УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

ТОМ 118 1998 ВЫП. 5

УДК 574 : 599.32 : 504.7.05

© 1998 г. *Л.Е. ЛУКЬЯНОВА, О.А. ЛУКЬЯНОВ*

РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВ И ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕХНОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ. I. СООБЩЕСТВА

Обсуждаются закономерности изменения структуры сообществ мелких млекопитающих при усилении негативных факторов вследствие производственной деятельности человека. Показано, что поллютанты действуют на сообщества в основном опосредованным путем, через изменение экологической емкости и мозаичности среды обитания. При этом реакции сообществ мелких млекопитающих на факторы техногенного воздействия зависят как от природы самих факторов, так и от экологической специфики сообществ.

ВВЕДЕНИЕ

Согласно определению, предложенному в рамках Международной биологической программы, к мелким млекопитающим относятся млекопитающие, масса которых в дефинитивном состоянии не превышает 5 кг [40]. Данная группа организмов является традиционным модельным объектом исследований широкого спектра проблем теоретической и прикладной экологии. Выбор этой группы млекопитающих, в которую входят преимущественно грызуны и насекомоядные, связан с их значительной ролью в экосистемах, широким распространением и хорошей изученностью в популяционном и ценотическом отношениях [1, 3, 7, 18, 23, 32, 34–36].

Мелкие млекопитающие относятся к консументам первого и второго порядков, они играют существенную роль в биологическом круговороте, выполняя функцию биокатализаторов [16, 17], что в конечном итоге может влиять на самоочистительные свойства экосистем [14]. На надорганизменном уровне организации мелкие млекопитающие в силу их биологических особенностей реагируют главным образом на вторичные, опосредованные эффекты техногенных загрязнений, связанные с нарушением среды обитания [9, 10, 24–26, 42]. Техногенные поллютанты могут оказывать и прямое воздействие на структуру сообществ и популяций мелких млекопитающих вследствие гетерогенности в отношении накопления токсичных элементов на видовом и популяционных уровнях [4–6, 24, 30, 31, 42].

Исследование влияния техногенных факторов на мелких млекопитающих важно и в чисто теоретическом плане, поскольку, с одной стороны, напрямую связано с разработкой фундаментальных проблем биоразнообразия и поддержания популяционной устойчивости [37], а с другой, касается одной из интереснейших групп организмов, являющихся форпостом прогрессивной эволюции [8, 12, 44]. Очевидно, что выпадение млекопитающих из нарушенных экосистем представляет собой не только потерю их биоразнообразия и устойчивости, но и более глубокую деградацию, связанную с утратой естественной эволюционной перспективы.

Большинство работ по влиянию техногенных факторов на мелких млекопитающих выполнено на клеточном, тканевом и организменном уровнях, и лишь незначительная их часть касается популяционного и ценотического уровней организации в природной среде обитания [43, 45]. При этом число комплексных специальных исследований по

воздействию техногенных загрязнителей на сообщества и популяции мелких млекопитающих к настоящему времени очень мало [10, 11, 19, 24, 25, 26, 29].

Цель данной работы – выявление основных реакций сообществ и популяций мелких млекопитающих на ухудшение качества среды, вызванное воздействием техногенных факторов.

НАТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Влияние техногенных факторов на ценотические характеристики мелких млекопитающих изучали в бесснежные сезоны 1987–1989 гг. в районах Среднего Урала, подверженных воздействию предприятий медеплавильного производства (Среднеуральского медеплавильного завода и Кировградского медеплавильного комбината). Для этих целей были выбраны зоны техногенного воздействия, располагающиеся вблизи предприятий. В качестве контроля (фона) использована территория Висимского заповедника, которую в данном случае правомочно рассматривать как зону регионального фона. Сообщества мелких млекопитающих исследовались на трансектах, расположенных на разном удалении от источников техногенного загрязнения в производных (опыт), коренных и условно-коренных (контроль) темнохвойных островных лесах. Такой подход позволяет оценивать влияние совокупной (прямой и опосредованной) техногенной нагрузки на сообщества мелких млекопитающих.

Вблизи источников техногенного воздействия качество местообитаний мелких лесных млекопитающих существенно снижено, главным образом, за счет сокращения кормовых и защитных ресурсов. Уменьшение емкости местообитаний в данном случае вызвано техногенной деградацией лесных фитоценозов: уменьшением плотности, полноты и запасов древостоя, сомкнутости крон, плотности подроста, увеличением доли сухостоя, сокращением доли крупнотравья, разнотравья и замещением лесных видов травянистых растений луговыми и эксплерентами. Местообитания при этом, как правило, значительно инсуляризированы. По мере удаления от источников загрязнения качество среды повышается вслед за улучшением состояния лесных насаждений. Ведущим фактором деградации лесных фитоценозов в данном случае является загрязнение отходами предприятий медеплавильного производства [9, 27].

В зонах максимального загрязнения содержание тяжелых металлов в кормовых объектах мелких млекопитающих (анализ содержимого желудков) повышено в сравнении с контролем: меди – в 25 раз, цинка – в 2,6 раза и кадмия – в 3 раза. Вследствие этого концентрации элементов во внутренних органах мелких млекопитающих на техногенных территориях были достоверно выше, чем на фоновой. Различия по содержанию цинка в печени и почках рыжей полевки составляли, соответственно, 1,2 и 1,3, меди – 2,3 и 1,9, кадмия – 4,4 и 2,6 раза [24, 42]. Сходные результаты в дальнейшем были получены Мухачевой и Безелем [28–31], изучавшими характер накопления тяжелых металлов в кормовых рационах, органах и тканях мелких млекопитающих в данных местообитаниях.

Мелких млекопитающих отлавливали и учитывали методом ловушко-линий. На каждой линии размещали по 50–200 ловушек на 5–10 суток. Линии ловушек располагали в западном направлении от промышленных предприятий, преимущественно в островных темнохвойных лесах. Расстояние между давилками в линиях – 10 м. В качестве приманки использовали кедровый орех – один из наиболее предпочитаемых естественных кормовых объектов мелких лесных млекопитающих. Состояние этого корма не зависит от погодных условий. В отсутствие осадков по своей привлекательности кедровый орех приближается к стандартной приманке (черный хлеб, поджаренный в растительном масле), а в дождливые дни – существенно превосходит ее. Проверку ловушек проводили ежедневно, в утренние часы. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поимок животных и служило основой для дальнейшего количественного анализа ценотических и популяционных показателей. В целях стандартизации для характеристики видового разнообразия и обилия мелких млекопитающих использованы данные, полученные

только по первым пяти суткам отлова. В ходе полевых исследований отработано около 36 тыс. ловушко-суток (из них около 20,5 тыс. на техногенных, 15,5 тыс. – на фоновой территориях) и отловлено 4317 экз. мелких грызунов и насекомоядных (961 – на техногенных и 3356 – на фоновой территориях) тринадцати видов.

ФЕНОМЕНОЛОГИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СООБЩЕСТВ

Сообщества мелких млекопитающих представляют собой надорганизменные биосистемы, которые сформировались в ходе естественного эволюционного процесса в тех или иных условиях физико-географической среды и характеризуются определенным набором и долевым участием видов, позволяющим наиболее полно осваивать ресурсы среды. Техногенные загрязнения оказывают как прямое, так и опосредованное влияние на сообщества мелких млекопитающих путем видоспецифической элиминации особей и изменения качественных и количественных характеристик местообитаний видов. Разделение прямых и опосредованных эффектов этих загрязнений, как правило, осуществимо только в теоретических рассуждениях, тогда как в натурных исследованиях оно либо практически невозможно, либо не имеет смысла. В практических ситуациях, как правило, анализируется совокупная техногенная нагрузка на сообщества и популяции мелких млекопитающих [2, 10, 11, 19, 20–22, 24–26, 28, 29, 31, 41, 42].

Для характеристики сообществ мелких млекопитающих использовали список видов, их долевое участие, суммарное обилие видов на 100 ловушко-суток, видовое разнообразие и долю редких видов. В качестве мер видового разнообразия и доли редких видов применяли показатели, предложенные Животовским [15].

Анализ сообществ мелких млекопитающих на техногенных и фоновой территориях (таблица) показывает, что число и набор видов на сравниваемых территориях различаются. На техногенных территориях за период исследования зарегистрировано 13 видов мелких грызунов и насекомоядных, в то время как на фоновой – 10. Показатель сходства видового списка по Серенсену [33] между данными сообществами составил 0,7. Различия в видовом составе были обусловлены, во-первых, исчезновением на техногенных территориях красно-серой полевки – одного из типичных обитателей естественных ландшафтов Среднего Урала, "привязанного" к хвойным коренным лесам, и, во-вторых, появлением типичных представителей антропогенного ландшафта – полевой мыши и обыкновенной полевки. Последние два вида на Среднем Урале заселяют, как правило, долгопроизводные типы леса, придерживаясь открытых, осветленных местообитаний (опушки, просеки, вырубки и др.). Дополнительно к этому Герасимовым и Мухачевой [11] отмечена полная элиминация кротов в зонах интенсивного загрязнения, что, по всей видимости, обусловлено в первую очередь резким снижением численности их основного кормового объекта – дождевых червей и беспозвоночных [9]. Хорошо известно, что недостаток пищи кроты переносят плохо и быстро погибают [13].

Увеличение набора видов на техногенных территориях по сравнению с заповедной еще более четко регистрируется показателем видового разнообразия μ. Величина последнего для сообществ на техногенных территориях ($\mu = 7{,}0$) вдвое выше, чем на фоновой ($\mu = 3{,}4$; $p < 0{,}001$). Доля редких видов h в техногенных зонах, наоборот, существенно сокращается – с 0,6 (фон) до 0,3 ($p < 0{,}001$).

Относительный размах показателей видового разнообразия и доли редких видов между сообществами животных техногенных и фоновой территории (соответственно, 68 и 57%) значительно превосходил относительный размах этих показателей внутри сообществ по годам (соответственно, 25 и 34%). Последнее подчеркивает существенную значимость совокупного техногенного воздействия в формировании видового разнообразия и структуры сообществ мелких млекопитающих. При этом необходимо подчеркнуть, что различие ценотических характеристик мелких млекопитающих на сравниваемых территориях обусловлено прежде всего не прямым, а опосредованным

Структура сообществ мелких млекопитающих на техногенных (А) и фоновых (В) территориях (Средний Урал)

Показатель	1987 г.		1988 г.		1989 г.		Σ	
	А	В	А	В	А	В	А	В
Доля вида, %								
Clethrionomys glareolus	46,2	75,7	58,2	87,9	57,4	87,1	55,1	85,8
C. rufocanus	–	6,8	–	3,6	–	3,2	–	3,8
C. rutilus	11,5	0,4	10,6	0,5	5,6	0,5	9,3	0,5
Microtus oeconomus	–	0,4	7,8	0,5	1,5	0,5	4,7	0,5
M. agrestis	–	–	3,1	–	3,6	0,4	2,7	0,2
M. arvalis	7,7	–	0,6	–	1,5	–	2,0	–
Apodemus agrarius	7,7	–	3,6	–	1,5	–	3,7	–
A. sylvaticus	1,0	0,4	5,6	–	13,3	0,4	7,1	0,2
Sicista betulina	2,9	–	0,3	–	–	–	0,6	–
Sorex araneus	3,9	5,1	3,9	5,3	8,2	4,6	5,2	4,9
S. isodon	–	–	–	0,2	0,5	1,4	0,2	0,8
S. minutus	1,9	1,3	0,6	–	–	0,1	0,6	0,2
Neomys fodiens	4,8	–	–	–	–	–	0,8	–
Σ	100	100	100	100	100	100	100	100
Число особей (n)	104	235	359	580	195	854	658	1669
Видовое разнообразие (μ)	7,6	3,9	6,8	2,8	6,4	3,5	7,0	3,4
Доля редких видов (h)	0,24	0,51	0,38	0,60	0,36	0,65	0,32	0,59
Обилие на 100 лов.-сут	1,7	7,4	7,6	31,9	9,8	53,4	6,4	30,9
Число ловушко-суток	6000	3175	4700	1600	2000	1600	12700	6375

влиянием на импактные сообщества поллютантов медеплавильного производства, вызывающих деградацию лесных фитоценозов и как следствие – изменение местообитаний (горизонтальных ниш) мелких лесных млекопитающих.

Абсолютным доминантом среди видов на изученных территориях на момент исследований являлась рыжая полевка[1] (таблица). Но ее роль в техногенных сообществах значительно снижена (56%) в сравнении с заповедными (86%), что обусловлено деградацией лесов, приводящей, с одной стороны, к сокращению количества местообитаний доминирующего вида и ухудшению их качества, а с другой – к созданию более благоприятной среды для сателлитных видов, экологически связанных с антропогенным ландшафтом. Таким образом, в результате действия совокупной техногенной нагрузки на исходно монодоминантные сообщества мелких млекопитающих степень доминирования основного вида в трансформированных сообществах снижается, а роль редких сателлитных видов возрастает и они по долевому участию достигают статуса обычных видов. В условиях техногенного загрязнения существенно снижается суммарное обилие видов – усредненное обилие мелких млекопитающих по годам на техногенных территориях в сравнении с фоном меньше в 5 раз (с 31 до 6 особей на 100 ловушко-суток; $p < 0{,}001$). При этом относительный размах обилия между фоном и техногенными сообществами (132%) соизмерим с соответствующим межгодовым размахом внутри сообществ (137%), что подчеркивает примерно одинаковое влияние факторов естественного и техногенного лимитирования на обилие мелких млекопитающих в техногенной среде.

Таким образом, сравнительный анализ сообществ мелких млекопитающих зон техногенного воздействия и заповедной территории показывает, что техногенные

[1] Следует отметить, что более высокое обилие рыжей полевки по сравнению с другими видами в коренных и условно-коренных темнохвойных лесах Висимского заповедника связано с тем, что эти леса имеют островной характер и окружены производными лесами, возникшими на месте вырубок; для сплошных темнохвойных лесов это, как правило, не характерно.

факторы значительно влияют на видовое разнообразие и обилие Micromammalia. Основной вклад в изменение экологических характеристик этой группы животных вносит опосредованное воздействие техногенных загрязнений, через разрушение естественной среды обитания видов, в первую очередь через деградацию темнохвойных лесов, основной лесообразующей формации таежной зоны Урала. В связи с этим изменяется как видовой состав, так и долевое участие и обилие видов в сообществах мелких млекопитающих и они значительно трансформируются. Роль доминирующего по численности вида в темнохвойных островных лесах – рыжей полевки – существенно снижается, его место занимают сателлитные виды – приверженцы антропогенных ландшафтов.

В результате деградации естественных экосистем, с одной стороны, снижается общая экологическая емкость среды и уменьшается суммарное обилие всех видов сообщества, а с другой – возрастает разнообразие и мозаичность местообитаний мелких млекопитающих за счет расширения площади производных лесов, что в конечном итоге приводит к увеличению как видового разнообразия, так и выровненности видов. Заметим, что такой характер зависимости параметров разнообразия сообществ от степени загрязнения является весьма приближенным и в значительной степени обусловленным дихотомической градацией территорий по степени техногенной нагрузки (опыт – контроль). Наиболее вероятный в данном случае вид зависимости видового разнообразия и выровненности видов от степени техногенной нагрузки Λ-образный. В соответствии с ним можно ожидать наименьших значений видового разнообразия и выровненности видов в сообществах мелких млекопитающих в зонах значительного техногенного загрязнения, максимальных – при умеренных и слабых нагрузках и средних – на фоновых территориях. Но вследствие того что зоны значительного техногенного загрязнения находятся, как правило, на расстоянии до 2–3 км от источника выброса, исследования в них не проводятся, поскольку территория занята производственными постройками, а среда разрушена хозяйственной деятельностью. Из-за выпадения данных зон из общего анализа и наблюдается описанный выше характер зависимости параметров разнообразия сообществ от степени загрязнения среды.

Во многом сходные результаты относительно реакций сообществ мелких млекопитающих на факторы техногенного загрязнения в данных районах получены Мухачевой и Герасимовым [11, 29]. Эти исследования еще раз продемонстрировали, что именно техногенное загрязнение является тем ключевым фактором, который определяет как обилие, так и видовую структуру сообществ мелких млекопитающих на импактных территориях.

Христов с соавт. [38, 39] изучали видовой состав и обилие мелких млекопитающих в окрестностях медеплавильного и металлургического комбинатов в Болгарии. В непосредственной близости от медеплавильного комбината (до 500 м) наблюдалось полное отсутствие животных, два вида мелких млекопитающих (обыкновенная лесная и желтогорлая лесная мыши) были отмечены на расстоянии 600–700 м. По мере удаления от источника эмиссии видовое разнообразие увеличилось до 12 видов грызунов и насекомоядных. Вблизи комбината обилие мелких млекопитающих было в несколько раз ниже (1–4 экз./100 лов.-сут), чем на фоновом участке (12–19 экз./100 лов.-сут). В отличие от этого в окрестностях металлургического комбината не зафиксировано какого-либо изменения обилия животных.

На примере комплексных долговременных исследований Катаева [19–22, 41] проанализируем реакцию сообществ мелких млекопитающих на техногенное загрязнение среды в экстремальных условиях Заполярья. Эти работы проводятся с 1977 г. в центральной части Кольского полуострова (подзона северной тайги) в охранной зоне Лапландского заповедника на территориях, подверженных техногенному загрязнению медно-никелевого комбината "Североникель", одного из наиболее мощных источников техногенной эмиссии в Северной Европе [19, 41]. В качестве контроля выбраны территории центральных районов заповедника, в которых ход естественных природных

процессов почти не нарушен. Для изучения биологии мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия заложено пять станций, расположенных на разном расстоянии от источника воздействия: I – 3,5, II – 19, III – 22,5, IV – 31 и V – 38 км.

На этих станциях в период с 1977 по 1982 г. зарегистрировано десять видов мелких млекопитающих: обыкновенная, средняя и малая бурозубки, обыкновенная кутора, красно-серая, рыжая, красная и темная полевки, полевка-экономка и норвежский лемминг [19]. При этом по мере приближения к источнику эмиссии наблюдалось устойчивое сокращение числа видов в сообществах мелких млекопитающих. Так, на V станции, лежащей вне факела рассеивания техногенных выбросов, обнаружены все десять видов мелких млекопитающих, на IV станции наблюдается выпадение из сообщества рыжей полевки, на III и II станциях – рыжей и красной полевок, на I станции в уловах отсутствовали рыжая и красная полевки, обыкновенная, средняя и малая бурозубки, обыкновенная кутора. Отметим, что в данном регионе доминирующими по численности видами являются красно-серая полевка, обыкновенная бурозубка и норвежский лемминг, составляющие в сумме от 82 до 86% всего населения мелких млекопитающих. Судя по пространственной динамике обилия фонового вида – красно-серой полевки, общее обилие мелких млекопитающих по мере приближения к источнику эмиссии сокращалось примерно в 5 раз.

Выпадение видов мелких млекопитающих из импактных сообществ Катаев [21] связывает в первую очередь с деградацией соответствующих кормовых ресурсов (эпифитных лишайников и зеленых мхов для рыжей и красной полевок, почвенных беспозвоночных и насекомых для бурозубок), что служит иллюстрацией ключевой роли факторов опосредованного влияния техногенных загрязнений на сообщества мелких млекопитающих.

Приведенные данные свидетельствуют о большей подверженности маргинальных сообществ мелких млекопитающих в сравнении с сообществами умеренных широт воздействию факторов техногенного загрязнения. В условиях возрастающей техногенной нагрузки видовое разнообразие и суммарное обилие видов маргинальных сообществ сокращаются более существенно, а эффект проявляется на большем удалении от источника воздействия (по данным Катаева и др. [41] – на расстоянии до 50 км, тогда как для сообществ умеренных широт, по нашим оценкам[2] – до 10–20 км).

Проанализируем феноменологию воздействия нефтяного загрязнения на сообщества мелких млекопитающих, используя результаты комплексных исследований Гашева [10], проведенных в районах интенсивной добычи нефти Среднего Приобья в 1987–1990 гг.

В сообществах мелких млекопитающих на нефтезагрязненной территории было зарегистрировано 17 видов мелких млекопитающих, тогда как в контрольных – 20. Индекс видового разнообразия Шеннона в контрольных сообществах оказался на 12% выше, чем в импактных, тогда как индекс выровненности Пилу последних составил 94% от контрольных. На загрязненных участках отмечено появление видов-синантропов (домовая мышь, серая крыса), отсутствующих в контроле. Нефтезагрязнения помимо прямого токсического действия некоторых углеводородов на организм животных оказывали и целый комплекс опосредованных биоценотических воздействий, в первую очередь через изменение кормозащитных условий среды обитания мелких млекопитающих: повреждение и гибель древостоя, увеличение захламленности, снижение проективного покрытия и видового разнообразия травянистых растений, возрастание доли злаков, осок и ситниковых в общем проективном покрытии, уменьшение доли мхов, повышение температуры подстилки и поверхности почвы, снижение обилия почвенной мезофауны.

Большее разнообразие видов мелких млекопитающих в импактных сообществах отмечалось, если контроль был представлен сравнительно обедненными биотопами

---

[2] В предположении умеренной рекреационной нагрузки, которая в данном случае специально не анализировалась.

(сосняки сфагновый, лишайниковый), а также если при разливах на загрязненных территориях происходило благоприятное для мелких млекопитающих изменение ландшафта (увеличение захламленности, разнообразия кормов и т.д.). В тех же ситуациях, при которых ведущую роль играет загрязнение или контроль представлен сравнительно богатыми биотопами, в импактных сообществах наблюдалось снижение видового разнообразия. Таким образом, реакция видового разнообразия мелких млекопитающих на нефтяное загрязнение в существенной степени зависит от специфики сообществ. При воздействии нефтезагрязнений на исходно богатые в видовом отношении сообщества мелких млекопитающих их видовое разнообразие снижается, тогда как при загрязнении сравнительно обедненных сообществ оно возрастает.

Доминирующими видами в импактных и контрольных сообществах Micromammalia были красная полевка и обыкновенная бурозубка. На территории нефтезагрязнений в нарушенных сообществах индекс доминирования Симпсона оказался на 27,3% выше, чем в контрольных. Численность мелких млекопитающих в целом на загрязненных нефтью территориях была ниже, чем в контроле (коэффициент корреляции обилия и степени загрязнения почвы составил –0,72 ± 0,09), при этом максимальные различия установлены в годы высокой численности животных. Наибольшие изменения наблюдались для показателя общего обилия насекомоядных, которое на загрязненных участках в течение всех лет было вдвое и более раз меньше такового в контроле, что, по мнению Гашева [10], свидетельствует о большей чувствительности этой группы к нефтяному загрязнению в сравнении с грызунами. Следовательно, биоиндикаторами нарушения среды под воздействием нефтяного загрязнения могут служить такие экологические показатели, как доля и общая численность насекомоядных в сообществах мелких млекопитающих.

Гашевым [10] отмечена также более существенная элиминация водных или околоводных млекопитающих (кутора, ондатра, водяная полевка) в сравнении с наземными формами. Так, если в пойменных биотопах, ежегодно промываемых паводковыми водами, численность и разнообразие наземных мелких млекопитающих вблизи нефтедобывающих кустов значительны [2], то численность ондатры в таких местах в 1,5–2 раза ниже, чем в удаленных от промысла. Следовательно, доля и обилие околоводных форм в сообществах мелких млекопитающих может служить еще одним показателем степени нарушенности этих систем под действием нефтяных загрязнений.

Таким образом, результаты сравнительного анализа сообществ мелких млекопитающих в зонах нефтяного загрязнения и контроля в условиях Среднего Приобья показывают, что этот фактор является определяющим в формировании видового разнообразия и обилия мелких млекопитающих импактных сообществ. В результате снижения экологической емкости среды в условиях нефтезагрязнений общее обилие мелких млекопитающих снижается, видовое разнообразие и выровненность видов в сообществе также претерпевают существенные изменения. Реакция мелких млекопитающих на данный фактор зависит от экологической специфики видов. Консументы более высокого порядка (насекомоядные) и околоводные виды демонстрируют большую чувствительность к нефтяному загрязнению. Биоиндикаторами техногенной пессимизации среды, вызванной нефтяным загрязнением, могут быть такие ценотические показатели, как общее обилие мелких млекопитающих, а также долевое участие и обилие насекомоядных и околоводных видов в сообществах мелких млекопитающих. Из видов, наиболее чувствительных к нефтяным загрязнениям в районе Среднего Приобья, по мнению Гашева [10], является обыкновенная бурозубка.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный выше анализ реакций сообществ мелких млекопитающих на техногенные воздействия позволяет заключить, что они в значительной степени определяются как внутренней природой ценоза (спецификой его структурно-функциональной

организации и пространственной локализацией), так и интенсивностью возмущающих факторов. Основной механизм воздействия техногенных загрязнителей на сообщества заключается в их опосредованном влиянии на экологическую емкость и структурированность среды. В результате уменьшения экологической емкости снижается суммарное обилие видов сообщества, тогда как видовое разнообразие сообщества, в зависимости от изменения структурированности среды, либо снижается, либо возрастает. В сообществах мелких млекопитающих с исходно высоким уровнем доминирования (моно- или бидоминантные системы с малым числом видов) при воздействии на них стрессирующих факторов слабой или умеренной интенсивности, как правило, наблюдается увеличение видового разнообразия, обусловленное возрастанием мозаичности изначально гомогенной среды. При значительных техногенных нагрузках видовое разнообразие данных сообществ вновь сокращается за счет гомогенизации (как предельный случай инсуляризации) среды обитания. Эта реакция также наблюдается в маргинальных сообществах мелких млекопитающих в экстремальных естественных условиях существования и при умеренных нагрузках, в силу повышенной уязвимости этих сообществ. В сообществах с низкой исходной степенью доминирования ("богатых" в видовом отношении), свидетельствующей об исходно высокой степени гетерогенности среды, можно ожидать снижения видового разнообразия сообществ по мере увеличения техногенной нагрузки.

Реакция мелких млекопитающих на техногенные загрязнители в большой степени зависит от экологической специфики видов. На пессимизацию среды в результате техногенного воздействия в первую очередь реагируют такие ценотические характеристики, как показатели суммарного обилия видов мелких млекопитающих в сообществе (оценки плотности, абсолютной и относительной численности, встречаемости, заселенности территории и т.д.), которые связаны с техногенной нагрузкой отрицательной зависимостью. В качестве частных индикаторов состояния сообществ мелких млекопитающих могут быть использованы показатели видового разнообразия, выровненности и числа видов в сообществе, а также показатели, отражающие долевое участие и обилие видов разных экологических групп в сообществе мелких млекопитающих (насекомоядных, околоводных, эври- и стенобионтных, синантропных и т.д.). Отклик частных характеристик сообществ на техногенную пессимизацию среды будет в существенной мере зависеть как от природы техногенных факторов воздействия, так и от экологической специфики сообществ.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 97-04-48061, 97-04-48082).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 286 с.
2. *Балахонов В.С., Лобанова Н.А.* // Млекопитающие в системе природопользования на Урале: Проблемы териологии на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 6.
3. *Башенина Н.В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
4. *Безель В.С.* Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 129 с.
5. *Безель В.С., Большаков В.Н., Воробейчик Е.Л.* Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 81 с.
6. *Безель В.С., Оленев Г.В.* // Экология. 1989. № 3. С. 40.
7. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
8. *Валентайн Д.У.* // Эволюция. М.: Мир, 1980. С. 149.
9. *Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. 280 с.
10. *Гашев С.Н.* Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитаю-

щих Среднего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1991. 26 с.
11. *Герасимов А.А., Мухачева С.В.* // Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. С. 205.
12. *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
13. *Гуреев А.А.* Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 503 с.
14. *Динесман Л.Г., Соколов В.Е., Шилов И.А.* // Биосфера и ее ресурсы. М., 1971. С. 181.
15. *Животовский Л.А.* // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828.
16. *Злотин Р.И., Ходашова К.С.* // Проблемы биоценологии. М.: Наука, 1973. С. 105.
17. *Злотин Р.И., Ходашова К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.
18. *Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
19. *Катаев Г.Д.* // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 90.
20. *Катаев Г.Д.* // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Ч. 2. М.: ВТО АН СССР, 1987. С. 89.
21. *Катаев Г.Д.* // Экотоксикология и охрана природы: Тез. докл. респ. совещ. Рига, 1988. С. 195.
22. *Катаев Г.Д.* // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. Вып. 5. С. 223.
23. *Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. 59 с.
24. *Лукьянова Л.Е.* Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1990. 24 с.
25. *Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., Пястолова О.А.* // Экология. 1994. № 3. С. 69.
26. *Лукьянова Л.Е., Пястолова О.А., Лукьянов О.А., Микшевич Н.В.* // Экология. 1990. № 2. С. 53.
27. *Махнев А.К., Мамаев С.А.* // Проблемы создания защитных насаждений в условиях техногенных ландшафтов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 3.
28. *Мухачева С.В.* // Биота Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1994. С. 35.
29. *Мухачева С.В.* Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1996. 25 с.
30. *Мухачева С.В., Безель В.С.* // Вестн. Днепропетровского ун-та. Биология и экология. 1993. Вып. 1. С. 151.
31. *Мухачева С.В., Безель В.С.* // Экология. 1995. № 3. С. 237.
32. *Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
33. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
34. *Петрусевич К., Гродзиньский В.* // Экология, 1973. № 6. С. 5.
35. *Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие. Т. 1. Свердловск: УФ АН СССР, 1963. 132 с.
36. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
37. *Шилова С.А.* // Экология популяций: структура и динамика. М.: Наука, 1995. С. 144.
38. *Христов Л., Стоянов Д.* // Екология. 1977. № 3. С. 45.
39. *Христов Л., Стоянов Д.П., Костова В.Ц.* // Екология. 1985. № 15. С. 20.
40. *Bourliere F.* // Small Mammals: their productivity and population dynamics. New York – London, 1975. P. 1.
41. *Kataev G.D., Soumela J., Palokangas P.* // Oecologia. 1994. V. 97. P. 491.
42. *Lukyanova L., Lukyanov O., Pjastolova O.* // Pol. ecol. studies. 1994. V. 20. № 3–4. P. 233.
43. *McBee K., Bickham J.W.* // Current mammology. 1990. V. 2. P. 37.

44. *Whittaker R.H.* // Science. 1969. № 163. P. 150.
45. *Wren Ch.D.* // Environ. monit. and assessment. 1986. V. 6. P. 127.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

L.E. LUKYANOVA, O.A. LUKYANOV

RESPONSE OF SMALL MAMMAL COMMUNITIES AND POPULATIONS TO TECHNOGENIC EFFECTS I. COMMUNITIES

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

Responses of small mammal communities to influence of various technogenic loads are analyzed based on the data of natural investigations. The main mechanism of acting the pollutants on animal communities consists in their indirect influence on the ecological capacity and mosaicity of the environment. The total species abundance is reduced due to decreasing the ecological capacity, whereas the species diversity of communities falls or increases depending on changes in the environmental mosaicity. In the mammal communities with initial high level of dominance, as a rule, the species diversity increases when negative factors are of weak or moderate intensity. Under significant technogenic loads the diversity is reduced once again. Generally, the response of particular characteristics in small mammal communities is related both to the genesis of factors and ecological specificity of the communities.