

ЭКОЛОГИЧЕСКИ ДЕСТАБИЛИЗИРОВАННАЯ СРЕДА: ВЛИЯНИЕ НА НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2004 г. Л. Е. Лукьянова, **О. А. Лукьянов**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул.8 Марта, 202*

Поступила в редакцию 23.12.2002 г.

Проведен анализ состояния населения мелких млекопитающих, обитающих в лесных биогеоценозах на заповедной территории Среднего Урала, с 1987 по 2002 гг. За исследуемый период среда обитания животных была дестабилизирована в результате воздействия ветровала и пожара. Выполнено количественное описание средовых характеристик микроучастков обитания животных на разных стадиях состояния среды. Выявлены изменения в циклике многолетней динамики численности доминирующих видов лесных полевок под воздействием дестабилизирующих факторов. Показано перераспределение доминирования видов по обилию.

Ключевые слова: экологически дестабилизированная среда, анемогенная сукцессия, пирогенная сукцессия, обилие вида, динамика численности видов, видовое разнообразие, мелкие млекопитающие.

Концепция “экологически дестабилизированной среды” была предложена и развита В.С. Залетаевым (1988, 1989). Существование биогеоценозов в условиях повышенно неустойчивой, дестабилизированной среды, отличающейся супердинамичностью, множественными нарушениями механизмов ее организованности, повышенной экологической дифференцированностью и сукцессионностью процессов, часто сопровождается экстремальным состоянием ряда звеньев природных систем. Важной особенностью экологически дестабилизированной природной среды является существование организмов и их сообществ в предельных режимах биологических возможностей, смещением их биологических ритмов (Залетаев, 1989).

По своему происхождению, отражающему в природе “функционально важные” факторы лимитирования, экологически дестабилизированные среды могут быть подразделены на естественные и антропогенные. Несмотря на различия в генезисе дестабилизирующих факторов, характер отклика биоты на вызываемые ими нарушения имеет много общего. Дестабилизированные среды естественного генезиса периодически возникают в результате кратковременных природных пертурбаций (ветровалы, наводнения, пожары, засуха и т.д.). Воздействия стихийных природных катастроф на млекопитающих по внезапности и незакономерности, на наш взгляд, сходны с катастрофическим воздействием техногенных процессов, когда традиционные адаптивные ответы живых организмов на изменяющиеся условия среды не успевают сформироваться, а выживание определен-

ной части населения возможно вследствие разнокачественности по устойчивости к действию повреждающих внешних факторов (Шилова, 1995, 1999). Экологические последствия таких воздействий на биоту имеют обратимый характер.

Ранее нами на примере модельной группы мелких млекопитающих было показано, что факторы техногенной природы воздействуют на население грызунов и насекомоядных опосредованно, через разрушение основных местообитаний животных. Это отражается в первую очередь на значениях ценотических и популяционных показателей (Лукьянова, 1990; Лукьянова, Лукьянов, 1998а, б; Lukyanova et al., 2000). Воздействие дестабилизирующих факторов естественного генезиса на население мелких млекопитающих происходит также через изменение характеристик среды обитания животных, поэтому возможен поиск аналогичных ответных реакций особей различных видов на данный тип нарушения. Проблема комплексного воздействия на сообщества и популяции мелких млекопитающих нарушающих факторов естественной природы в настоящее время изучена недостаточно, что и определило цель данной работы - исследовать реакцию *Microtammalia* на экологическую дестабилизацию среды, вызванную факторами естественного генезиса (ветровал, пожар).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в бесснежный период с 1987 по 2002 гг. на территории Висимского

Таблица 1. Характеристика местообитаний мелких млекопитающих на различных стадиях состояния среды в пробных квадратах (10 м²) по десяти количественным признакам (в скобках – стандартное отклонение)

| Признаки | До нарушения | После нарушения |
|--|--------------------|----------------------------------|
| Площадь участка, м ² : покрытая мхом | 3.11 ± 0.17 (2.40) | 0.49 ± 0.11* (1.55) |
| травой | 1.85 ± 0.05 (0.74) | 2.69 ± 0.13** (1.77) |
| кустарником | 1.70 ± 0.11 (1.57) | 2.41 ± 0.13** (1.88) |
| лежащими стволами деревьев | 0.63 ± 0.05 (0.76) | 1.38 ± 0.09** (1.22) |
| веточным опадом | 0.08 ± 0.01 (0.13) | 0.14 ± 0.01** (0.19) |
| Общая численность подроста древесных пород на участке, экз. | 1.54 ± 0.11 (1.60) | 0.39 ± 0.05** (0.74) |
| Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м ² | 0.42 ± 0.06 (0.91) | 0.08 ± 0.003** (0.04) |
| Площадь поперечного сечения оснований пней и сухих стволов, м ² | 0.30 ± 0.07 (0.95) | 0.58 ± 0.18 ^{ns} (2.57) |
| Общая площадь вывала, м ² | 0.06 ± 0.02 (0.33) | 0.19 ± 0.04** (0.50) |
| Расстояние точки отлова до укрытия, м | 0.35 ± 0.03 (0.43) | 0.28 ± 0.02 ^{ns} (0.33) |

Примечание: Признаки оценены по 200 повторностям, уровень значимости различий по *t*-критерию: ns – $p > 0.1$; * – $p < 0.01$; ** – $p < 0.001$.

государственного биосферного заповедника, расположенного в подзоне южной тайги Среднего Урала. На данной территории сложилась уникальная ситуация: в июне 1995 г. лесные биогеоценозы подверглись воздействию катастрофического ветровала, в июне 1998 г. площадь заповедника была вновь дестабилизирована в результате сильного пожара естественного происхождения, распространению и интенсивности которого способствовало наличие большого количества горючего материала, появившегося после ветровала. В результате мы имели редкую возможность проследить путь трансформации сообщества мелких млекопитающих за длительный временной период на различных сукцессионных стадиях лесных биогеоценозов.

Животных отлавливали и учитывали методом ловушко-линий. Давилки (200 шт.) расставляли через 10 м друг от друга на 5–10 суток. Биотопы, в которых были размещены ловушки, являлись участками коренного пихто-елового высокотравно-папоротникового типа леса и условно-коренного мелкотравно-вейникового пихто-ельника с примесью березы и осины. Проверку ловушек осуществляли ежедневно, в утренние часы. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поймок животных и служило основой для количественного описания микроместообитаний мелких млекопитающих.

Для экологического анализа состояния населения мелких млекопитающих на различных стадиях среды использовали следующие ценотические показатели: список видов, их доленое участие, суммарное обилие видов на 100 ловушко-суток. Видовую структуру сообщества оценивали по показателям видового разнообразия (μ) и доли редких видов (Животовский, 1980). Показатель, оценивающий долю редких видов сообщества (h), аналогичен показателю выравненности видов по

Пиелу (Pielou, 1966). В качестве популяционных показателей использовали индексы относительного обилия (I) и заселенности животными территории (F). Под общим обилием следует понимать меру совокупного обилия животных на всей исследуемой территории, включая и непригодные для обитания животных участки. Показатель заселенности (процент ловушек, попавших на территорию, населенную животными) отражает степень пригодности территории для вида (Лукьянова, 1990; Лукьянова, Лукьянов, 1992). Для анализа обилия и видового разнообразия были взяты данные только по первым пяти суткам отлова. Результаты отловов животных, приведенные в табл. 2 и 3, отражают состояние населения мелких млекопитающих за один период наблюдения каждого года (конец августа – начало сентября). В год воздействия пожара (1998) первые отловы животных на нарушенной территории были проведены в середине сентября, в последующие годы, кроме 2000 г., – дважды за сезон (в мае-начале июня и в сентябре). В табл. 4 приведены данные за сентябрь, на рис. 1–3 представлены результаты отловов животных за два периода, чтобы сравнить сезонную динамику численности доминирующих видов сообщества *Micromammalia* на различных стадиях состояния среды.

Известно (Ивантер, 1975; Большаков и др., 1996; Щипанов и др., 2000; Ивантер, Макаров, 2001), что отлов землероек давилками дает неполную информацию о численности этой группы сообщества мелких млекопитающих. Отметим, что мы оценивали численность бурозубок по результатам отловов в давилки лишь в сравнительном аспекте, для демонстрации годовых, биотопических и сезонных различий показателей обилия этой группы животных. Всего проанализировано 2849 экз. мелких грызунов и насекомыхядных 11 видов и отработано около 20 тыс. ловушко-суток.

Таблица 2. Видовой и количественный состав сообщества мелких млекопитающих на заповедной территории до воздействия дестабилизирующих факторов (*I* – обилие животных, ос./100 лов.-сут)

| Вид | 1987 г. | | 1988 г. | | 1989 г. | | 1990 г. | | 1991 г. | | 1992 г. | | 1993 г. | |
|---|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|
| | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 65 | 6.5 | 265 | 26.5 | 439 | 43.9 | 2 | 0.2 | 22 | 3.7 | 202 | 20.2 | 3 | 0.3 |
| <i>Cl. rufocanus</i> | 3 | 0.3 | 12 | 1.2 | 16 | 1.6 | 1 | 0.1 | 2 | 0.3 | 11 | 1.1 | – | – |
| <i>Cl. rutilus</i> | 1 | 0.1 | 3 | 0.3 | 3 | 0.3 | – | – | 1 | 0.1 | 3 | 0.3 | – | – |
| <i>Microtus agrestis</i> | – | – | 1 | 0.1 | 1 | 0.1 | – | – | – | – | 4 | 0.4 | – | – |
| <i>M. oeconomus</i> | – | – | 3 | 0.3 | 1 | 0.1 | – | – | 4 | 0.7 | 1 | 0.1 | – | – |
| <i>Apodemus uralensis</i> | – | – | – | – | 1 | 0.1 | 1 | 0.1 | – | – | 1 | 0.1 | – | – |
| <i>Sorex araneus</i> | 6 | 0.6 | 20 | 2.0 | 17 | 1.7 | – | – | 9 | 1.5 | 1 | 0.1 | 2 | 0.2 |
| <i>S. caecutiens</i> | 17 | 1.7 | 8 | 0.8 | 11 | 1.1 | – | – | – | – | – | – | 1 | 0.1 |
| <i>S. isodon</i> | 1 | 0.1 | – | – | 6 | 0.6 | – | – | – | – | 3 | 0.3 | 2 | 0.2 |
| <i>S. minutus</i> | 1 | 0.1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| Σ | 94 | 9.4 | 312 | 31.2 | 495 | 49.5 | 4 | 0.4 | 38 | 6.3 | 226 | 22.6 | 8 | 0.8 |
| Число видов | 7 | | 7 | | 9 | | 3 | | 5 | | 8 | | 4 | |
| Показатель видового разнообразия, μ | 3.99 ± 0.36 | | 3.18 ± 0.20 | | 3.16 ± 0.19 | | 2.91 ± 0.25 | | 3.86 ± 0.34 | | 2.99 ± 0.26 | | 3.86 ± 0.26 | |
| Доля редких видов, <i>h</i> | 0.43 ± 0.05 | | 0.55 ± 0.03 | | 0.65 ± 0.02 | | 0.03 ± 0.08 | | 0.23 ± 0.07 | | 0.63 ± 0.03 | | 0.03 ± 0.06 | |

Таблица 3. Видовой и количественный состав сообщества мелких млекопитающих на заповедной территории после воздействия ветровала (*I* – обилие животных, ос./100 лов.-сут)

| Вид | 1995 г. | | 1996 г. | | 1997 г. | | 1998 г. | |
|---|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|
| | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> | <i>n</i> | <i>I</i> |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 339 | 33.9 | 3 | 0.3 | 66 | 6.6 | 3 | 0.3 |
| <i>Cl. rufocanus</i> | 32 | 3.2 | 62 | 6.2 | 102 | 10.2 | 176 | 17.6 |
| <i>Cl. rutilus</i> | 12 | 1.2 | – | – | – | – | 1 | 0.1 |
| <i>Microtus agrestis</i> | 13 | 1.3 | – | – | – | – | – | – |
| <i>M. oeconomus</i> | 4 | 0.4 | – | – | 13 | 1.3 | 16 | 1.6 |
| <i>Sicista betulina</i> | 2 | 0.2 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Sorex araneus</i> | 100 | 10.0 | – | – | 9 | 0.9 | 63 | 6.3 |
| <i>S. caecutiens</i> | 20 | 2.0 | 3 | 0.3 | 58 | 5.8 | 1 | 0.1 |
| <i>S. isodon</i> | 18 | 1.8 | – | – | – | – | – | – |
| <i>S. minutus</i> | 2 | 0.2 | – | – | 2 | 0.2 | – | – |
| Σ | 542 | 54.2 | 68 | 6.8 | 250 | 25.0 | 260 | 26.0 |
| Число видов | 10 | | 3 | | 6 | | 6 | |
| Показатель видового разнообразия, μ | 5.52 ± 0.21 | | 1.89 ± 0.18 | | 4.59 ± 0.16 | | 2.58 ± 0.21 | |
| Доля редких видов, <i>h</i> | 0.45 ± 0.02 | | 0.37 ± 0.06 | | 0.24 ± 0.03 | | 0.57 ± 0.04 | |

Для оценки состояния среды обитания мелких млекопитающих были описаны микроучастки животных вокруг каждой точки отлова площадью 10 м² на основе методики, предложенной ранее (Буяльская и др., 1995). Отбор переменных, характеризующих состояние микроучастков, проводили с учетом исключения высоко- и среднекоррелирующих друг с другом параметров среды. Было отобрано 10 наиболее информатив-

ных показателей травянистого, кустарникового и древесного ярусов, мохового покрова, сухих стволов и пней, лежащих стволов, веточного опада, площади вывала, местоположения точки отлова до ближайшего укрытия. Описание микроучастков мелких млекопитающих было проведено на исследуемой территории до и после воздействия дестабилизирующих факторов.

Таблица 4. Видовой и количественный состав сообщества мелких млекопитающих на заповедной территории после воздействия пожара (*I* – обилие животных, ос./100 лов.-сут)

| Вид | 1998 г. | | 1999 г. | | 2000 г. | | 2001 г. | | 2002 г. | |
|--|-----------------------------------|-------------------------------|--|-------------------------------|--|-------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|--|-------------------------------|
| | контроль <i>n</i> (<i>I</i>) | гарь <i>n</i> (<i>I</i>) | кон- троль <i>n</i> (<i>I</i>) | гарь <i>n</i> (<i>I</i>) | кон- троль <i>n</i> (<i>I</i>) | гарь <i>n</i> (<i>I</i>) | контроль <i>n</i> (<i>I</i>) | гарь <i>n</i> (<i>I</i>) | кон- троль <i>n</i> (<i>I</i>) | гарь <i>n</i> (<i>I</i>) |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | 3 (0.6) | – | 5 (1.0) | – | 20 (4.0) | 19 (3.8) | 16 (3.2) | 52 (10.4) | 2 (0.4) | 4 (0.8) |
| <i>Cl. rufocanus</i> | 78 (15.6) | 43 (8.6) | 3 (0.6) | 1 (0.2) | 3 (0.6) | 1 (0.2) | 66 (13.2) | 30 (6.0) | 15 (3.0) | – |
| <i>Cl. rutilus</i> | 1 (0.2) | – | 1 (0.2) | – | 2 (0.4) | 1 (0.2) | 4 (0.8) | 3 (0.6) | 1 (0.2) | – |
| <i>Microtus oeconomus</i> | 6 (1.2) | 3 (0.6) | – | – | 2 (0.4) | 1 (0.2) | 11 (2.2) | 7 (1.4) | – | 1 (0.2) |
| <i>Apodemus uralensis</i> | – | – | – | 7 (1.4) | – | – | – | 11 (2.2) | – | – |
| <i>Sorex araneus</i> | 30 (6.0) | 35 (7.0) | 6 (1.2) | 4 (0.8) | 7 (1.4) | 13 (2.6) | 7 (1.4) | 21 (4.2) | 13 (2.6) | 16 (3.2) |
| <i>S. caecutiens</i> | 1 (0.2) | – | 10 (2.0) | 1 (0.2) | – | 2 (0.4) | 1 (0.2) | 4 (0.8) | 6 (1.2) | 4 (0.8) |
| <i>S. isodon</i> | 1 (0.2) | – | 1 (0.2) | – | – | – | 1 (0.2) | 4 (0.8) | 1 (0.2) | – |
| Σ | 120 (24.0) | 81 (16.2) | 26 (5.2) | 13 (2.6) | 34 (6.8) | 37 (7.4) | 106 (21.2) | 132 (26.4) | 38 (7.6) | 25 (5.0) |
| Число видов | 7 | 3 | 6 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 6 | 4 |
| Показатель видо- вого разнообра- зия, <i>μ</i> | 3.85 ± ± 0.32 | 2.49 ± ± 0.13 | 5.16 ± ± 0.41 | 3.40 ± ± 0.40 | 4.01 ± ± 0.34 | 4.14 ± ± 0.46 | 4.60 ± ± 0.32 | 6.36 ± ± 0.28 | 4.68 ± ± 0.40 | 3.24 ± ± 0.31 |
| Доля редких видов, <i>h</i> | 0.45 ± ± 0.05 | 0.17 ± ± 0.04 | 0.14 ± ± 0.07 | 0.15 ± ± 0.10 | 0.20 ± ± 0.07 | 0.31 ± ± 0.08 | 0.34 ± ± 0.05 | 0.21 ± ± 0.04 | 0.22 ± ± 0.07 | 0.19 ± ± 0.08 |

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Характеристика микросреды обитания
мелких млекопитающих*

Изменения, внесенные в лесные биогеоценозы ветровалом, привели к коренной перестройке лесных сообществ: вызвали нарушения почвенного покрова, уничтожение и частичное повреждение древостоя, подроста и нижних ярусов лесного ценоза, изменение состава и структуры травяно-кустарничкового яруса, появление ветровального микрорельефа. В результате этого произошла трансформация экологических факторов в дендроценозах – солнечной радиации, суточного хода температур, влажности воздуха, изменился гидрологический режим экотопов, занятых поврежденным лесом (Алесенков, 2000; Сибгатуллин, Шлыкова, 2000). На начальной стадии восстановительной сукцессии после катастрофического ветровала наблюдался максимальный рост величины проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса, отмечена смена доминантов растительных сообществ: достоверное снижение доли папоротников в сложении травостоя и возрастание доли злаков (Беляева, 2000). Возникший на исследуемой территории через три года после ветровала интенсивный пожар практически полностью уничтожил древостой, подрост, подлесок и травянистый ярус в пределах своего распространения, но восстановление растительности на гарях началось в тот же год. На следующий после пожара год наблюдалось увеличение видового разнообразия травянистой растительности. Через год после пожара сформировались пирогенные растительные

сообщества с доминированием вейников тупочешуйчатого и Лангсдорфа, хвоща лесного, иван-чая узколистного и малины обыкновенной и сахалинской (Сибгатуллин, 2001).

Под воздействием дестабилизирующих факторов изменились основные характеристики местообитаний животных: микроклиматические, защитные, кормовые. Результаты оценок параметров микросреды обитания животных приведены в табл. 1. Исследуемые микроучастки обитания мелких млекопитающих после воздействия нарушающих факторов практически по всем характеристикам имели достоверные отличия по сравнению с исходным стабильным состоянием. Значительное изменение претерпели такие показатели, как площадь участков, покрытая травой, кустарником, основаниями стволов деревьев (площадь поперечного сечения стволов живых деревьев) и лежащих стволов, веточным опадом ($p < 0.001$). Достоверно, но на более низком уровне значимости ($p < 0.01$) изменился показатель, оценивающий площадь участков, покрытых мхом. Дестабилизация среды не отразилась на таких показателях, как площадь, занятая основаниями пней и сухих стволов (площадь сечения оснований пней и сухих стволов), не изменилось местоположение ближайших к ловушкам укрытий. Практически полностью после дестабилизации среды исчез подрост древесных пород. Анализ вариабельности показателей микроместообитаний животных на различных условиях среды показал, что наибольшую изменчивость на нарушенной территории имели такие характеристики, как площадь

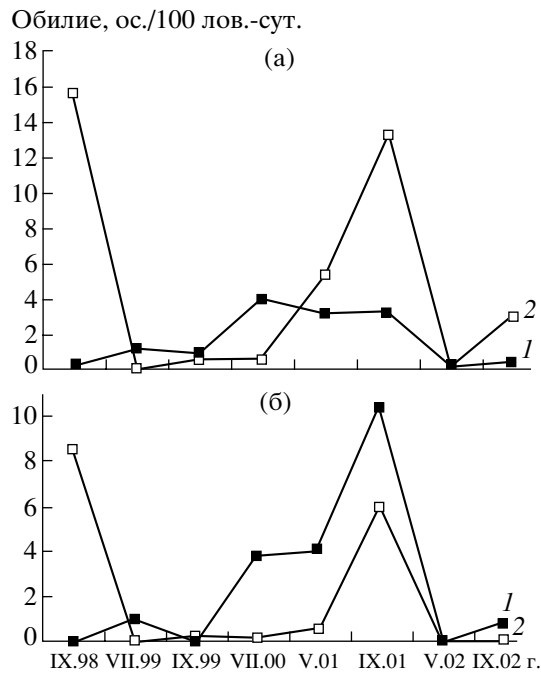


Рис. 1. Сезонная динамика относительного обилия рыжей (1) и красно-серой (2) полевков на контрольной (а) и гаревой (б) территориях.

участков, покрытая деревьями и мхом, на территории до нарушения – общая площадь вывала, а также площадь, покрытая основаниями пней и сухих стволов, веточным опадом.

Анализ показателей обилия и видового разнообразия сообщества мелких млекопитающих на разных стадиях состояния среды

Характеристика населения мелких млекопитающих в период до воздействия дестабилизирующих факторов, на ранних стадиях дестабилизации среды, а также в ходе вторичных (анемогенных и пирогенных) сукцессий лесных биоценозов демулационного типа приведена в табл. 2–4. За весь период исследования было зарегистрировано 11 видов, из них 7 видов грызунов и 4 вида бурозубок.

Анализ видового и количественного состава сообщества мелких млекопитающих на заповедной территории до воздействия дестабилизирующих факторов (табл. 2) показал, что наибольшие значения показателя суммарного относительного обилия отмечены в 1988 и 1989 гг., а наименьшие – в 1990 и 1993 гг. Максимальное число видов в сообществе отмечено в год высокого общего обилия животных (1989 г.). Однако показатель видового разнообразия, отражающий среднее число видов, наибольшее значение имел в период среднего уровня общей численности особей (1987 г.), что связано с неравномерным распределением доми-

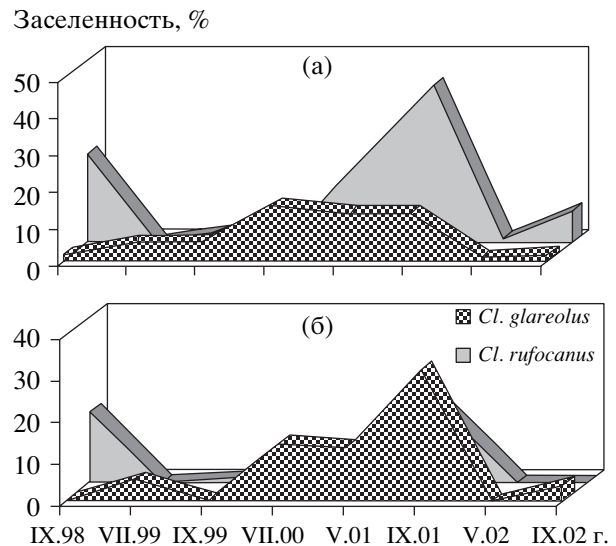


Рис. 2. Сезонная динамика показателя заселенности контрольной (а) и гаревой (б) территорий рыжими и красно-серыми полевками.

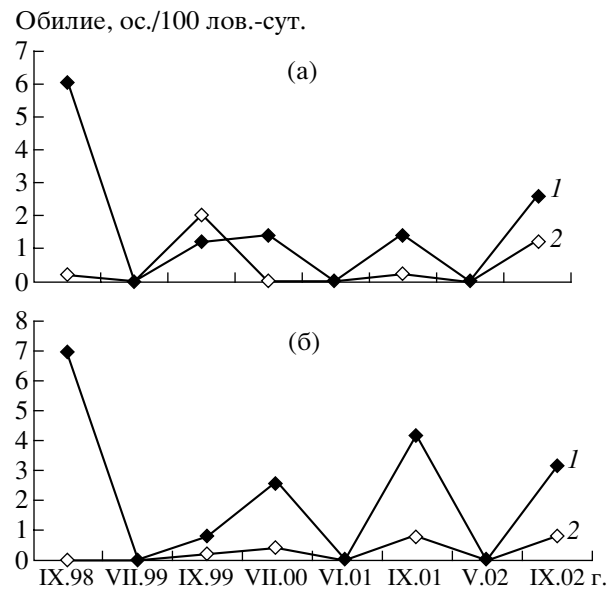


Рис. 3. Сезонная динамика относительного обилия обыкновенной (1) и средней (2) бурозубок на контрольной (а) и гаревой (б) территориях.

нирующих (преобладающих по обилию) и редких (немногочисленных, редко встречающихся в уловах) видов мелких млекопитающих.

Сравнение показателей обилия и видового разнообразия животных в сообществе в период воздействия катастрофического ветровала и на ранних стадиях анемогенной сукцессии лесных фитоценозов выявило значительные изменения в составе населения грызунов и насекомоядных животных (табл.3). В год воздействия ветровала (1995г.) сообщество отличалось наибольшим чис-

лом видов и высокими значениями показателей видового разнообразия и относительного обилия. Увеличение видового разнообразия сообщества животных связано с усложнением пространственной структуры лесных биоценозов в результате ветровального воздействия (Турков, 1979) и как следствие – увеличением гетерогенности (мозаичности) среды обитания мелких млекопитающих. Повышение видового разнообразия ветровальных сообществ *Micro mammalia* отмечено также другими авторами (Истомин, 1995; Зюсько и др., 2001; Májsky, 1985).

Воздействие пожара изменило местообитания мелких млекопитающих, что отразилось на качественном и количественном составе исследуемого сообщества (табл.4). Отметим, что ветровальному разрушению подверглась вся исследуемая нами с 1987 г. территория. После воздействия пожара под разрушение попала лишь часть ветровальной территории, которая сравнивалась нами с контрольной (не затронутой пожаром) при проведении дальнейших наблюдений в постпирогенный период.

Сравнение состояния населения, обитающего на контрольной и гаревой территориях, выявило различия в отклике отдельных видов на нарушение. Неоднозначность реакции различных видов мелких млекопитающих на дестабилизацию среды, вызванную воздействием пожара, отмечена многими авторами. Одни (Haim et al., 1998) связывают это с видовыми адаптационными физиологическими особенностями, другие – с изменившимися в результате нарушения среды условиями обитания животных (Козленко, 1984; Антонец, 1999; Соколов, Богущ, 1999; Martell, 1984; Rana, 1985; Sullivan, Boateng, 1996; van Wyk, 1996; Haim et al., 1997; Swanson, 1997; Schwilk, Keeley, 1998; Sullivan et al., 1999; Vieira, 1999).

На ранних стадиях пирогенной сукцессии лесных фитоценозов (1998 и 1999 гг.) показатели суммарного относительного обилия и видового разнообразия сообщества имели высокие значения на контрольной территории. В дальнейшем, в ходе демутиационного процесса в нарушенных пожарами биоценозах, наблюдалось более активное заселение животными гаревой территории, что отразилось на увеличении значений основных ценотических показателей (см. табл. 4.). Сравнение видового разнообразия населения на разных фазах динамики общей численности животных сообщества выявило ряд особенностей. В периоды депрессии численности (1999 и 2002 гг.) межгодовых различий по абсолютному и среднему числу видов как на гари, так и на контрольных участках не обнаружено. Выявлены различия только между территориями: сравниваемые показатели были выше на ненарушенных пожарами участках. Отмеченные различия могут быть объяснены особенностями пространственного размещения особей

при разных уровнях плотности населения. При низком уровне численности животные сконцентрированы на более пригодных для жизнедеятельности участках, “экологическая емкость” которых оптимальна для большего числа видов.

В фазах высокой численности (1998 и 2001 гг.) в пределах контрольной территории межгодовые отличия не выявлены (см. табл. 4.). На гаревой территории на более поздних стадиях пирогенной сукцессии (2001 г.) абсолютное и среднее число видов животных в сообществе было в два раза выше по сравнению с ранним (1998 г.) периодом (8 и 6.36; 3 и 2.49 соответственно). Это может быть связано с улучшением экологических условий обитания животных в ходе восстановления нарушенных пожарами биоценозов, в первую очередь с изменениями свойств почвенного и растительного покрова.

Характеристики динамики популяций доминирующих видов лесных полевков и землероек-бурозубок на разных стадиях дестабилизации среды

Анализ многолетних данных по динамике численности доминирующих видов лесных полевков и землероек-бурозубок на территории Висимского заповедника позволил выявить особенности циклических процессов данных групп животных на разных стадиях состояния среды. До воздействия ветровала (см. табл. 2) среди грызунов сообщества доминировала рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Судя по типу многолетней динамики обилия животных, можно заключить, что до дестабилизации среды обитания популяция рыжей полевки имела 4-летнюю цикличность. Индекс цикличности (Henttonen et al., 1985) за этот период составил $S = 0.64$. После воздействия нарушающих факторов наблюдалось снижение значения данного показателя ($S = 0.52$), что связано с резким изменением на два порядка значения показателя относительного обилия вида после воздействия ветровала (см. табл. 3). Доминирующее положение в сообществе заняла красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846) – вид, ранее значительно уступавший по численности рыжей полевке. Значение индекса цикличности для популяции красно-серой полевки до нарушения составило $S = 0.22$, что может свидетельствовать о невыраженной цикличности и нестабильности численности данного вида на исследуемой территории. После воздействия ветровала его значение существенно изменилось ($S = 0.40$), в результате двукратного возрастания относительного обилия вида.

Сравнение значений рангового коэффициента корреляции Спирмена, характеризующего сопряженность динамики популяций двух видов, показало, что в динамике численности симпатрических видов полевков до нарушения среды наблюда-

лась синхронизация фаз ($r = 0.98$; $p < 0.001$). После дестабилизации среды наблюдалась недостоверная слабая обратная зависимость показателей обилия рыжей и красно-серой полевки ($r = -0.10$; $p = 0.8$), что свидетельствует о нарушении в синхронизации фаз популяционной динамики исследуемых видов. После воздействия пожара рыжая полевка вновь заняла доминирующее положение и стала активно осваивать гаревую территорию, т.е. трансформированные под воздействием пирогенного фактора местообитания оказались более благоприятными для данного вида. Показатели обилия и заселенности рыжей полевки на гаревой территории оказались выше показателей, полученных для красно-серой полевки, за исключением ранней стадии пирогенного воздействия (рис. 1, 2).

Неоднозначная реакция на нарушение среды обитания выявлена и для группы землероек-бурозубок изучаемого сообщества. На изменение условий обитания в результате ветровального разрушения лесных биогеоценозов отреагировала обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) – вид, доминировавший на исследуемой территории среди бурозубок сообщества до ветровального воздействия. На ранних стадиях анемогенной сукцессии лесных биоценозов доминирующим по обилию видом стала средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann 1788), уступающая по численности обыкновенной бурозубке до воздействия ветровала (исключение составляет 1987 г., когда средняя бурозубка преобладала в уловах). В год воздействия пожара (1998) общее обилие средней бурозубки резко снизилось по сравнению с предыдущим годом, и доминирующее положение в группе землероек вновь заняла обыкновенная бурозубка. В ходе восстановительных стадий пирогенной сукцессии этот вид, являясь гигрофильным, но все же чаще приуроченный к более сухим участкам, чем другие виды данного рода (Юдин, 1971), стал активно заселять гаревую территорию (рис. 3).

Перераспределение видов в сообществе мелких млекопитающих связано в первую очередь с неоднозначной реакцией в силу видовых биотических особенностей популяций мелких млекопитающих на изменение экологических условий среды. Улучшение защитных условий ветровальных биотопов (захламенность, затемненность участков, условия повышенной влажности микростообитаний) сыграло, на наш взгляд, основную роль в резком увеличении численности красно-серой полевки и средней бурозубки. В результате воздействия пожара гетерогенность (мозаичность) ветровальных биогеоценозов была нарушена, что изменило сложившиеся благоприятные условия для обитания доминирующих на ветровальных участках видов. На гаревой территории численность красно-серой полевки и средней бурозубки снизилась, доминирующее положение в сообществе

заняли рыжая полевка и обыкновенная бурозубка – виды, приуроченные к осветленным, открытым местообитаниям (Юдин, 1971; Европейская рыжая полевка, 1981).

Таким образом, воздействие дестабилизирующих факторов естественного генезиса на сообщества мелких млекопитающих происходит опосредованно, через изменение экологической емкости и структурированности среды обитания животных. Проводя аналогию с воздействием факторов техногенной природы, можно заключить, что на дестабилизацию среды в первую очередь реагируют такие ценотические характеристики, как показатели общего обилия видов сообщества, а также показатели видовой разнообразия (среднее число и доля редких видов). Ветровальное нарушение по характеру воздействия на население мелких млекопитающих близко к техногенному воздействию слабой либо умеренной интенсивности, когда наблюдается увеличение видовой разнообразия, обусловленное возрастанием мозаичности среды. Пирогенное воздействие (на начальных этапах) по характеру ближе к интенсивным техногенным нагрузкам, когда видовой разнообразии сообществ сокращается за счет омогенизации изначально гетерогенной среды обитания (Лукьянова, Лукьянов, 1998). Реакция мелких млекопитающих на дестабилизацию среды, вызванную факторами естественного генезиса, так же как и в случае техногенного воздействия, в большей степени связана с экологической спецификой видов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48352, 04-04-96100р2004урал).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алесенков Ю.М. Ветровалы, их эколого-лесоводственное значение и задачи исследований // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург, 2000. С. 7–11.
- Антонец Н.В. Влияние пирогенного фактора на фауну мелких млекопитающих // VI съезд ВТО: Тез. докл. М., 1999. С. 13.
- Беляева Н.В. Катастрофический ветровал и изменения травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесах Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург, 2000. С. 46–62.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: "Екатеринбург", 1996. 268 с.
- Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.

- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828 – 836.
- Залетаев В.С. Концепция экологически дестабилизированной окружающей среды и ее химико-экологические аспекты // Экологическая химия водной среды. М., 1988. С. 228–240.
- Залетаев В.С. Экологически дестабилизированная среда: Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме. М.: Наука, 1989. 148 с.
- Зюсько А.Я., Мочалов С.А., Лессинг Р., Дуэлли П. Динамика видового состава и плотности популяций мышевидных (Misgammalia) на ветровальных площадях Урала и Швейцарии // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 2001. С. 76–82.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: Петрозаводский госуниверситет, 2001. 272 с.
- Истомин А.В. Роль стадии “окон” в поддержании разнообразия сообществ мышевидных грызунов в коренных еловых лесах южной тайги // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М., 1995. С. 144–146.
- Козленко А.Б. Особенности населения мышевидных грызунов на горях в Енисейской тайге // VIII Всесоюз. зоогеограф. конф. Тез. докл. М., 1984. С. 315–316.
- Лукьянова Л.Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 24 с.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 85–95.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. I. Сообщества // Успехи совр. биол. 1998а. Т. 118. Вып. 5. С. 613–622.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. II. Популяции (рыжая полевка как модель) // Успехи совр. биол. 1998б. Т. 118. Вып. 6. С. 694–707.
- Сибгатуллин Р.С. Состояние и динамика лесной растительности Висимского заповедника // Исследование эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург, 2001. С. 373–394.
- Сибгатуллин Р.С., Шлыкова Н.А. Влияние катастрофического ветровала 1995 г. на первобытные леса Висимского заповедника // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург, 2000. С. 24–31.
- Соколов Г.А., Богуш О.А. Влияние контролирующего выжигания порубочных остатков на фауну мелких млекопитающих // VI съезд ВТО: Тез. докл. М., 1999. С. 241.
- Турков В.Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск, 1979. Вып. 128. С. 121–140.
- Шилова С.А. Состояние популяций млекопитающих в условиях критических антропогенных нагрузок // Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. С. 144–159.
- Шилова С.А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи совр. биол. 1999. Т. 119. № 5. С. 487–503.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1971. 171 с.
- Haim A., Rosenfeld A., Izhaki I. Post-fire response of shrews (*Crocidura suaveolens*) of Mount Carmel, Israel // Mammalia. 1997. V. 61. № 4. P. 527–536.
- Haim A., Shabtay A., Arad Z. Mus species inhabitants of post fire habitats in Mediterranean ecosystems: Physiological adaptations of *M. macedonicus* // Abstr. Euro-Amer. Mammal. Congr., Santiago de Compostela, 19–24, July, 1998. Santiago de Compostela, 1998. P. 373.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys species* // Ann. Zool. Fenn. 1985. V. 22. P. 221–227.
- Lukyanova L.E., Lukyanov O.A., Bolshakov V.N. Populations of the bank vole in an industrial environment: demography and population numbers consequences // Pol. J. Ecol. 2000. V. 48 (Suppl). P. 133 – 139.
- Májsky J. Drobné zemné cicavce lužných lesov a vetrolamov hornej časti žitného ostrova // Biol. pr. 1985. V. 31. № 2. 114 p.
- Martell Arthur M. Changes in small mammal communities after fire in northcentral Ontario // Can. Field-Natur. 1984. V. 98. № 2. P. 223–226.
- Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. 1966. № 13. P. 131–144.
- Rana B.D. Effect of fire on small mammals of a natural grassland community // Mammalia. 1985. V. 49. № 4. P. 485–489.
- Schwilk Dylan W., Keeley Jon E. Rodent populations after a large wildfire in California chaparral and coastal sage scrub // Southwest. Natur. 1998. V. 43. № 4. P. 480–483.
- Sullivan Thomas P., Boateng Jacob O. Comparison of small-mammal community responses to broadcast burning and herbicide application in cut-over forest habitats // Can. J. Forest res. 1996. V. 26. № 3. P. 462–473.
- Sullivan Thomas P., Lautenschlager R.A., Wagner Robert G. Clearcutting and burning of northern spruce-fir forests: Implications for small mammal communities // J. Appl. Ecol. 1999. V. 36. № 3. P. 327–344.
- Swanson Shelli A. Yellow-cheeked voles and fire along the Upper Kobuk River Valley, Alaska // Arct. Res. US. 1997. 11, spring-summer. P. 45–49.
- Van Wyk E. A pilot study: small mammals in renosterveld vegetation and crop fields of the South African coast // Mammalia. 1996. V. 60. № 4. P. 794–795.
- Vieira Emerson M. Small mammal communities and fire in the Brazilian Cerrado // J. Zool. 1999. V. 249. № 1. P. 75–81.