

УДК 502.53:591.5+599.323.4/599.363

СОПРЯЖЕННОСТЬ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

© 2013 г. Л. Е. Лукьянова

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

E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 24.02.2012 г.

Приведены результаты изучения трансформации микросредовых условий местообитаний мелких млекопитающих и связанных с этим преобразований их пространственной структуры, проявляющихся в изменении уровня межвидовых контактов в изученных микроместообитаниях на заповедной территории Среднего Урала, подвергшейся анемогенному (ветровальному) и пирогенному воздействиям. Сопряженность доминирующего вида – рыжей полевки – и других видов сообщества (красно-серой, красной полевок и обыкновенной бурозубки) в условиях среды, нарушенной природными катастрофическими факторами, возрастает. На пирогенном участке сопряженность видов менее выражена по сравнению с анемогенным. Характер взаимосвязанности видов на разных стадиях восстановительных сукцессий отличается, что обусловлено конкретными условиями микроместообитаний и особенностями функциональной организации популяций видов.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, сопряженность симпатрических видов, ветровал, пожар, микроместообитания.

DOI: 10.7868/S0367059713010095

Изучение взаимоотношений видов крайне важно для раскрытия механизмов эволюционных преобразований в природе, которые во многом определяются двумя системами интеграции – видовой и биогеоценотической (Шварц, 1980). Характер размещения особей и группировок в природных популяциях по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу отражает свойственный виду тип использования территории. Пространственная структурированность играет важную биологическую роль, поскольку она определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды (пищевых, защитных, микроклиматических), что влияет на уровень конкурентных отношений особей в популяциях и между видами. Для животных, отличающихся подвижным образом жизни, уровень численности и особенности пространственного размещения могут свидетельствовать о степени благополучия существования в природной среде (Шилов, 1997). Длительное пребывание видов на некоторой территории возможно благодаря приспособленности особей к конкретным условиям при обычных колебаниях среды, что позволяет животным выживать в случае негативных природных воздействий. Катастрофические ураганы с последующим ветровалом, а также пожары, вре-

мя от времени воздействующие на лесные биогеоценозы, вызывают существенную трансформацию местообитаний мелких млекопитающих. Наблюдаемые в результате этого сокращение численности и нарушение пространственной структуры населения могут вызывать, кроме прочего, такой популяционный ответ, как увеличение миграционной активности животных, которая существенно зависит от степени благоприятности среды обитания. В нестабильных условиях в населении преобладают подвижные мигрирующие особи, что свидетельствует о репаративной роли миграций (Лукьянов, 1997). Возрастание подвижности населения в условиях трансформированной среды отражается не только на внутривидовых контактах, но и на межвидовом уровне. При отсутствии возможности проведения прямых наблюдений за межвидовыми отношениями мелких млекопитающих в природных условиях изучение данной проблемы возможно косвенным путем, на основе количественной оценки пространственной сопряженности, выраженной в выявлении на одних и тех же участках микроместообитаний особей разных видов.

Цель настоящей работы – оценить характер и масштабы изменения микросреды мелких млекопитающих и на основе данных по их совместным

Таблица 1. Характеристики среды, используемые для анализа микроместообитаний мелких млекопитающих на пробных площадках

Характеристика	Условные обозначения
Площадь участка, м ² :	
покрытая мхом	MC
травой	HC
кустарником	CS
лежащими стволами деревьев	LC
веточным опадом	BC
Ширина тропы, не покрытой растительностью, м	BN
Общее число живых деревьев, экз.	TN
Общая численность подроста древесных пород, экз.	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м ²	TC
Площадь поперечного сечения оснований пней и сухих стволов, м ²	SC

поймкам показать динамику сопряженности, связанную с этими изменениями, для выявления и обоснования изменчивости в уровне межвидовых контактов особей симпатрических видов в экологически контрастных условиях: стабильной и дестабилизированной природными катастрофическими факторами среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на территории Вишимского государственного природного биосферного заповедника, расположенного в южно-таежной подзоне бореальных хвойных лесов Среднего Урала. Население мелких млекопитающих и характеристики их местообитаний изучали с 1987 по 2010 г. на ключевых участках крупнопоротникового и липнякового пихто-ельников, подвергшихся в июне 1995 г. катастрофическому ветровалу. В июне 1998 г. ветровальная территория была частично пройдена пожаром в результате “сухой” грозы, и территория разделилась на два относительно равных по протяженности участка — анемогенный (ветровальный, не нарушенный пожаром) участок липнякового пихто-елового леса и пирогенный (ветровальный, подвергшийся воздействию пожара) участок крупнопоротникового и липнякового пихто-елового леса. В августе 2010 г. оба участка подверглись пожару: анемогенный — первично, а пирогенный — вторично. Период исследования был разделен на следующие стадии: 1) до нарушения (1987–1994 гг.); 2) ранние стадии анемогенной и анемогенно-пирогенной сукцессий после воздействия ветровала и пожара (1995–1999 гг. и 1998–2002 гг.); 3) развитые стадии анемогенной и анемогенно-пирогенной сукцессий (2000–2009 гг. и 2003–2009 гг.); 4) ранняя стадия пирогенной сукцессии после вторичного воздействия пожара (2010 г.).

За исследуемый период нами выявлено 15 видов насекомоядных и грызунов. Объектами для данной работы были выбраны наиболее многочисленные и постоянно присутствующие на исследуемой территории лесные полевки — рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), красно-серая (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846) и красная (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), и обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1817). Лесные полевки и обыкновенные бурозубки встречаются на Среднем Урале повсеместно и доминируют в таежных сообществах. Спектр заселяемых этими видами местообитаний очень широк. Нередко обитая в сходных биотопических условиях, они тем не менее проявляют различные требования к среде (Большаков и др., 2000). Всего в данном исследовании использовано 3720 особей четырех видов.

Мелких млекопитающих отлавливали методом ловушко-линий (Кучерук, 1963). На каждом участке линия состояла из 100 ловушек (в сумме 200 ловушек), расставленных через 10 м друг от друга, отловы проводили одновременно на обоих участках. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток за первые пять суток отловов. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло картировать места отловов животных, регистрировать число поймок особей разных видов в каждую ловушку и на основе данной информации оценивать уровень сопряженности симпатрических видов. Общая площадь обследованной территории, оцененная по методике О.А. Лукьянова (1991), составила 4 га. Ловушки на протяжении всего периода исследований размещались в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м², на которых в 1993 и 1999 гг., а затем через каждые четыре года проводили количественную оценку характеристик микросреды по 10 параметрам (табл. 1) по методике, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской,

Таблица 2. Изменение характеристик микроместообитаний мелких млекопитающих на ключевых участках до и после нарушений

Характеристика	Анемогенный участок				Уровень значимости	Пирогенный участок				Уровень значимости
	до нарушения		после нарушения			до нарушения		после нарушения		
	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	p	$\bar{X} \pm m$	σ	$\bar{X} \pm m$	σ	p
<i>MC</i>	2.65 ± 0.23	2.31	0.03 ± 0.01	0.12	***	3.58 ± 0.24	2.41	0.95 ± 0.21	2.09	***
<i>HC</i>	1.75 ± 0.07	0.67	2.55 ± 0.17	1.67	***	1.96 ± 0.08	0.80	2.84 ± 0.19	1.87	***
<i>CS</i>	2.30 ± 0.18	1.75	2.17 ± 0.19	1.89	ns	1.10 ± 0.12	1.07	2.67 ± 0.18	1.85	***
<i>LC</i>	0.41 ± 0.04	0.45	0.75 ± 0.09	0.87	***	0.50 ± 0.06	0.62	1.87 ± 0.14	1.43	***
<i>BC</i>	0.08 ± 0.02	0.15	0.22 ± 0.02	0.22	***	0.08 ± 0.02	0.15	0.05 ± 0.01	0.09	ns
<i>BN</i>	0.28 ± 0.02	0.25	0.56 ± 0.02	0.18	***	1.33 ± 0.08	0.81	0.54 ± 0.03	0.26	***
<i>TN</i>	1.19 ± 0.08	0.81	0.15 ± 0.04	0.39	***	1.04 ± 0.08	0.78	0.02 ± 0.01	0.14	***
<i>AU</i>	1.70 ± 0.18	1.78	0.76 ± 0.09	0.89	***	1.37 ± 0.14	1.39	0.02 ± 0.01	0.14	***
<i>TC</i>	0.25 ± 0.04	0.41	0.02 ± 0.01	0.06	***	0.31 ± 0.04	0.41	0.002 ± 0.001	0.02	***
<i>SC</i>	0.05 ± 0.02	0.16	0.26 ± 0.09	0.89	***	0.24 ± 0.06	0.55	0.46 ± 0.10	0.88	***

Примечание. *** – уровень значимости отличия статистик от нуля по *t*-критерию – $p < 0.001$; ns – $p > 0.1$.

(Буяльская и др., 1995), с некоторыми изменениями и дополнениями.

Сопряженность видов животных оценивали коэффициентом *k*, аналогичным индексу ассоциированности двух видов растений (Кац, 1943, цит. по: Воронов, 1973):

$$k = 100m/nq,$$

где *m* – число ловушек, в которые попадали животные обоих видов; *n* – суммарное количество ловушек, в которые попадали животные каждого из двух видов; *q* – индекс заселенности видом территории: $q = (b/a) \times 100$, где *a* – общее количество ловушек, *b* – число ловушек, в которые были пойманы зверьки (Лукьянова, Лукьянов, 1992). При значениях коэффициента сопряженности меньше единицы считали, что виды совместно встречаются на данной территории редко, т.е. межвидовые контакты крайне слабы; если коэффициент был больше единицы – совместная встречаемость видов считалась высокой. Пространственное распределение особей изучали по показателю агрегированности (*Ag*), оценивающему меру скученности особей, который рассчитывали как отношение индекса частного обилия (обилие животных в микростациях) и индекса заселенности, или встречаемости животных (Лукьянова, Лукьянов, 1992).

Для обработки данных использовали методы многомерной статистики: дисперсионный и дискриминантный анализ, а также непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (*r*). Сравнение полученных данных оценивали по критериям *t*, *F* и χ^2 (Sokal, Rohlf, 1981).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ среды микроместообитаний мелких млекопитающих на разных участках до и после анемогенного и пирогенного нарушения выявил ее существенное изменение, за исключением характеристик, связанных с площадью покрытия участков кустарником (*CS*) на анемогенном участке и веточным опадом (*BC*) на пирогенном (табл. 2). При проведении классификации микросредовых характеристик на основе дискриминантного анализа выявлено, что в дискриминацию среды микроместообитаний сравниваемых участков наибольший вклад вносят переменные по первым двум функциям, которые определяют от 79 до 86% от общей дисперсии (табл. 3). Судя по значениям стандартизированных коэффициентов, показывающих вклад переменных в первую дискриминантную функцию, наиболее весомыми в условиях анемогенной среды являются характеристики, оценивающие площадь покрытия участков мхом (*MC*) и площадь поперечного сечения стволов живых деревьев (*TC*). В пирогенных местообитаниях наибольший вес имеют переменные, связанные с шириной тропы (*BN*) и показателем *TC*. Существенный вклад во вторую дискриминантную функцию на обоих участках вносят переменные *HC* и *CS*.

В природных условиях конкурентные отношения среди лесных полевков считаются обычными и повсеместными (Кошкина, 1967). Симпатрические виды располагают целым арсеналом приспособлений, способствующих снижению конкуренции, к которым относится использование разных местообитаний, различия в спектре питания, подвижности и суточной активности. Но в условиях

Таблица 3. Значения стандартизированных коэффициентов дискриминантных канонических функций (DCF 1, DCF 2 и DCF 3) переменных микросреды на разных участках

Переменные	Анемогенный участок			Пирогенный участок		
	Дискриминантные канонические функции					
	DCF 1	DCF 2	DCF 3	DCF 1	DCF 2	DCF 3
<i>MC</i>	0.605	-0.148	-0.316	-0.475	0.281	-0.250
<i>HC</i>	-0.221	0.780	-0.587	0.310	0.932	-0.212
<i>CS</i>	0.268	0.738	-0.072	0.020	0.670	0.379
<i>LC</i>	-0.137	0.281	0.050	0.209	-0.083	0.491
<i>BC</i>	-0.170	0.490	0.135	-0.258	0.151	0.177
<i>BN</i>	-0.159	0.256	0.420	-0.632	0.102	0.176
<i>AU</i>	0.027	0.059	-0.339	0.125	0.221	-0.370
<i>TC</i>	0.696	0.297	0.375	-0.559	0.083	-0.221
<i>SC</i>	0.139	0.195	0.302	-0.217	0.004	0.299
Собственные числа	1.226	0.678	0.511	3.120	1.590	0.757
Каноническая корреляция	0.742	0.636	0.582	0.870	0.784	0.656
Критерий Λ -Уилкса	0.177	0.394	0.662	0.053	0.220	0.569
Критерий χ^2	679.2	365.2	162.0	1150.4	594.7	221.2
Доля дисперсии, %	50.76	28.08	21.16	57.07	29.09	13.84
Число степеней свободы	27	16	7	27	16	7
Уровень значимости, <i>p</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

природных катастроф могут проявиться потенциальные способности видов, которые не наблюдаются в норме (Шилова, 1993). В связи с этим можно предположить, что видовые реакции мелких млекопитающих на такие нарушения могут быть особенно отчетливыми. В нашем случае они прослеживаются в структуре населения мелких млекопитающих. На рис. 1 показано изменение численности изученных видов до и после нарушения лесных биогеоценозов Висимского заповедника. Доминирующим видом на исследуемой территории до нарушения была рыжая полевка (рис. 1а). Показатели ее обилия существенно превышали аналогичные показатели сравниваемых видов. Доминирование рыжей полевки в сообществах мелких млекопитающих на всей территории заповедника до нарушения лесных биогеоценозов отмечали и другие авторы (Марин, 1992; Бердюгин и др., 1996).

На нарушенной ветровалом территории через год после анемогенного воздействия структура сообщества изменилась (рис. 1б). Уровень обилия рыжей полевки существенно снизился, и доминирующее положение в группе лесных полевок заняла красно-серая полевка. О смене доминирования видов на нарушенных ветровалом территориях на ранних стадиях восстановительных сукцессий сообщали и другие авторы (Истомин, 1992; Зюсько и др., 2001; Кузнецова и др., 2001;

Добринский, 2005). По мнению А.В. Истомина (1992), изучавшего население мелких млекопитающих в экосистемах южной тайги, нарушенных в результате ветровального воздействия, на территории формируется сложная, разнообразная и достаточно равномерная мозаика из сохранившихся участков и новых микроместообитаний, образующихся на месте нарушений.

На исследуемой нами заповедной территории сложившиеся микросредовые условия на ранних стадиях анемогенной сукцессии (сведение древостоя, изменение состава травянистой растительности), вероятно, неблагоприятно повлияли на доминирующий до нарушения вид — рыжую полевку, изменив некоторые черты ее экологии, что, возможно, привело к снижению конкурентной способности вида. Появление большого количества пустот, затемненных укрытий с благоприятным микроклиматом, видимо, в большей степени соответствовали экологическим предпочтениям красно-серой полевки, так как микроклиматические факторы играют большую роль в выборе этим видом местообитаний (Бердюгин, 1984). В последующие годы на анемогенном участке доминирование красно-серой полевки сохранялось, за исключением 1999, 2000, 2009 и 2010 гг. (см. рис. 1б). На пирогенном участке рыжая полевка сохранила доминирующее положение и преобладала по численности все годы, кроме 2006

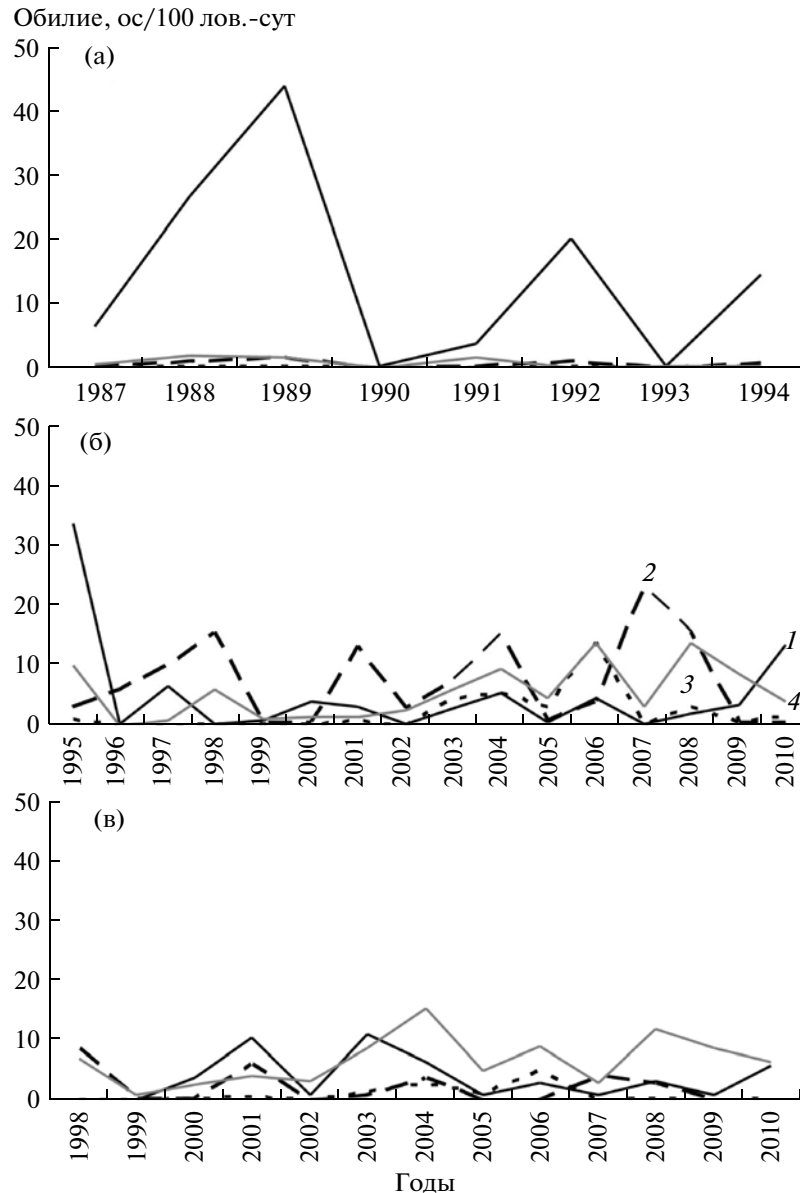


Рис. 1. Динамика обилия симпатрических видов мелких млекопитающих на территории Висимского заповедника до нарушения (а), после ветровального (б) и пирогенного воздействия (в).

1 — рыжая полевка; 2 — красно-серая полевка; 3 — красная полевка; 4 — обыкновенная бурозубка.

и 2007 гг. (см. рис. 1в). Обилие обыкновенной бурозубки возросло на обоих участках. В сообществе на анемогенном участке она доминировала в 2005 г., и в 2006 г. ее обилие равнялось обилию красной полевки (см. рис. 1б). На пирогенном участке обыкновенная бурозубка преобладала по численности в 2002 г. (см. рис. 1в), а также в период с 2004 по 2010 гг., за исключением 2007 г., когда ее обилие было несколько ниже обилия доминирующей на участке в этот период красно-серой полевки (3 и 4 ос/100 лов.-сут соответственно).

Уровень сопряженности видов в разных микросредовых условиях сравнивали по двум показа-

телям — по значениям коэффициентов сопряженности (k) и корреляции Спирмена (r). Коэффициент r оценивает связь динамики численности видов и нарушение ее характера. Выявлено, что до нарушения среды микроместообитаний связь обилия рыжей полевки и двух других видов лесных полевок имела сходный характер, тогда как коэффициенты сопряженности и корреляции Спирмена имели противоположные значения: k — низкие, а r — высокие (табл. 4). Высокие значения коэффициента корреляции свидетельствуют о синхронности динамики численности сравниваемых видов, а низкие значения коэффици-

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции Спирмена (r) и сопряженности (k) рыжей полевки и симпатрических видов мелких млекопитающих на разных стадиях катастрофических сукцессий лесных биогеоценозов

Стадия сукцессии	<i>Clethrionomys glareolus</i> + <i>Cl. rufocanus</i>		<i>Clethrionomys glareolus</i> + <i>Cl. rutilus</i>		<i>Clethrionomys glareolus</i> + <i>Sorex araneus</i>	
	r	k	r	k	r	k
До нарушения	0.98***	0.05	0.88**	0.01	0.59	0.13
Анемогенная сукцессия						
Ранняя стадия	-0.30	1.63*	0.89**	0.06	0.70	0.56
Развитая стадия	-0.13	1.11	0.56	1.21	0.32	0.79
Пирогенная сукцессия						
Ранняя стадия	0.05	0.40	0.89**	0.09	0.30	0.40
Развитая стадия	0.27	0.53	0.41	0.53	0.65	1.81*

Примечание. * – $p \leq 0.05$; ** – $p \leq 0.01$; *** – $p \leq 0.001$ – уровни значимости отличия статистик от нуля по t -критерию и критерию χ^2 .

ента сопряженности позволяют сделать вывод об очень слабых межвидовых контактах в пределах ненарушенных микроместообитаний. Взаимосвязанность хода численности рыжей полевки и обыкновенной бурозубки до нарушения была выражена менее отчетливо.

После природных воздействий характер изменения численности сравниваемых видов значительно отличался (см. табл. 4). В изменении обилия рыжей и красно-серой полевки на ранних и развитых стадиях анемогенных и пирогенных сукцессий наблюдалась асинхронность (см. рис. 1б), что подтверждают низкие значения коэффициента корреляции, а возросшие значения коэффициента сопряженности этих видов, особенно на анемогенном участке, отражали существенное повышение уровня межвидовых контактов.

Судя по значениям коэффициентов r и k , характер изменения численности рыжей и красной полевки на территории до нарушения и на ранних стадиях восстановительных сукцессий после анемогенного и пирогенного воздействия был сходным. Синхронность изменения численности двух видов на обоих участках нарушилась на развитых стадиях восстановительных сукцессий, а уровень межвидовых контактов существенно вырос, особенно на анемогенном участке, где обилие красной полевки в этот период значительно возросло (см. табл. 4 и рис. 1б).

После катастрофических природных воздействий сопряженность рыжей полевки и обыкновенной бурозубки на анемогенном и пирогенном участках изменилась. Выявлена близость значений коэффициента r между ранней стадией на анемогенном участке и развитой стадией на пирогенном, а также между ранней стадией на пирогенном и развитой стадией на анемогенном участках (см. табл. 4). Это свидетельствует о противоположном характере изменения численности

двух видов на разных стадиях восстановительных сукцессий, что, вероятно, связано с особенностями популяционной динамики представителей разных экологических групп – лесных полевки и землероек. Высокое значение коэффициента k на развитой стадии пирогенной сукцессии свидетельствует о высокой частоте встреч особей двух видов на исследуемом участке, где в этот период обыкновенная бурозубка численно преобладала в сообществе (см. рис. 1в).

Поскольку доминирование на разных стадиях состояния среды распределялось в основном между рыжей и красно-серой полевками, для этих содоминирующих видов был проведен детальный анализ значений коэффициента сопряженности (рис. 2). До анемогенного и пирогенного нарушений местообитаний животных значения коэффициента k на исследуемых участках были низкими (рис. 2, кривая 1). Возрастные сопряженности рыжей и красно-серой полевки в год ветровального воздействия косвенно подтверждает рост межвидовых контактов в измененных экологических условиях, снижение которых наблюдалось на следующий год после нарушения. Повышенные значения коэффициента сопряженности отмечены на анемогенном участке в годы высокой численности двух видов (см. рис. 2, кривая 1), на пирогенном участке в эти же периоды аналогичный показатель имел низкие значения (см. рис. 2, кривая 2). После вторичного пожара в 2010 г. на анемогенном участке значения коэффициента сопряженности вновь снизились.

Низкие значения коэффициента сопряженности видов на территории до катастрофических воздействий, отражающие крайне слабые межвидовые контакты, могут быть объяснены совместным действием двух важных факторов: особенностями структуры среды микроместообитаний и уровнем обилия доминирующего вида. Во-пер-

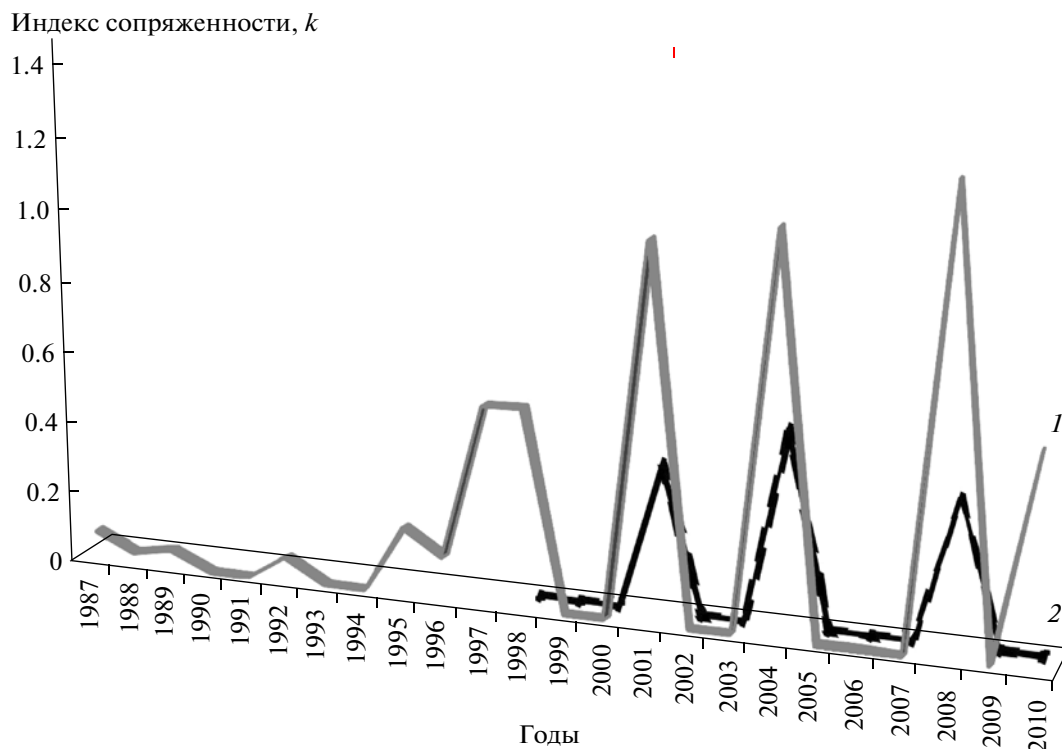


Рис. 2. Динамика коэффициента сопряженности рыжей и красно-серой полевки на разных участках территории Висимского заповедника:

1 – территория, включающая ненарушенный и анемогенный участки; 2 – пирогенный участок.

вых, до ветровального нарушения структура фитоценозов формировалась в ходе естественной динамики лесных биоценозов, наблюдалась четко выраженная ярусность (древесный, кустарниковый и травянисто-кустарничковый ярусы), в перераспределении экологических ниш ненарушенного почвенного и напочвенного покрова участвовали только аборигенные виды растений (Беляева, 2007). Ненарушенные микроместообитания в условиях естественно гетерогенной среды на исследуемой территории в достаточной степени обеспечивали мелких млекопитающих кормовыми и защитными ресурсами (см. табл. 2), что, вероятно, обусловило относительно равномерное распределение особей разных видов по территории и практически исключило межвидовые контакты. Во-вторых, высокая численность рыжей полевки до нарушения дает основание предположить, что население доминирующего вида было представлено в основном привязанными к территории особями. Известно, что в оптимальных условиях среды обитания в населении многих видов мелких млекопитающих преобладают оседлые животные, доля которых существенно снижается при ухудшении качества среды, вызванного факторами различного генезиса (Бердюгин, 1983; Щипанов, 1990, 2002; Лукьянов, 1997).

Функциональная неоднородность населения в условиях трансформированной среды отразилась и на изменении характера сопряженности рыжей и красно-серой полевки, наблюдаемого после нарушения структуры микроместообитаний. Вероятно, в нестабильных условиях среды за счет увеличения доли подвижных особей рыжих и красно-серых полевки возрастает уровень межвидовых контактов, что подтверждают повышенные значения коэффициента k , особи двух видов чаще встречаются на одних и тех же участках, их видовая сопряженность возрастает. Об этом свидетельствуют и данные анализа агрегированности особей. Нами выявлено, что значение показателя агрегированности рыжей и красно-серой полевки как на анемогенном, так и пирогенном участках до нарушения достоверно ниже этого показателя после воздействия катастрофических факторов ($\chi^2 = 48.9$; $df = 1$, $p < 0.001$ и $\chi^2 = 35.2$; $df = 1$, $p < 0.001$ соответственно).

Характер взаимосвязанности рыжей и красной полевки на ранних стадиях анемогенной и пирогенной сукцессий отличается от сопряженности рыжей и красно-серой, что может объясняться особенностями функциональной организации населения красной полевки. Данный вид относится к восстанавливающему типу, к подгруппе видов, способных изменять функциональную

структуру (соотношение доли подвижных и оседлых особей) не в конкретной неблагоприятной обстановке, а вследствие общих перестроек в ходе популяционной динамики (Щипанов, 2002). Красная полевка на исследуемой нами территории имела стабильно низкую численность до нарушения и на ранних стадиях анемогенных и пирогенных сукцессий. Поэтому, возможно, дестабилизация среды микроместообитаний не отразилась на функциональной структуре вида, характер сопряженности рыжей и красной полевок в этот период не изменился, судя по совпадению значений показателя r и близкому сходству значений показателя k . С повышением численности красной полевки на развитых стадиях сукцессий (см. рис. 1б, в), вероятно, увеличилась доля подвижных особей в населении, в результате частота встреч особей двух видов возросла, особенно на анемогенном участке, что подтверждают высокие значения коэффициента k (см. табл. 4).

Таким образом, использованная нами методика позволила выявить особенности межвидовых контактов мелких млекопитающих в контрастных условиях среды. В целом можно заключить, что частота встреч особей симпатрических видов на одних и тех же участках, условия микроместообитаний в которых резко изменились в результате воздействия катастрофических природных факторов, определяется изменениями пространственной и функциональной организации популяций, обусловленных трансформацией среды, вызванной тем или иным катаклизмом.

Работа поддержана проектами Программы Президиума РАН (12-П-4-1048) и Программы фундаментальных исследований, выполняемых совместно организациями УрО, СО и ДВО РАН (12-С-4-1031).

Автор выражает искреннюю благодарность администрации и старшим научным сотрудникам Висимского государственного природного биосферного заповедника Н.В. Беляевой, Р.З. Сибгатуллину и Н.Л. Уховой за всестороннюю поддержку и помощь при проведении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева Н.В.* Динамика травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара // Лесоведение. 2007. № 4. С. 25–35.
- Бердюгин К.И.* Некоторые аспекты экологии красносерой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 87–102.
- Бердюгин К.И., Кузнецова И.А., Шарова Л.П.* Сообщества грызунов низкогорий Среднего Урала // Проблемы заповедного дела. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. С. 35–39.
- Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А.* Млекопитающие Свердловской области: Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. 2000. 240 с.
- Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д.* Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
- Воронов А.Г.* Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
- Добринский Н.Л.* Особенности динамики численности полевок после катастрофического ветровала леса на Среднем Урале // Млекопитающие горных территорий. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2005. С. 57–61.
- Зюско А.Я., Мочалов С.А., Лессиг Р., Дуэли П.* Динамика видового состава и плотности популяций мышевидных (Micro mammalia) на ветровальных площадях Урала и Швейцарии // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 2001. Вып. 21. С. 76–82.
- Истомин А.В.* Влияние нарушений на видовое разнообразие мышевидных грызунов в южной тайге // Видовое разнообразие млекопитающих в трансформированных экосистемах. Киев, 1992. С. 29–40.
- Кошкина Т.В.* Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП. 1967. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62.
- Кузнецова И.А., Коурова Т.П., Жумашева А.М., Суслова В.В.* Результаты долговременных учетов полевок Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001. С. 302–306.
- Кучерук В.В.* Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
- Лукьянов О.А.* Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 46 с.
- Лукьянов О.А.* Оценка обилия мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Вестн. зоологии. 1991. № 1. С. 80–86.
- 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.
- Марин Ю.Ф.* О многолетних и сезонных изменениях численности рыжей полевки в Висимском заповеднике // Исследования природы в заповедниках Урала. Екатеринбург, 1992. С. 27–30.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шилов И.А.* Экология. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
- Шилова С.А.* Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 200 с.
- Щипанов Н.А.* Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. № 69. Вып. 5. С. 113–123.
- Щипанов Н.А.* Функциональная организация популяции — возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. New York: Freeman W.H. and Company, 1981. 859 p.