

РОЛЬ ГЕТЕРОГЕННОСТИ СРЕДЫ В СОХРАНЕНИИ РАЗНООБРАЗИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ СИЛЬНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2012 г. С. В. Мухачева, Ю. А. Давыдова, Е. Л. Воробейчик

Представлено академиком В.Н. Большаковым 11.04.2012 г.

Поступило 02.05.2012 г.

Реакцию сообществ мелких млекопитающих, как и других компонентов биоты, на техногенное воздействие традиционно исследуют путем сравнения населения в пределах какого-либо одного, чаще всего доминирующего в регионе варианта биотопа, представленного на всем градиенте нагрузки. Как правило, при таком подходе регистрируют четкое снижение разнообразия и обилия при приближении к источнику промышленных выбросов. Особенно показательна картина для предприятий цветной металлургии, непосредственно вблизи которых численность мелких млекопитающих снижается в 4–18 раз от фонового уровня, а видовое богатство падает с 10–12 до 1–2 видов, либо эта группа полностью исчезает [1–5].

Однако в реальности исследуемые территории представляют собой мозаику разнообразных биотопов. Антропогенное воздействие приводит не только к фрагментации местообитаний, но и снижает качество участков (в первую очередь кормовые и защитные свойства), усиливая гетерогенность среды обитания мелких млекопитающих. Известно, что в сильно фрагментированных ландшафтах мелкие млекопитающие могут образовывать в той или иной степени изолированные поселения [6]. При этом в низкокачественных местообитаниях уровень численности может не достигать значений, обеспечивающих виду устойчивое существование. С другой стороны, в низкокачественных условиях обитания у животных проявляются особенности, облегчающие заселение антропогенных местообитаний: изменяется спектр кормов, повышается миграционная активность, становится более пластичным поведение [7].

Роль фрагментации биотопов при антропогенном воздействии (не связанном с загрязнением) в формировании населения мелких млекопитающих исследована в тропических лесах [6, 8] и

сельскохозяйственных ландшафтах [9, 10]. Влияние же промышленного загрязнения в этом аспекте не изучалось.

Изменяются ли наши представления о действии промышленного загрязнения на население мелких млекопитающих, если учитывать биотопическое разнообразие? Позволяет ли гетерогенность среды существовать на импактных территориях широкому набору видов? Цель данной работы — попытаться найти ответы на эти вопросы. Исходная гипотеза заключалась в следующем: при интенсивном техногенном воздействии происходит конвергенция сообществ, т.е. независимо от существующего биотопического разнообразия на импактной территории обитает ограниченный набор наиболее толерантных к загрязнению видов; соответственно, изначально разнородное население мелких млекопитающих становится более гомогенным. Переформулированная в терминах изменения β -разнообразия данная гипотеза заключается в предположении о его снижении при увеличении загрязнения.

Исследования выполнены в районе действия Карабашского медеплавильного завода, расположенного в 90 км к северо-западу от Челябинска (Южный Урал) и действующего с 1910 г. КМЗ — один из крупнейших в России точечных источников загрязнения среды тяжелыми металлами и сернистым ангидридом. В непосредственной близости от него сформировалась техногенная пустошь — специфический “лунный” ландшафт, практически лишенный растительности. Подробная характеристика района дана в работах [5, 11].

Отловы проводили на двух участках: подверженном интенсивному техногенному воздействию (импактная зона, 0,5–5 км от завода, обследована площадь около 30 км²) и слабо загрязненном (фоновая зона, 20–25 км к югу от завода, около 50 км²). В пределах каждой зоны выделено по 9 вариантов биотопов, различающихся положением в рельефе и характером растительности — типичных для одной зоны и имеющих “аналог” в другой (табл. 1).

Таблица 1. Варианты биотопов, количество отловленных особей (N) и зарегистрированных видов (S) мелких млекопитающих в фоновой и импактной зонах

Код биотопа	Фоновая зона			Импактная зона		
	биотоп	N	S	биотоп	N	S
A	Сосновый лес с примесью березы*	5 (0–3)	2 (0–1)	–	–	–
B	Сосновый лес с примесью березы**	5 (0–4)	3 (0–3)	Сосновый лес с примесью березы**	6 (0–4)	2 (0–2)
C	Сосновый лес разнотравно-вейниковый**	6 (0–5)	2 (0–2)	Сосновый лес мертвопокровный**	4 (0–3)	2 (0–2)
D	Березовый лес антропогенно-трансформированный с пасквальной и рекреационной нагрузкой**	2 (0–2)	1 (0–1)	Березовый лес мертвопокровный**	0	0
E	Приручьевые участки леса с доминированием ивы	18 (3–9)	3 (1–3)	Приручьевые участки леса с доминированием ивы	11 (2–5)	2 (1–2)
F	Пойменный ивовый лес	18 (1–11)	3 (1–2)	Пойменный ивовый лес	10 (2–4)	4 (1–3)
G	Заболоченный берег озера с доминированием тростника	6 (1–3)	4 (1–2)	Заболоченный берег озера с доминированием тростника	3 (0–2)	2 (0–2)
H	Суходольный скашиваемый луг	17 (1–10)	1	Пойменный скашиваемый луг	0	0
I	Свалка бытовых отходов (действующая)	33 (6–17)	3 (2–3)	Свалка бытовых отходов (недействующая)	13 (3–6)	1
K	–	–	–	Техногенная пустошь	0	0

Примечание. Элемент ландшафта: * элювиальный (вершина склона), ** транзитный (средняя часть склона); прочерк – учеты не проводились из-за отсутствия варианта биотопа в зоне; в круглых скобках приведены минимальное и максимальное значения, зарегистрированные для линии.

Мелких млекопитающих отлавливали в июле 2011 г. одновременно во всех биотопах в пределах зоны. В каждом варианте биотопа устанавливали по 3 линии ловушек-плашек (начало и направление – случайное; 10 шт. через 5–7 м, ежедневная однократная проверка в течение 3 сут; приманка – смоченный в растительном масле хлеб); линии удалены друг от друга не менее чем на 100 м. Всего отработано 1620 ловушко-суток (54 линии), отловлено 157 особей. Для характеристики населения мелких млекопитающих использовали два пространственных масштаба: микромасштаб (учетная единица – линия, площадь облова – около 0.1 га) и мезомасштаб (учетная единица – биотоп, площадь облова – около 1 га).

Оценивали инвентаризационное (α и γ) и дифференцирующее (β) разнообразие. β -разнообразие характеризовали с помощью: 1) индекса Уиттекера (отношение γ - к α -разнообразию); 2) среднего сходства для набора линий или биотопов по всем сочетаниям (индекс Чекановского–Сьеренсена с учетом обилия видов; поскольку данный индекс не включает отрицательные совпадения, сходство двух учетных единиц, где мелкие млекопитающие отсутствовали, принято равным нулю); 3) скорости выхода на плато кумуляционных кривых, описывающих рост количества видов с увеличением количества особей/учетных единиц (кривые аппроксимировали уравнением Миха-

элиса–Ментен нелинейным оцениванием; константа скорости интерпретируется как количество особей/учетных единиц, выявляющее половину всех видов территории, т.е. чем она выше, тем β -разнообразие больше). Расчеты выполнены в программе EstimateS 8.2. Доверительные интервалы параметров определены ВСА-бутстрепом (1000 повторений; программа RSXL 4.0). При попарных сравнениях различие считали значимым, если 95%-е доверительные интервалы не перекрывались.

Всего зарегистрировано 10 видов мелких млекопитающих: в фоновой зоне – 7, в импактной – 8. В фоновой/импактной зонах были отловлены соответственно (экз.): *Sylvemus uralensis* (52/19), *Clethrionomys glareolus* (17/3), *Cl. rutilus* (1/1), *Microtus arvalis* (32/1), *M. agrestis* (2/0), *M. oeconomus* (5/7), *Mus musculus* (0/14), *Arvicola terrestris* (0/1), *Sorex araneus* (0/1), *S. minutus* (1/0). Максимальная численность зарегистрирована на свалке бытовых отходов (I) и в околородных биотопах (E, F), минимальная – в березовом лесу (D). В импактной зоне мелкие млекопитающие отсутствовали в трех биотопах – D, H, K (табл. 1).

Как в микро-, так и в мезомасштабе увеличение загрязнения приводит к снижению α -разнообразия в 1.6–1.7 раза (табл. 2). Однако перекрывание доверительных интервалов может свидетельствовать о случайности данного эффекта. Более

Таблица 2. Параметры разнообразия сообществ мелких млекопитающих в фоновой и импактной зонах

Параметр	Зона	
	фоновая	импактная
Наблюдаемое γ -разнообразие, число видов	7	8
Отловлено особей	110	47
Относительное обилие, число особей на 100 ловушко-суток	13.6 [9.1–19.3]	5.8 [3.6–8.1]
Микромасштаб		
Видовая насыщенность (α -разнообразие), число видов на линию	1.33 [1.00–1.63]	0.85 [0.52–1.19]
Интерполированное разнообразие, число видов на 40 особей	4.99 [2.83–7.17]	7.39 [3.78–11.00]
Индекс Уиттекера	5.25 [4.50–7.27]	9.39 [8.00–13.48]
Индекс Чекановского–Сьеренсена (среднее сходство, $k = 351$)	0.17 [0.14–0.19]	0.07 [0.05–0.10]
Константа (\pm ошибка) Михаэлиса–Ментен:		
особей	29.95 \pm 0.95	28.40 \pm 1.05
линий	6.62 \pm 0.23	16.32 \pm 0.60
Мезомасштаб		
Видовая насыщенность (α -разнообразие), число видов на биотоп	2.44 [1.78–2.89]	1.44 [0.67–2.22]
Индекс Уиттекера	2.86 [2.42–3.91]	5.54 [4.80–9.00]
Индекс Чекановского–Сьеренсена (среднее сходство, $k = 36$)	0.32 [0.25–0.40]	0.09 [0.05–0.16]
Константа (\pm ошибка) Михаэлиса–Ментен:		
особей	35.48 \pm 0.70	79.12 \pm 16.02
биотопов	2.90 \pm 0.06	15.16 \pm 3.07

Примечание. В квадратных скобках – 95%-й доверительный интервал, k – количество сравниваемых пар.

того, из-за снижения обилия в 2.3 раза по сравнению с фоновым (эффект значим) интерполированное (т.е. приведенное к одинаковой численности) количество видов в импактной зоне даже увеличивается (хотя доверительные интервалы также перекрываются). Другими словами, можно предположить, что при увеличении выборочного усилия разнообразие в импактной зоне будет выше, чем в фоновой. Возможность возникновения таких “парадоксов” при переходе от видовой плотности (количество видов на единицу площади) к собственно видовому богатству обсуждена в [12].

Поскольку γ -разнообразие остается неизменным, индекс Уиттекера на импактной территории выше по сравнению с фоновой почти в 2 раза (эффект значим). Среднее сходство населения мелких млекопитающих в импактной зоне в 2.4–3.6 раза ниже, чем в фоновой, что также свидетельствует о существенном увеличении β -разнообразия (эффект значим). Аналогичные различия зафиксированы и по скорости выхода кумуляционных кривых на плато: в импактной зоне для выявления половины всех видов требуется в 2.5–5.2 раза большее выборочное усилие по сравнению с фоновой.

При переходе от микро- к мезомасштабу различия между зонами загрязнения по показателям β -разнообразия усиливаются. Это связано с более

неравномерным биотопическим распределением разных видов мелких млекопитающих в импактной зоне: здесь аналогичные биотопы характеризуются более “жесткими” условиями, которые в определенной степени ограничивают присутствие животных. Так, в импактной зоне 6 из 8 видов (из родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Sorex*) зарегистрированы лишь в одном биотопе, *M. musculus* – в двух, граничащих друг с другом (С, I), а *S. uralensis* – в пяти (В, С, Е, F, G). Можно предположить, что *S. uralensis* и *M. musculus* получают некоторое преимущество в заселении импактных территорий из-за большей пластичности.

Итак, на оба вопроса, сформулированные в начале статьи, можно ответить положительно. Учет существующего биотопического разнообразия привел к принципиально иным выводам относительно реакции населения мелких млекопитающих на загрязнение по сравнению с традиционным подходом. Если бы, например, мы сравнивали население только лесных биотопов, было бы сделано вполне традиционное заключение об исчезновении мелких млекопитающих в непосредственной близости от источника выбросов. Именно к такому выводу мы и пришли ранее для этого же района [5]. В данной работе у нас нет оснований констатировать снижение γ -разнообразия на загрязненной территории.

Не подтвердилась и наша исходная гипотеза о конвергенции населения в градиенте загрязнения: сильное внешнее воздействие вызывает увеличение β -разнообразия, что можно интерпретировать как дивергенцию сообществ мелких млекопитающих. Подобный результат был получен ранее для растительности [13].

Таким образом, гетерогенность среды играет ключевую роль в сохранении разнообразия мелких млекопитающих в условиях сильного техногенного воздействия. На импактной территории крайне деградированные, практически безжизненные, участки соседствуют и перемежаются с относительно сохранившимися биотопами, обеспечивающими существование широкому спектру видов, хотя их численность и снижена по сравнению с фоновыми условиями. Следовательно, в большинстве случаев нельзя говорить об “истинной элиминации” того или иного вида под действием загрязнения: из-за низкой численности и приуроченности к сохранившимся “осколкам” пригодных местообитаний вероятность его обнаружения при стандартной схеме отловов может быть очень небольшой. Поэтому отсутствие вида на импактной территории, если нет веских доказательств иного, корректнее трактовать как его ненахождение.

Снижение разнообразия считается наиболее “типичной” реакцией биоты на промышленное загрязнение [11]. Наши результаты демонстрируют излишнюю упрощенность такого взгляда (по крайней мере для сообществ мелких млекопитающих), который может быть следствием как недоучета реального биотопического разнообразия, так и недостаточной величины выборочного усилия.

Благодарим за обсуждение работы Е.А. Бельского, Е.А. Бельскую, К.И. Бердюгина, М.В. Коз-

лова, И.А. Кшнясева, Л.Е. Лукьянову, Е.А. Новикова, М.Р. Трубину.

Работа завершена при финансовой поддержке РФФИ (12–05–00811), программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4) и Президиума РАН (проект 12-П-4-1026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kataev G.D., Suomela J., Palokangas P.* // *Oecologia*. 1994. № 97. P. 491–498.
2. *Мухачева С.В.* // *Экология*. 2007. № 3. С. 178–184.
3. *Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* // *Успехи. соврем. биологии*. 1998. Т. 118. № 5. С. 613–622.
4. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Gilyazov A.S., Kataev G.D.* // *Trends in Biodiversity Research*. N.Y.: Nova Sci. Publ., 2005. P. 81–101.
5. *Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Кшнясев И.А.* // *Экология*. 2010. № 6. С. 452–458.
6. *Asfora P.H., Pontes A.R.M.* // *Biota Neotrop*. 2009. V. 9. № 1. P. 31–35.
7. *Шилова С.А.* // *Успехи соврем. биологии*. 1999. Т. 119. № 5. С. 487–503.
8. *Umetsu F., Pardini R.* // *Landsc. Ecol*. 2007. V. 22. P. 517–530.
9. *Burel F., Baurdy J., Bulet A., et al.* // *Acta Teriol*. 1988. V. 19. № 1. P. 47–60.
10. *Fisher C., Thies C., Tschardt T.* // *Biol. Conserv*. 2011. V. 144. P. 1130–1136.
11. *Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* *Impact of Point Polluters on Terrestrial Biota. Comparative Analysis of 18 contaminated areas*. Dordrecht etc.: Springer, 2009. 500 p.
12. *Gotelli N.J., Colwell R.K.* // *Ecol. Lett*. 2001. V. 4. № 4. P. 379–391.
13. *Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л.* // *ДАН*. 2012. Т. 442. № 1. С. 139–141.