиболее многочисленными животными печорской тайги. Их относительная доля в населении всегда довольно высокая. Малая бурозубка и лесная мышовка сравнительно немногочисленны в предгорьях. Амплитуда их изменений численности незначительна, что и обусловило низкие показатели варьирования.

Вторую группу составляют виды, плотность которых подвержена резким колебаниям. Сюда относятся красно-серая полевка, темная полевка, полевка-экономка и лесной лемминг. Коэффициент вариации численности их превышал 136%. Красно-серая полевка далеко не каждый год регистрируется в предгорьях Урала. Из 14 лет наблюдений она отсутствовала в течение пяти летних сезонов. Интересно отметить, что в отличие от гор, в предгорном районе этот вид отлавливался исключительно в канавки. Серые полевки почти ежегодно отмечались в уловах. Однако для них характерны резкие колебания плотности. Например, у полевки-экономки относительная численность изменялась от 0 до 55,7 экз. на 10 канавко-суток. В некоторые годы (1988) она занимала в уловах даже первое место (26,2%). Редкий на большей части своего ареала лесной лемминг (Горбунов, Кулик, 1974; Большаков, 1982; Corbet, 1980 и др.) в Северном Предуралье становится обычным видом, для которого характерны всплески численности. В такие годы в отдельных местообитаниях его обилие достигало 91,0 экз. на 10 канавко-суток. Высокая плотность этих животных отмечена в 1984-85, 1988-89, 1995-96 и 1998-99 гг. Она сопровождалась широкомасштабными миграциями зверьков.

Не смотря на довольно значительную хронографическую изменчивость уровня плотности и структуры сообществ мелких млекопитающих, вырисовывается

следующая схема динамики популяций многовидовых сообществ. В годы низкой плотности животных в населении, как правило, преобладают виды с относительно мало изменчивой численностью – обыкновенная и средняя бурозубки, красная и рыжая полевки. Серые полевки или отсутствуют в уловах или крайне немногочисленны. Не ловятся также лесной лемминг и равнозубая бурозубка. На следующий год численность обычных видов возрастает. Увеличивается доля серых полевков. Повышение их обилия является надежным маркером приближающейся фазы пика численности мелких млекопитающих. Еще через год плотность темной полевки и полевки-экономки резко возрастает. В массе появляется лесной лемминг. Становится обычной равнозубая бурозубка и красно-серая полевка. Плотность почти всех видов увеличивается. Исключение составляет лишь лесная мышовка, у которой годы повышения численности пришлось на периоды депрессии большинства видов.

Таким образом, нарастание суммарной численности мелких млекопитающих во многих случаях обуславливают именно виды с резко флуктуирующей численностью. Приведенная выше схема динамики популяций многовидовых сообществ в типичном виде проявляется не в каждом цикле. Погодные условия, изменчивость кормовых ресурсов вносят различные коррективы в этот процесс.

На «связность» видов в сообществах указывают также коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, рассчитанные для отдельных пар. Наиболее значимые связи оказались у 26 пар мелких млекопитающих. Все они были положительными, что свидетельствует о синхронности их динамик, а также дает представление о близости требований животных к среде обитания. Наибольшая сопряженность в изменение плотности отмечена в парах: темная полевка – полевка-экономка ($r = 0,70$), темная полевка – лесной лемминг ($r = 0,80$), темная полевка – рыжая полевка ($r = 0,74$), экономка – рыжая полевка ($r = 0,67$), красная полевка – рыжая полевка ($r = 0,61$), красная полевка – средняя бурозубка ($r = 0,79$), средняя бурозубка – обыкновенная бурозубка ($r = 0,74$).

Приведенные выше материалы показывают, что в условиях повышенной плотности мелких млекопитающих в предгорьях Северного Урала видовое разнообразие мелких млекопитающих существенно увеличивается. Динамика популяций таких многовидовых сообществ довольно сильно синхронизирована и отличается целым рядом специфических особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобрецов А.В. Видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих средней тайги Европейского Севера // II междунар. шк.-семинар «Экологические проблемы Европейского Севера». Архангельск, 1992. С. 129-131.
- Большаков В.Н. Лесной лемминг на территории СССР // Млекопитающие СССР (III съезд Всесоюз. териол. об-ва). М. 1982. С. 161-162.
- Горбунов С.М., Кулик И.Л. Кадастрово-справочная карта ареала лесного лемминга (*M. schisticolor*) // Зоол. журн. 1974. Т. 53. Вып. 1. С. 144-147.
- Дюрин Б., Оделл П. Кластерный анализ. М.: Статистика, 1977. 128 с.

- Куприянова И.Ф., Наумов С.П.** Особенности структуры населения мелких млекопитающих европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 11. С. 1682-1692.
- Мэггаран Э.** Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Теплов В.П.** Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, 1960. С. 5-222.
- Чернов Ю.И.** О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып. 7. С. 1079-1092.
- Corbet G.B.** The mammals of the Palearctic region. A. Taxonomic review. London and Ithka. 1980. 302 p.