

УДК 599.3:591.5

ВЛИЯНИЕ МИГРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ МИКРОМАМАЛИЙ

А. В. Михеев

*Днепропетровский национальный университет, НИИ биологии,
ул. Научная, 13, Днепропетровск, 49050 Украина*

Получено 29 июля 2003

Влияние миграционных процессов на видовое разнообразие сообществ микромаммалий. Михеев А. В. — Проанализированы материалы, полученные в ходе полевого эксперимента по изучению миграционных процессов в сообществах мелких млекопитающих. Рассмотрен характер изменения видового состава и численности отдельных видов под влиянием фактора миграции. На основе различных статистических показателей выявлены основные закономерности динамики видового разнообразия микромаммалий в условиях различных типов лесных биогеоценозов.

Ключевые слова: микромаммалии, миграция, лесные биогеоценозы, видовое разнообразие, экология.

The Influence of Migration Processes into the Species Diversity Micromammalia Communities. Mikheyev A. V. — Data obtained in field experimental investigation of migration processes in small mammals communities are presented. Tendency of change in species composition and some species number under migration influence are observed. On the base of different statistical indexes use, the main features of micromammalia communities species diversity under different forest biogeocoenoses conditions are revealed.

Key words: micromammalia, migration, forest biogeocoenoses, species diversity, ecology.

Введение

Формирование разнообразия сообществ животных происходит под влиянием системы взаимодействующих факторов, среди которых необходимо выделить миграционные процессы. Смена местообитаний является результатом непрерывных изменений их оптимальности для того или иного вида (Хрущевский, 1980). При этом колебания численности в смежных биотопах подчиняются сходным закономерностям, однако количество особей в локальных микропопуляциях может резко отличаться от среднего и от такового соседней популяции (Шварц, 1980).

Уровень разнообразия различных фаунистических комплексов не всегда определяется лишь условиями биотопа. Например, у мелких млекопитающих не наблюдается простого совпадения их населения и контуров отдельных выделов растительности, так как сопряженность между ними носит более сложный характер (Проскура, 1986). Важным фактором регуляции видового разнообразия многих групп животных, в том числе и млекопитающих, является структурная неоднородность местообитаний (Джиллер, 1988). В общем можно заключить, что разнообразие сообществ мелких млекопитающих на уровне биотопа определяется степенью общей оптимальности условий для каждого вида, причем для близких форм одним из решающих является фактор первенства его заселения (Башенина и др., 1983; Llewellyn, 1987). В ходе экспериментальных исследований (Зверев, 1930) показано, что после полного уничтожения мелких млекопитающих на локальном участке (пустельгой или другими хищниками) в образовавшемся «вакууме» в большей степени, нежели в соседних биотопах, оседают виды-субдоминанты, а не доминанты. При этом особенности распределения отдельных видов (например, лесных полевок) часто находятся в зависимости от видового разнообразия всего комплекса микромаммалий (Семенюк, 1983). Межвидовые отношения мелких млекопитающих на уровне сообщества характеризуются определенной упорядоченностью; собрание особей различных видов представляет собой организованную систему. При этом взаимодействия животных в общем направлены на ее сохранение (Герман, 1975; Ермаков, Чубыкина, 1983).

Целью настоящего исследования являлось выяснение особенностей влияния процессов миграции на динамику видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих в лесных экосистемах степной зоны Украины.

Материал и методы

Отлов животных проводили методом ловчих траншей (общей протяженностью 240 м) на шести пробных площадях в различных типах лесных биогеоценозов:

- 1) липо-ясеневая дубрава со звездчаткой; фоновый фитоценоз центральной части поймы р. Самара в пределах Самарского леса (ЛД);
- 2) бересто-ясеневая дубрава с крапивой; участок расположен между двумя старицевыми озерами в центральной части поймы (БД);
- 3) искусственное насаждение древесно-кустарниковых пород: лещина, боярышник, липа (ЛБЛ);
- 4) сосно-дубняк со свежим разнотравьем (СД);
- 5) сосняк с вейником наземным, единично встречается дуб черешчатый (СБ);
- 6) вязо-ясеневая дубрава со снытью (в притеррасной части поймы в непосредственной близости от заболоченного ольшатника) (ВД).

Отлов проводили в течение 20 суток, одновременно на всех пробных площадях, с ежеутренним изъятием отловленных зверьков. Оседлых животных и мигрантов дифференцировали по снижению оловистости в траншеях: в судубраве и сосновом бору оно произошло на четвертые сутки, на остальных пробных площадях — на пятые сутки (рис. 1, а, б).

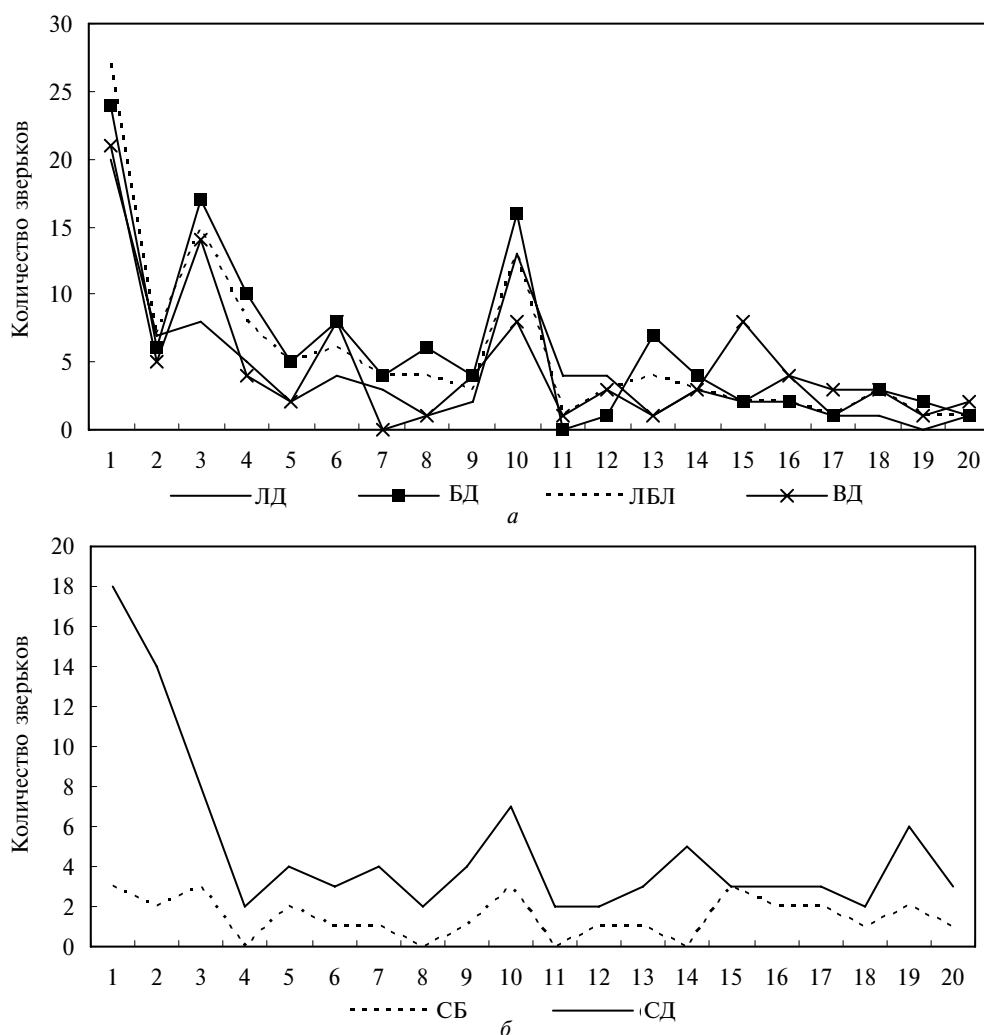


Рис. 1. Динамика отлова микромаммалий в различных биотопах (за 20 суток).

Fig. 1. The dynamics of micromammalia capturing in different biotopes (20 days).

Абсолютную численность животных определяли по предложенной ранее методике (Михеев, 1998) по формуле:

$$N = \frac{354,4n}{2L},$$

где N — абсолютная численность животных (экз/га); 354,4 — длина (в метрах) гипотетической траншеи, ограничивающей по кругу площадь, равную 1 га; n — количество зверьков, пойманных за время работы траншеи; L — длина реальной траншеи, рассматриваемой как часть общей траншеи по периметру условного гектара; 2 — поправочный коэффициент, указывающий на то, что учитываются лишь зверьки, попадающие в траншею при перемещении с территории условного гектара (численность которых, собственно, и необходимо установить), т. е. приблизительно половина общего количества отловленных животных (что основано на априорном допущении о равновероятном перемещении зверьков в обе стороны).

Изменение качественного состава комплексов микромаммалий оценивали с помощью статистических мер разнообразия, таких, как энтропийный показатель Шеннона H и выравненность U (Песенко, 1982). Рассматривая индекс Шеннона в качестве меры структурного разнообразия, следует отметить, что данный показатель отражает частоту встречаемости отдельных видов и слабо связан с уровнем численности всего сообщества в целом. Соответственно может иметь место ситуация, когда будут сравниваться два сообщества с гипотетическими показателями численности видов 2, 3 и 4 экз. и 200, 300 и 400 экз. При этом индекс Шеннона в обоих случаях будет иметь равную величину, как и подставляемые в формулу частоты встречаемости каждого вида.

Не ставя под сомнение информативность индекса Шеннона в рамках исследований подобного плана, считаем более корректным параллельное использование дополнительной меры разнообразия, в большей степени связанной с численностью отдельных видов. С этой целью нами применен показатель биотического богатства — ПББ (Барсов, 1990), представляющий собой произведение индекса Симпсона на среднюю численность каждого вида (т. е. на отношение общей численности к количеству видов).

Результаты и обсуждение

Видовой состав. В состав комплекса микромаммалий в исследованных биогеоценозах входят 10 видов, из которых 4 относятся к отряду Insectivora: белозубка малая — *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811; бурозубка малая — *Sorex minutus* Linnaeus, 1766; бурозубка обыкновенная — *Sorex araneus* Linnaeus, 1758; кутора обыкновенная — *Neomys fodiens* Pennant, 1771 и 6 — к отряду Rodentia: мышовка лесная — *Sicista betulina* Pallas, 1778; мышь лесная — *Silvaemus sylvaticus* Linnaeus, 1758; мышь-малютка — *Micromys minutus* Pallas, 1771; полевка водяная — *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758; полевка кустарниковая — *Terricola subterraneus* De Selys Longchamps, 1835; полевка рыжая — *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780.

Установлено, что видовой состав населения мелких млекопитающих в ходе миграционных процессов претерпевает определенные изменения (табл. 1).

Таблица 1. Динамика видового состава микромаммалий под влиянием миграции в различных биотопах
Table 1. The dynamics of micromammalia species composition under migration influence in different biotopes

Вид	ЛД		БД		ЛБЛ		ВД		СБ		СД	
	О	М	О	М	О	М	О	М	О	М	О	М
<i>Arvicola terrestris</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Crocidura suaveolens</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Micromys minutus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+
<i>Neomys fodiens</i>	–	–	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–
<i>Sorex araneus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sicista betulina</i>	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–
<i>Sorex minutus</i>	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Silvaemus sylvaticus</i>	–	–	–	–	–	–	+	+	–	+	+	+
<i>Terricola subterraneus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+

Примечание. + — наличие вида; – — его отсутствие; О — оседлые; М — мигранты.

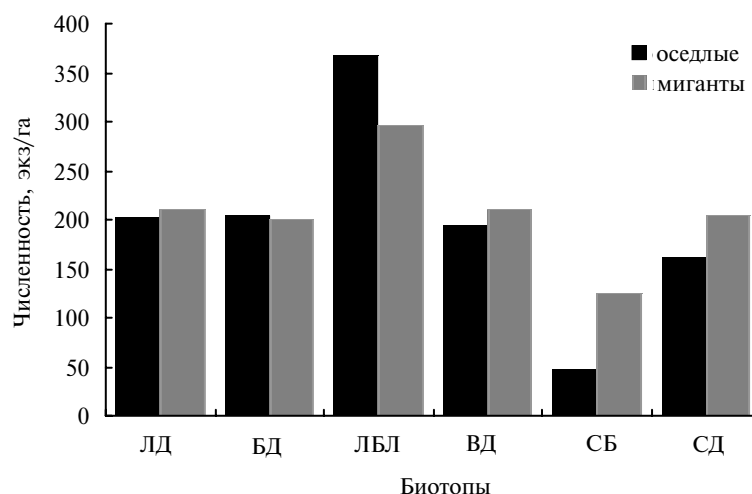


Рис. 2. Динамика численности микромаммалий под влиянием миграции в различных биотопах.

Fig. 2. The dynamics of micromammalia number under migration influence in different biotopes.

В качестве оседлых, и мигрантов практически во всех исследованных биотопах отмечаются лишь эврибионтные виды-доминанты, такие как рыжая полевка и обыкновенная бурозубка, а также, за редкими исключениями, субдоминанты — кустарниковая полевка и малая бурозубка.

Наличие малочисленных видов не обнаруживает четкой закономерности и, скорее всего, определяется особенностями такового у массовых видов. Такие виды, как лесная мышовка и мышь-малютка, оседло обитают лишь в условиях искусственных насаждений древесно-кустарниковых пород (ЛБЛ) откуда могут перемещаться в близлежащие биогеоценозы.

Каждый вид, входящий в состав изучаемого комплекса, может быть представлен как оседлыми, так и перемещающимися особями. Исключение, в силу своей крайней малочисленности (до 3–4 экз/га), составляют лишь обыкновенная белозубка, зарегистрированная в одном биотопе — в судубраве, и водяная полевка, отловленная в окрестностях старицевого озера (БД).

Отмечено, что мигрирующие особи вида-амфибионта обыкновенной куторы способны проникать даже в сосновый бор, характеризующийся выраженными ксерофильными условиями. Однако данный случай следует все же рассматривать в качестве исключительного, не связанного с устойчивыми закономерностями.

Численность. Данные о соотношении численности оседлой и подвижной частей популяций микромаммалий представлены на рисунке 2. В течение двух недель после вылова оседлых животных их численность восстанавливается до прежнего уровня лишь в пойменных дубравных биогеоценозах (ЛД, БД и ВД), где она изначально характеризовалась достаточно высокими значениями. В условиях наиболее населенного участка — насаждения древесно-кустарниковых пород (ЛБЛ) — восстановление общей численности происходит более интенсивно, но не достигает, однако, исходного уровня.

Напротив, в сосновом бору и судубраве численность перемещающихся животных оказывается значительно выше исходной, что свидетельствует о важной роли миграционных процессов в формировании населения мелких млекопитающих в амфиценотических листовенно-хвойных биогеоценозах, отличающихся по степени ксерофильности. Для данных условий не характерно формирование устойчивых оседлых популяций микромаммалий, как в различных типах дубравных биогеоценозов, и население обитающих здесь видов (малая белозубка, обыкновенная бурозубка).

новенная бурозубка, рыжая и кустарниковая полевки, мыш-малютка, лесная мышь) представлено, в основном, перемещающимися особями.

Следует подчеркнуть, что общая численность перемещающихся зверьков в значительной степени определяется ее исходным уровнем в соответствующих биотопах: значение коэффициента корреляции Пирсона (r) составляет в данном случае 0,99. Но при этом отмечено, что в биотопах с такими естественными преградами, как водоемы (озера-старицы, болота), где перемещения зверьков не могут быть изотропными во всех направлениях, скорость миграции и, следовательно, темпы восстановления численности существенно замедляются. Подобная картина наблюдается в бересто-ясеновой дубраве между старицевыми озерами в центральной части поймы (БД) и в вязо-ясеновой дубраве, граничащей с заболоченным ольшатником в притеррасье (ВД), где численность мигрирующих животных не достигает исходного уровня.

Видовое разнообразие. Значения показателей видового разнообразия комплексов оседлых микромаммалий, выраженные с помощью энтропийного показателя Шеннона, составляют величины практически одного уровня (табл. 2) для большинства исследованных биотопов, за исключением липо-ясеновой дубравы (ЛД).

В целом можно отметить, что на фоне миграционной динамики видового состава разнообразие группировок микромаммалий заметно снижается, что приводит к уменьшению величины индекса Шеннона (в 1,21–1,53 раза по различным биотопам). Однако в сосновом бору, в отличие от прочих биотопов, значение этого показателя остается практически на прежнем уровне. Как указывалось выше, население мелких млекопитающих в данных условиях представлено, главным образом, перемещающимися особями, общая численность которых незначительна по сравнению с другими биотопами, поэтому вылов некоторого их количества в течение 4 сут не изменяет соотношения численности отдельных видов и, как следствие, величин соответствующих индексов разнообразия. В целом не отмечено существенной зависимости между значениями показателей общей численности оседлых и мигрирующих микромаммалий и соответствующими значениями индекса Шеннона. Корреляция между соответствующими значениями H составляет 0,52, что также не позволяет говорить о выраженной зависимости разнообразия мигрантов относительно такового у оседлых животных.

Учитывая, что значение показателя разнообразия Шеннона зависит не только от количества элементов в системе, но и от соотношения частот их встречаемости, нами отдельно был оценен параметр выравненности (табл. 2). Установлено, что наибольшая степень сбалансированности численности отдельных видов характерна для соснового бора и бересто-ясеновой дубравы. Однако под влиянием миграционных процессов прежние пропорции соотношения видов в

Таблица 2. Показатели разнообразия комплексов оседлых и мигрирующих микромаммалий в различных биотопах

Table 2. The diversity indexes of settled and nomadic micromammalia complexes in different biotopes

Биотоп	Н		U		ПББ	
	О	М	О	М	О	М
ЛД	1,51	1,11	0,76	0,70	125,67	123,87
БД	1,95	1,35	0,84	0,58	141,10	78,74
ЛБЛ	1,90	1,24	0,74	0,62	188,10	129,51
ВД	1,97	1,62	0,76	0,63	106,97	81,25
СБ	1,91	1,93	0,96	0,83	42,03	82,30
СД	1,95	1,34	0,75	0,52	92,85	60,27

сообществах оседлых животных в условиях исследованных биотопов существенно изменяются. Значения показателя выравненности, определенные для перемещающихся зверьков, снижаются в 1,09–1,9 раза по отдельным биотопам. Группировка мелких млекопитающих в условиях соснового бора по-прежнему характеризуется близкими величинами численности отдельных видов и соответственно наибольшим значением показателя U .

Таким образом, в ходе миграций наблюдается нарушение сложившихся в оседлых сообществах структурных пропорций и формирование новых группировок, отличающихся по степени участия отдельных видов. При этом изменение общей численности в процессе миграции является фактором, определяющим степень выравненности сообществ лишь в виде отрицательной корреляции ($r = -0,73$ и $-0,57$ для оседлых и мигрантов соответственно). Напротив, между собой показатели выравненности сообществ оседлых и мигрантов коррелируют положительно, причем в максимальной степени ($r = 1$).

Основу группировок, сложившихся за счет притока мигрантов, как и прежде составляют виды-эврибионты (обыкновенная и малая бурозубки, рыжая и кустарниковая полевки). Участие малочисленных видов в миграционном потоке определяется, по всей видимости, как характером подвижности особей отдельных видов и уровнем миграционной активности их популяций в условиях мозаичной среды лесных биогеоценозов, так и межвидовыми взаимоотношениями с особями видов-доминантов и их численностью.

Такая же тенденция просматривается и на примере использования показателя биотического богатства (табл. 2). Однако степень различия между его значениями для оседлых и мигрантов в данном случае проявляется более выражено, так как этот показатель включает в себя не только соотношение долей различных видов, но и показатели их численности. Для оседлых и мигрантов степень корреляции между этими параметрами составляет соответственно 0,97 и 0,58. Значения показателя ПББ снижаются по различным биотопам в 1,01–1,79 раза при общей корреляции 0,62.

Следует подчеркнуть, что и в этом случае выделяется биотоп СБ, в условиях которого для зверьков характерны интенсивные перемещения. В последнем случае значение ПББ возрастает в 1,96 раза по сравнению с таковым для оседлого населения.

Корреляция между различными показателями разнообразия (H , U , ПББ) не обнаруживает выраженных закономерностей как для оседлого населения, так и для мигрантов.

Таким образом, основными аспектами динамики видового разнообразия микромаммалий в лесных экосистемах являются изменения количества видов, численности каждого из них и соотношения их численности в рамках всего сообщества. Каждый аспект может при определенных условиях играть более или менее решающую роль, но общая закономерность заключается в определенном снижении уровня видового разнообразия населения микромаммалий, сформированного в ходе миграционных процессов.

Следует подчеркнуть, что выявленные аспекты динамики видового разнообразия микромаммалий не свидетельствуют о разрушении исходных комплексов под влиянием фактора миграции. Полученные нами экспериментальные данные характеризуют закономерности лишь начального этапа формирования новых сообществ мелких млекопитающих. Пространственные перемещения особей, непрерывно происходящие в природных популяциях, отнюдь не являются фактором дестабилизации, но представляют собой движущую силу естественной динамики многовидовых сообществ мелких млекопитающих в разнообразных условиях лесных биогеоценозов.

Заключение

Соотношение видов мелких млекопитающих в потоке мигрантов неравномерно, так как поведенческие особенности и скорость перемещений различны у представителей отдельных видов. Тем не менее в складывающихся за счет притока мигрантов сообществах сохраняются черты первоначального качественного состава, а именно доминирующая роль видов-эврибионтов. На фоне миграционной динамики видового состава и численности отдельных видов микромаммалий в различных типах лесных биогеоценозов уровень разнообразия их сообществ, которые формируются за счет переселяющихся животных, как правило, снижается по сравнению с исходными значениями показателей, характерными для оседлого населения. При этом не выявлено тесной корреляции уровня разнообразия с показателями численности, как и выраженной сопряженности между различными показателями разнообразия для комплексов оседлых и мигрирующих микромаммалий. Прослеживается иная закономерность: чем выше степень мозаичности и сложности условий среды, тем заметнее различия в структуре видового разнообразия комплексов оседлых и переселяющихся микромаммалий.

- Барсов В. А.* Оценка биотического разнообразия энтомокомплексов в биоиндикации состояния экосистем // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. — Фрунзе : Илим, 1990. — С. 17–18.
- Башенина Н. В., Рыхликова М. Е., Швецов Ю. Г.* Территориальное поведение мелких млекопитающих в кедровнике // Поведение животных в сообществах : Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М. : Наука, 1983. — Т. 2. — С. 89.
- Герман А. Л.* Территориальное поведение европейской рыжей лесной полевки // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. — М. : МГУ, 1975. — С. 57–58.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. — М. : Мир, 1988. — 184 с.
- Ердаков Л. И., Чубыкина Н. Л.* Структура сообщества и межвидовые взаимодействия грызунов // Поведение животных в сообществах : Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М. : Наука, 1983. — Т. 2. — С. 165–166.
- Зверев М. Д.* Опыт изучения биологии сибирских хищных птиц // Материалы по орнитологии сибирского края. — Новосибирск, 1930. — С. 26–37.
- Михеев А. В.* К уточнению способа оценки абсолютной численности мелких наземных позвоночных методом ловчих траншей // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття : Матеріали конф., присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника. — Канів, 1998. — С. 210–211.
- Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. : Наука, 1982. — 287 с.
- Прокураева Н. С.* Еще один подход к сопряженному анализу хронологической структуры растительного покрова и населения мышевидных грызунов // Экология. — 1986. — № 6. — С. 14–20.
- Семенов С. К.* Пространственное распределение рыжей полевки в связи с видовым разнообразием мелких млекопитающих // Грызуны : Материалы IV Всесоюз. совещ. — Л. : Наука, 1983. — С. 437–438.
- Хрущевский В. П.* Правило смены местообитаний в применении к грызунам и некоторым другим млекопитающим // Грызуны : Материалы V Всесоюз. совещ. — М. : Наука, 1980. — С. 299–300.
- Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. — М. : Наука, 1980. — 278 с.
- Llevellyn J. B., Jenkins S. H.* Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in microhabitat breadth and overlap // Amer. Natur. — 1987. — 129, N 3. — P. 365–381.