

ЗООЛОГИЯ

УДК 599.363:574.38

В.В. Виноградов

*Красноярский государственный педагогический университет
им. В.П. Астафьева (г. Красноярск)*

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗЕМЛЕРОЕК (Soricidae) ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

На основе собственных и литературных данных рассматриваются механизмы размещения видов землероек в экологическом пространстве горных лесов южной части Средней Сибири и особенности формирования их многовидовых сообществ. С помощью статистических методов определены значимые факторы экологического пространства. Показано, что различия в чувствительности видов к тем или иным факторам ведут к расхождению оптимумов экологических ниш, что обеспечивает их относительную независимость в рамках одного сообщества. Всего, в пределах лесного пояса, хорошо выделяются 4 типа сообществ землероек, которые связаны с определенным типом растительного покрова и характером гидротермического режима территории.

Ключевые слова: *землеройки; лесной пояс; факторы среды; сообщества; экологическая ниша.*

Введение

Изучение адаптаций позвоночных животных к среде обитания и процессов формирования их сообществ остается актуальным направлением в современной экологии [1–4]. Недостаточно изучены в этом отношении землеройки (Soricidae) – обширная группа мелких млекопитающих, представители которой образуют многовидовые сообщества в горах Южной Сибири. Значительная часть территории этих горных систем приходится на лесной пояс, который представлен Урало-Сибирским бореальным фитоценоотическим комплексом [5]. В его состав входят горные темно- и светлохвойные леса южносибирского типа из пихты, кедра, сосны, ели и лиственницы с участием березы и осины. Характер растительного покрова на конкретной территории зависит прежде всего от параметров гидротермического режима, которые имеют существенные различия в разных частях лесного пояса [6].

Нашими исследованиями охвачены избыточно влажные таежно-черневые леса (пергумидный сектор увлажнения), влажные горно-таежные леса (гумидный сектор) и умеренно влажные подтаежно-лесостепные леса (семигумидный сектор). Такие гетерогенные условия способствуют совместному обитанию многих близкородственных видов позвоночных животных, что вызывает определенный интерес для сравнительного изучения их адаптаций к

среде и выяснения экологических механизмов, способствующих формированию многовидовых сообществ.

Цели настоящего исследования – выявление механизмов, способствующих сосуществованию видов землероек в экологическом пространстве горных лесов южной части Средней Сибири и определение структурной организации их сообществ на рассматриваемой территории. Необходимо отметить, что в данном исследовании термин «сообщество» используется как синоним понятия «население» и не несет в себе определенной функциональной нагрузки.

Материалы и методики исследования

В работе использованы материалы, собранные автором в пределах лесного пояса гор южной части Средней Сибири в период с 2002 по 2010 г., а также сведения из литературных источников [7–9]. Все материалы объединяет использование единых методик их сбора и обработки. Отлов животных производился стандартным методом ловчих канавок 50 м длиной с 5 конусами, вкопанными с интервалом 10 м, в единые сроки – с 20 июля по 1 сентября, в период максимальной численности популяций. В работе использован показатель относительной численности – число особей на 100 конусо-суток (к.-с.). Всего отработано более 9 000 к.-с. Общий объем исследованного материала составил 6693 экз. В анализ включены 75 вариантов населения землероек с 20 ключевых участков. Каждый вариант населения соответствует одной ловчей канавке, отработавшей не менее 10 сут. Исследования проведены в пределах лесного пояса горных систем Западного и Восточного Саяна, Кузнецкого Алатау, Горной Шории и Восточного Танну-Ола (рис. 1).

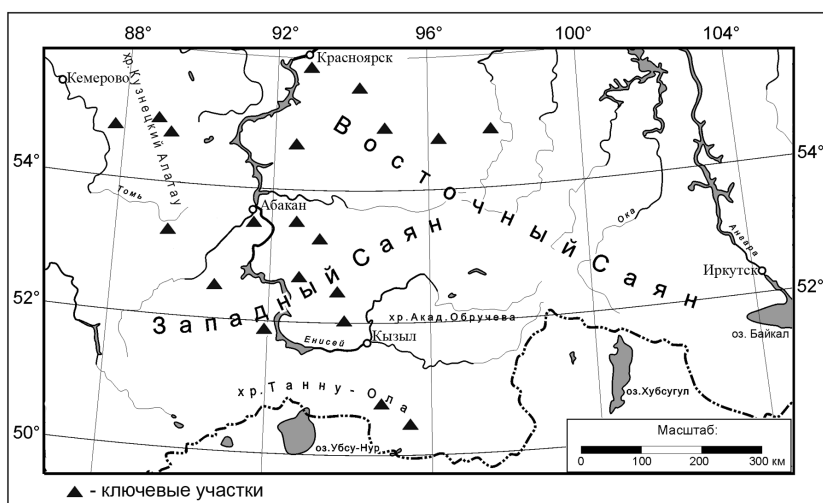


Рис. 1. Карта района исследований

Общая протяженность рассматриваемой территории с запада на восток составляет 550 км, с юга на север – более 600 км, перепад абсолютных высот – от 300 до 1 500 м над ур. м.

Для решения поставленных задач в работе применяются различные методические подходы. Основой подходов служит представление об экологической нише как об области в многомерном пространстве всех потенциальных переменных, так или иначе определяющих существование каждого вида и его численность. Под экологическим пространством при этом понимается потенциально открытое многомерное множество отношений видов друг с другом и окружающей средой. В соответствии с этим можно считать, что обилие каждого вида есть функция неизвестных переменных – координат пространства, межвидовых отношений и некоторого случайного процесса [1].

Методика первого подхода связана с расчетом значения координат экологического пространства методом многомерного шкалирования на основе матрицы корреляции (гамма-корреляции) между 75 вариантами населения землероек по принципу «каждого с каждым». Этот метод позволяет получить визуальное представление расстояний между переменными без какого-либо знания об их взаимной ассоциации. Размерность виртуального экологического пространства определяли по функции стресса. Отметим, что термин «stress» (напряжение) традиционно связан с методом многомерного непараметрического шкалирования и не имеет ничего общего с понятием стресса в биологии. В общем случае, чем больше размерность многомерного пространства, тем меньше стресс [1]. Полученные значения осей шкалирования отражают изменения численности в пространстве независимых виртуальных факторов, представленных через их восприятие самими видами. Данные о численности видов были предварительно ранжированы в пределах каждой точки отлова. Видам с нулевой численностью присваивался один и тот же ранг. Для описания распределения видов в пространстве виртуальных факторов для каждого из них вычисляли корреляции (по коэффициенту Пирсона) с осями многомерного шкалирования [10].

Реализация второго подхода связана с определением физического смысла выделенных абстрактных факторов среды. Для этого значения осей связали, используя гамма-корреляцию, с переменными, характеризующими среду обитания в каждой точке отлова (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Характеристика среды для каждой точки отлова землероек в пределах
лесного пояса гор юга Средней Сибири**

Параметры среды	Характеристика параметров среды
Высота над уровнем моря	Метры
Почвы	1 – каменистые, 2 – суглинистые маломощные, 3 – с развитым гумусовым горизонтом
Сомкнутость древесного яруса* (доля покрытия)	0 – отсутствует, 1 – 1–25 %, 2 – 26–50 %, 3 – 51–75 %, 4 – 76–100 %
Подлесок	То же
Крупнотравно-папоротниковый ярус	То же
Травяно-кустарниковый ярус	То же
Моховой покров	То же
Степень захламленности (валежник)	0 – отсутствует, 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная

* Параметры растительного покрова определялись по общепринятым геоботаническим методикам [11].

Степень нагрузки на факторы определяли в модели множественной регрессии с помощью коэффициента детерминации (R^2), который показывает, какая доля дисперсии результативного признака объясняется влиянием использованных переменных.

Третий методический подход направлен на выделение типов сообществ землероек. Эта процедура проведена с помощью кластерного анализа методом Варда по трем факторам, полученным при многомерном шкалировании. В качестве дистанции использовано расстояние Евклида. Надежность выделения сообществ (кластеров) проверялась с помощью канонического дискриминантного анализа на основе тех же абстрактных факторов с дальнейшей оценкой их связи с реальными характеристиками среды [10]. Статистическая обработка и построение графиков выполнены в программе StatSoft Statistica 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

В пределах лесного пояса гор юга Средней Сибири обитает 10 видов семейства землеройковых. В большинстве обследованных местообитаний абсолютно доминирует обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.). В качестве содоминантов выступают средняя (*S. caecutiens* Laxmann), равнозубая (*S. isodon* Turov) и малая (*S. minutus* L.) бурозубки. Обычны в составе сообществ тундряная (*S. tundrensis* Merriam) и плоскочерепная (*S. roboratus* Hollister) бурозубки. Редкими видами, которые встречаются в отловах не каждый год, являются обыкновенная кутора (*Neomys fodiens* Pennat), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.), сибирская (*Crociodura sibirica* Dukelsky) и малая (*C. suaveolens* Pall.) белозубки. Последние два вида отмечены единичными экземплярами. Еще один обитатель сибирских лесов – крупнозубая бурозубка (*S. daphaenodon* Thomas) – в горной тайге нами не отмечен.

Размерность экологического пространства, в котором рассматриваются виды и сообщества землероек, определили по функции стресса. Значение индекса стресса (0,12), полученное для трехмерной модели, свидетельствует о хорошем соответствии между моделью многомерного шкалирования и исходными данными о размещении видов [1, 12].

Расположение землероек в пространстве трех виртуальных факторов (осей многомерного шкалирования) представлено в табл. 2.

Таблица 2

Чувствительность видов землероек к абстрактным факторам экологического пространства в пределах лесного пояса гор юга Средней Сибири

Вид	Чувствительность видов к факторам			Подобласти экологического пространства		
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
1	2	3	4	5	6	7
Белозубка малая	-0,12	-0,05	0,07	–	–	+
Белозубка сибирская	-0,07	-0,15	0,11	–	–	+
Бурозубка малая	-0,40	0,34	0,25	–	+	+
Бурозубка средняя	0,41	-0,45	-0,20	+	–	–
Бурозубка плоскочерепная	0,19	0,37	-0,25	+	+	–

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Бурозубка равнозубая	-0,51	-0,22	0,21	—	—	+
Бурозубка тундряная	0,54	0,46	0,22	+	+	+
Бурозубка обыкновенная	-0,50	0,16	-0,01	—	+	—
Бурозубка крошечная	0,25	0,24	-0,19	+	+	—
Кутора обыкновенная	-0,36	-0,03	0,31	—	—	+

Примечание. Полужирным выделены значимые коэффициенты корреляции.

Полученные значения отражают положение видов в пространстве независимых абстрактных факторов, представленных через их восприятие самими животными. Большинство землероек зависят в той или иной степени от одного, двух или всех трех факторов, но в разном их сочетании. Совместное устойчивое обитание видов требует, чтобы их численность управлялась разными факторами или чувствительность к одним и тем же факторам была различной [1, 13]. Землеройки занимают разные подобласти экологического пространства. Так, например, малая бурозубка зависит от всех трех факторов. Средняя и тундряная бурозубки достоверно зависят от 1-го и 2-го факторов одновременно, но с различным сочетанием знаков. Бурозубки равнозубая и обыкновенная имеют одинаковое отношение к 1-му фактору, однако по 2-му и 3-му факторам эти виды расходятся в экологическом пространстве. Некоторые пары видов показывают идентичное отношение ко всем трем факторам, например обыкновенная кутора и равнозубая бурозубка, но величины их коэффициентов чувствительности различны. Белозубки малая и сибирская также идентичны по отношению к среде, однако их показатели статистически недостоверны.

Физический смысл каждого выделенного фактора можно определить, связав его с помощью корреляции с переменными, характеризующими среду обитания. Основные параметры связи, показывающие физическое содержание факторов, представлены в табл. 3.

Таблица 3

Оценка связи параметров среды лесного пояса гор южной части Средней Сибири с факторами экологического пространства

Параметры среды	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Высота над уровнем моря	0,48	-0,16	-0,03
Почва	-0,06	0,29	0,13
Сомкнутость древесного яруса	0,05	-0,29	-0,09
Подлесок (доля покрытия)	0,04	-0,15	0,25
Крупнотравно-папоротниковый ярус	-0,38	0,02	0,22
Травяно-кустарничковый ярус	-0,17	0,38	0,18
Моховой покров	0,14	-0,34	-0,28
Захламленность (валежник)	-0,27	-0,12	-0,14
Коэффициент детерминации факторов параметрами среды (R^2)	0,62	0,35	0,18

Примечание. Полужирным выделены значимые коэффициенты корреляции.

Значимые коэффициенты корреляции отмечены для всех трех факторов.

Первый фактор ($R^2 = 0,62$) в положительной области отражает высоту над уровнем моря и степень развития мохового покрова, в отрицательной – развитое крупнотравие и захламленность валежником. Оценивая отношение видов к этим показателям, можно сделать заключение, что наиболее значима для землероек степень континентальности климата, которая имеет существенные различия на территории региона. *Второй фактор* ($R^2 = 0,35$) отражает сомкнутость лесообразующих пород и эколого-ценотический состав подчиненных ярусов леса. *Третий фактор* ($R^2 = 0,18$) в положительной области соответствует лесам на ранних стадиях сукцессии с развитым подлеском и крупнотравно-папоротниковым ярусом, в отрицательной – сомкнутым темнохвойным лесам с развитым моховым покровом.

На основании вышеприведенных значений факторов среды для каждого вида можно составить описание его экологических предпочтений в пределах горных лесов. Максимальной численности малая бурозубка достигает во вторичных таежных лесах и подтаежных лесах травянистых типов. Положительно влияют на вид развитый крупнотравно-папоротниковый и травяно-кустарничковый ярусы. Численность вида снижается по мере подъема в горы в спелых горно-таежных лесах зеленомошного типа.

Средняя бурозубка максимальной численности достигает в спелых коренных горно-таежных лесах, минимальной – в подтаежных лесах. Положительно влияют на нее увеличение высоты над уровнем моря, сомкнутый древесный ярус и развитый моховой покров, отрицательно – развитие травяно-кустарничкового и крупнотравно-папоротникового ярусов.

Для обитания плоскочерепной бурозубки благоприятны подтаежные леса травянистых типов. Минимальна численность вида в сомкнутых горно-таежных лесах с развитым моховым покровом. Тенденции к увеличению обилия связаны с уменьшением сомкнутости древостоя, развитием травяно-кустарничкового яруса и почв. Максимальна численность этой землеройки в среднесомкнутых лесах со смешанным составом подчиненных ярусов при сочетании мхов с разнотравием.

Равнозубая бурозубка придерживается территорий с наименее континентальным климатом. Максимальной численности вид достигает во вторичных горно-таежных лесах. Минимальна численность вида в лесах подтаежного типа с развитым травянистым покровом. Благоприятны для этой землеройки развитые крупнотравно-папоротниковый ярус и захламленность валежником. Менее предпочитаемы видом местообитания с разреженным древесным ярусом и развитым моховым покровом.

Тундрная бурозубка предпочитает районы с высокой степенью континентальности климата. Максимальной численности эта землеройка достигает в разреженных лесах с развитым травянистым покровом на развитых почвах. Низкая численность вида связана с сомкнутым древесным пологом, развитым моховым покровом и захламленностью валежником.

Обыкновенная бурозубка имеет широкое распространение по территории лесного пояса. Численность обыкновенной бурозубки имеет максимальные значения в нарушенных коренных растительных формациях, находящихся на

разных стадиях восстановительной сукцессии. Положительно влияют на численность развитые травяно-кустарничковый и крупнотравно-папоротниковый ярусы, а также захламленность валежником. Развитый моховой покров в сочетании с плотно сомкнутым древесным покровом определяет низкую численность вида.

Крошечная бурозубка чувствительна к сомкнутости древесного покрова и характеру увлажнения. Относительно многочисленна эта бурозубка как в сомкнутых, так и разреженных лесах. Положительно реагирует вид на увеличение высоты над уровнем моря и развитие травяно-кустарничкового яруса, отрицательно – на развитый крупнотравно-папоротниковый ярус, моховой покров и захламленность валежником.

Обыкновенная кутора относится к гидрофильным формам и тяготеет в своем распространении к поймам ручьев и рек в пределах лесного пояса. Тем не менее в соответствии с полученными значениями корреляции очевидна связь этого вида с определенными типами лесной растительности. Ее численность повышается в разреженных лесах с развитым крупнотравно-папоротниковым ярусом, подлеском и повышенным захламлением. Численность снижается на возвышенных участках хребтов с сомкнутым древостоем и развитым моховым покровом.

Значимой связи между численностью малой и сибирской белозубок и факторами среды не выявлено. Однако, анализируя сочетание знаков в таблице и величину коэффициентов чувствительности этих видов, можно предположить, что их размещение по территории лесного пояса связано с производными растительными формациями, имеющими смешанный состав подчиненных ярусов леса со значительным участием крупнотравия и папоротников.

Таким образом, проведенный анализ позволяет сформировать общее представление о характере взаиморазмещения землероек в пределах лесного пояса гор южной части Средней Сибири (рис. 2).

Как видно из рис. 1, все виды хорошо дифференцированы по трем базовым факторам, что свидетельствует о расхождении оптимумов их экологических ниш в факторном пространстве горных лесов региона. Данное обстоятельство способствует совместному обитанию этих близкородственных видов в составе многовидовых сообществ, состав и структура которых претерпевает существенные изменения на протяжении рассматриваемого региона в соответствии с определенными градиентами среды. Полученные результаты хорошо согласуются с исследованиями, посвященными экологии сообществ землероек бореальных лесов Евразии [14–19].

Для характеристики агрегированности сообществ землероек на рассматриваемой территории в зависимости от условий окружающей среды проведен кластерный анализ. На дистанции связи в 50% включенные в анализ 75 вариантов населения распадаются на 4 кластера. Надежность классификации сообществ (кластеров) дискриминантным анализом по абстрактным факторам составила 94%. Положение сообществ в осях дискриминантного анализа показано на рис. 3.

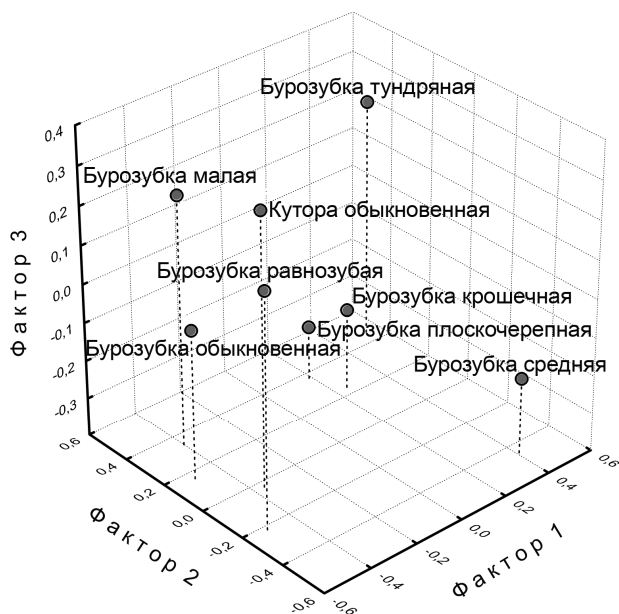


Рис. 2. Размещение землероек в экологическом пространстве горных лесов южной части Средней Сибири

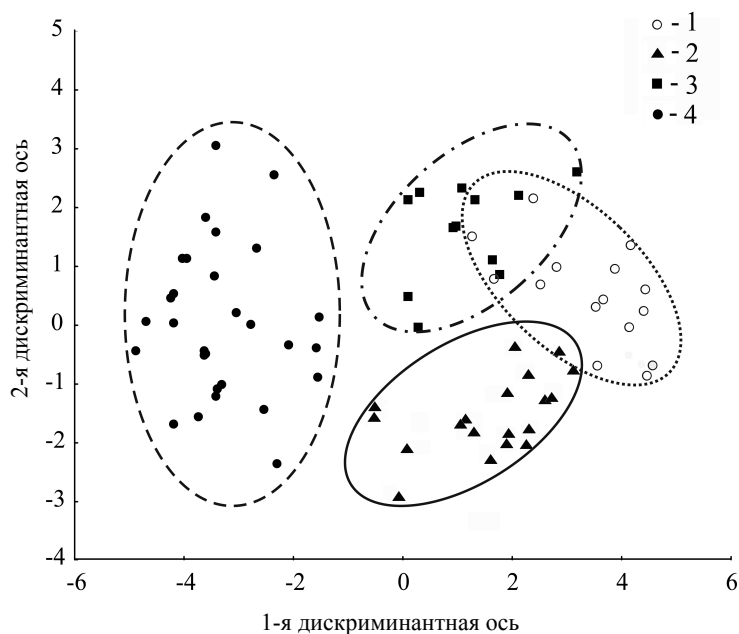


Рис. 3. Распределение 4 типов сообществ землероек в пространстве 2 канонических дискриминантных осей, построенных по абстрактным факторам среды (эллипсы – 95%-ной доверительный интервал для классов)

На основании проведенного анализа выделенные типы сообществ землероек можно охарактеризовать по их связи с измеренными параметрами среды на участках. На рис. 3 видно, что наибольшие различия наблюдаются по первой дискриминантной оси между 4-м типом и всеми остальными. Этот же тип имеет наибольший размах по 2-й дискриминантной оси. Это значит, что условия обитания землероек в пределах данного типа существенно отличаются по составу подчиненных ярусов леса от участков с развитым крупнотравием и травяно-кустарничковым ярусом к местообитаниям с развитым моховым покровом. Также вдоль первой дискриминантной оси выделяется 1-й тип сообществ, который связан с местообитаниями, имеющими развитый крупнотравно-папоротниковый и травяно-кустарничковый ярусы, сильно захламленными валежником. Этими параметрами отличаются черневые и таежно-черневые леса. Сообщества 2-го и 3-го типов имеют наибольшие различия по второй дискриминантной оси. Сообщества 2-го типа обитают на участках с развитым почвенным покровом и травяно-кустарничковым ярусом. Растительный покров представлен здесь подтаежными и лесостепными сосновыми и сосново-березовыми лесами травянистых типов. Третий тип сообществ формируется на участках, занятых светлохвойной тайгой зеленомошного и травяно-зеленомошного типов и расположенных на возвышенных частях хребтов.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что выделенные типы сообществ землероек соответствуют определенным высотно-растительным поясам гор южной части Средней Сибири [6]. *Первый тип* сообществ землероек формируется в условиях таежно-черневого (пихтовые, пихтово-кедровые, пихтово-осиновые, пихтово-кедровые леса) подпояса. *Второй тип* связан с подтаежными (сосново-лиственными, сосново-лиственничными) лесами и лесостепными (сосново-березовые, сосново-лиственничные леса) предгорьями. *Третий тип* – с горно-таежным светлохвойным (лиственничные, лиственнично-кедровые леса) подпоясом. *Четвертый тип* сообществ формируется в условиях горно-таежного темнохвойного (пихтовые, пихтово-кедровые, кедрово-еловые леса) подпояса.

Различия в структуре выделенных сообществ определяются особенностями их состава и численностью видов (рис. 4).

Сообщество *первого типа* имеет хорошо выраженную монодоминантную структуру. Благоприятные микроклиматические условия и обилие беспозвоночных определяют абсолютное лидерство обыкновенной бурозубки, которая находится здесь на восточном пределе своего ареала. Смешанный состав разновозрастных насаждений и развитый травянистый покров обеспечивают благоприятные условия для равнозубой, малой и тундряной бурозубок в сообществе этого типа. Высокая влажность благоприятна и для обыкновенной куторы, молодняк которой широко расселяется в пределах пояса, значительно удаляясь от водоемов. Кроме того, здесь встречаются белозубки – редкие участники в составе сообществ региона.

Сообщество землероек *второго типа* имеет полидоминантную структуру. В качестве доминантов выступают обыкновенная, средняя и равнозубая бурозубки. Высокой численности достигает малая бурозубка, которая тяготеет к разреженным лесам смешанного состава с развитым травянистым ярусом. Отмечены здесь обыкновенная кутора и крошечная бурозубка.

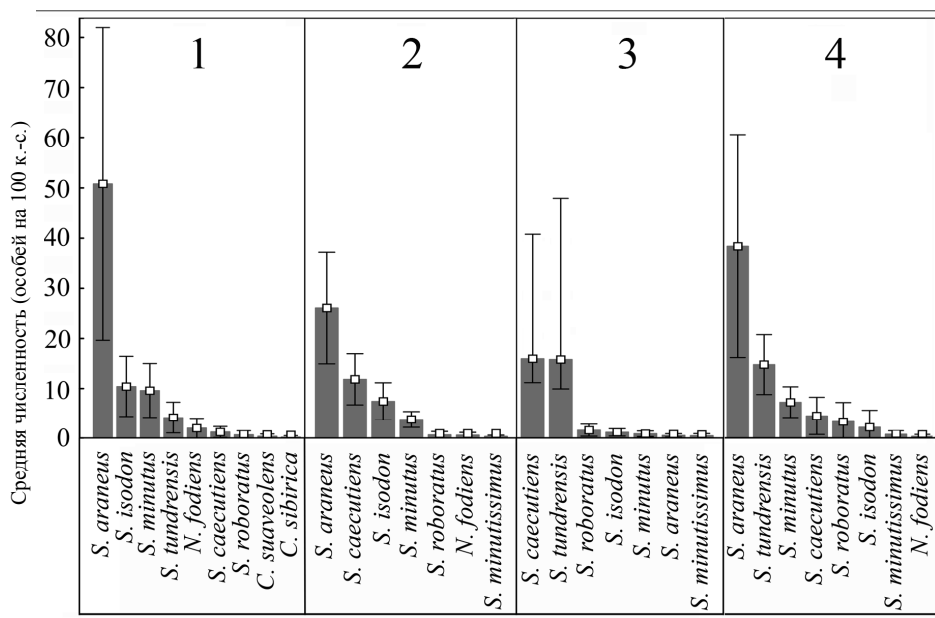


Рис. 4. Состав и структура доминирования землероек в 4 типах сообществ лесного пояса гор южной части Средней Сибири (среднее $\pm$ 95%-ный доверительный интервал)

Третий тип сообществ существенно отличается от трех предыдущих прежде всего составом доминирующей группировки. В светлохвойной тайге с развитым моховым покровом абсолютно доминируют средняя и тундрная бурозубки. Фауногенетическая связь и биотопическая приуроченность этих видов к разреженным кедровым и лиственничным лесам с сильно развитым моховым покровом обеспечивают высокую численность и абсолютное доминирование в сообществе. Все остальные виды бурозубок имеют низкую численность и встречаются единичными экземплярами, что отражается на суммарной численности, которая имеет самые низкие значения в пределах рассматриваемого региона.

Четвертый тип сообществ имеет распределение видов, близкое к нормальному, что выражается в постепенном снижении долевого участия от доминантов к малочисленным видам со сбалансированной структурой и высокой суммарной численностью, что свидетельствует о благоприятных условиях для большинства видов. Доминирует обыкновенная бурозубка, которая в отличие от первого типа в таежных лесах не столь многочисленна и имеет сопоставимые показатели численности с другими видами.

Таким образом, максимальное число видов и высокая численность землероек характерны для черневой тайги и хвойно-лиственных лесов со смешанным составом подчиненных ярусов леса. Под пологом такого типа насаждений формируются наиболее благоприятные условия для обитания этой группы. Развитый травянистый покров способствует формированию мощной подстилки, богатой беспозвоночными. Достаточное количество осадков в летний

период обеспечивает оптимальные микроклиматические условия, а зимой – защиту от низких температур.

Заключение

Проведенный комплексный анализ данных о размещении и численности 10 видов землероек в пределах лесного пояса горных систем южной части Средней Сибири позволил определить характер связи видов с условиями среды и их физический смысл, оценить размещение видов в пространстве экологических факторов и особенности структурной организации сообществ.

Статистическая оценка достоверности влияния абстрактных факторов среды показала их значимость для рассматриваемой группы. Большинство землероек зависит в той или иной степени от одного, двух или всех трех факторов. Все виды занимают разные подобласти экологического пространства, отличаясь характером отношений (положительным или отрицательным) и степенью чувствительности к факторам среды. В результате этого происходит пространственное разобщение близкородственных видов, что является одним из наиболее важных механизмов, обеспечивающих их сосуществование в рамках одного сообщества. Из выделенных базовых факторов наиболее значим для землероек характер растительного покрова с определенным типом подчиненных ярусов леса, где проходит весь жизненный цикл рассматриваемой группы животных. В свою очередь этот показатель зависит от высоты над уровнем моря, гидротермического режима и степени трансформации лесной растительности. Вышеуказанные причины обуславливают формирование 4 типов сообществ в пределах горных лесов и лесостепных предгорий региона. Таким образом, выявленные параметры среды в значительной степени определяют пространственное и биотопическое распределение животных и процессы формирования их многовидовых сообществ в горных лесах южной части Средней Сибири. Очевидно также и то, что распределение землероек детерминировано большим числом экологических параметров среды, чем рассмотрено в этой работе.

Автор выражает искреннюю признательность Д.И. Назимовой (Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН) и С.А. Абрамову (Институт систематики и экологии животных СО РАН) за ценные советы и практическую помощь при написании статьи.

Литература

1. Пузаченко Ю.Г., Кузнецов Г.В. Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов северного Вьетнама // Зоологический журнал. 1998. Т. 77, № 1. С. 117–132.
2. Роговин К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 4. С. 394–413.
3. Michel N., Burel F., Legendre P., Butet A. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France // Landscape Ecol. 2007. Vol. 22. P. 1241–1253.

4. Андреева Т.А., Ожолова Н.М. Экологические предпочтения лесных полевков // *Экология*. 2009. № 2. С. 149–154.
5. Огуреева Г.Н. Структура высотной поясности растительности гор Южной Сибири // *Бюллетень МОИП. Отд. биол.* 1983. Т. 88, вып. 1. С. 66–74.
6. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1986. 225 с.
7. Юдин Б.С., Николаев В.В. Сообщества мелких млекопитающих (Micromammalia) вертикальных поясов центральной части Восточного Саяна (Тофалария) // *Фауна и систематика позвоночных Сибири*. Новосибирск : Наука, 1977. С. 81–93.
8. Юдин Б.С., Потанина А.Ф. Территориальные группировки мелких млекопитающих в Кузнецком Алатау и Западном Саяне // *Фауна и систематика позвоночных Сибири*. Новосибирск : Наука, 1977. С. 32–59.
9. Александров В.Н., Сергеев В.Е. Мелкие млекопитающие (Micromammalia) Горной Шории // *Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц*. Новосибирск : Наука, 1987. С. 22–27.
10. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М. : Академия, 2004. 416 с.
11. Полевая геоботаника / Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина Т. 3. М. ; Л. : Наука, 1964. 530 с.
12. Краскел Дж.Б. Многомерное шкалирование и другие методы поиска структуры // *Статистические методы для ЭВМ*. М. : Наука, 1986. С. 301–348.
13. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.
14. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М. : Наука, 1990. 160 с.
15. Шефтель Б.И. Анализ пространственного распределения землероек в средней Енисейской тайге // *Экологическая ординация и сообщества*. М. : Наука, 1990. С. 15–32.
16. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолотчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М. : Наука, 1992. 127 с.
17. Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург : Екатеринбург, 1996. 268 с.
18. Сергеев В.Е. Эколого-эволюционные факторы организации сообщества бурозубок (Insectivora, Soricidae, *Sorex*) северной Азии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2003. 52 с.
19. Виноградов В.В. Сравнительная характеристика сообществ мелких млекопитающих горных лесов юга Средней Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2010. № 3. С. 47–59.

Поступила в редакцию 10.02.2011 г.

Vladislav V. Vinogradov

V.P. Astafiev Krasnoyarsk Pedagogical University, Krasnoyarsk, Russia

STRUCTURAL ORGANIZATION OF SHREWS (Soricidae) COMMUNITIES OF MOUNTAIN FORESTS IN THE SOUTHERN PART OF CENTRAL SIBERIA

On the basis of our own and published data the mechanisms of shrews accommodation in mountain forests of the southern Middle Siberia and the peculiarities of their multi-species communities have been examined. A conducted comprehensive analysis of data on the location and the number of shrews within the forest belt of mountain ranges of the southern Middle Siberia made it possible to determine the nature of the relationship of species to environmental conditions and their physical significance,

to assess the interplacement of species in the space of environmental factors and the features of the structural organization of communities.

Statistical evaluation of the reliability of the impact of three abstract environmental factors showed their great importance for the group. Most shrews depend, to some extent, on one, two or all three environmental factors. All types occupy different subregions of ecological space, differing in the nature of relationships (positive or negative) and the degree of sensitivity to environmental factors. Calculations of the parameters of ecological niches of species have shown that they are isolated from each other and their centers never overlap. The result is a spatial separation of closely related species, which is one of the most important mechanisms for ensuring their coexistence within the same community. Of the selected fundamental factors the most significant for the shrews is the character of vegetation with a certain type of subordinate forest tiers. In turn, this figure depends on the height above the sea level, the hydrothermal regime and the degree of forest plant communities transformation. The above-mentioned reasons cause the formation of the 4 types of communities within the forest belt, i.e. communities of mountain dark coniferous taiga, niello and boreal forests in the recovery stage, sub-taiga-steppe forests and communities of cedar and larch forests.

Key words: *shrews; forest belt; environmental factors; community and ecological niche.*

Received February 10, 2011