

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.533.(23.03):599.324.4

В.В. Виноградов¹, Б.К. Кельбешев²

¹*Красноярский государственный педагогический университет
им. В.П. Астафьева (г. Красноярск)*

²*Государственный природный заповедник «Столбы» (г. Красноярск)
E-mail: vlad-vin@yandex.ru*

**СТРУКТУРНО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ СРЕДНЕГОРНОЙ
ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ ВОСТОЧНОГО САЯНА
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»)**

Аннотация. *Изучена структурно-временная организация сообщества мышевидных грызунов темнохвойной тайги Восточного Саяна. Показано, что многолетняя динамика показателей разнообразия и выравненности сообщества в большей степени связана со сменой доминирующей группировки, чем с динамикой численности. Расположение видов в факторном пространстве выявило ведущую роль степени увлажнения территории, состава и сомкнутости лесобразующих пород. Рассчитанная связность внутри сообщества показала его высокую устойчивость.*

Ключевые слова: *мышевидные грызуны; динамика; сообщества; стабильность; устойчивость.*

Одной из актуальных проблем современной экологии по-прежнему остается изучение организации и динамики сообществ наземных позвоночных животных [1, 2]. Подробный анализ основных структурно-функциональных параметров сообществ позволяет изучить биоразнообразие, подразумевающее качественный и количественный состав, видовое богатство и структуру доминирования, стабильность и устойчивость, восприимчивость к нарушениям в разных экосистемах [3, 4]. В связи с этим сообщество мелких млекопитающих таежных территорий Восточного Саяна представляет собой удобную модельную группу, позволяющую проследить многолетние изменения, происходящие с животным миром горной темнохвойной тайги под действием изменяющихся факторов среды.

Длительные стационарные наблюдения за мелкими млекопитающими проведены на территории государственного природного заповедника «Столбы», который представляет собой эталонный участок темнохвойной тайги Восточного Саяна. Полученные данные положены в основу комплексной оценки отдельного сообщества мышевидных грызунов: изменений его структуры и численности в разные годы, динамики информационных показателей, корреляций многолетних колебаний численности у популяций разных видов. На основании этих показателей делается вывод об их влиянии на стабильность и устойчивость рассматриваемого сообщества.

Материал и методы

Для анализа параметров биологического разнообразия рассматриваемого сообщества использованы многолетние (1981–2007 гг., с перерывами: 1990, 1991, 1998 гг.) материалы по учету численности мышевидных грызунов на территории заповедника «Столбы». Работы в разное время проводили сотрудники заповедника В.И. Булавкин, А.Н. Зырянов, А.М. Хританков, Б.К. Кельбешев. Репрезентативность данных по исследуемой группе была достигнута в результате применения ловчих канавок с 5 конусами – унифицированного метода учета и отлова мелких млекопитающих [5]. Всего отработано более 7000 конусо-суток (к/с), проанализированы данные по 3289 зверькам, относящимся к 9 видам (кроме синантропных). Для числовой характеристики видов в сообществе использовали показатель относительной численности особей на 100 к/с. Исследования проводились в бесснежный период в различных частях заповедника, занятых темнохвойной тайгой с господством пихты сибирской. По лесотипологической классификации были обследованы темнохвойные (пихтовые, кедрово-пихтовые) осочково-зеленомошные леса и темнохвойные (с примесью осины) крупнотравно-вейниковые леса в интервале высот 450–600 м над ур. м.

В качестве мер разнообразия и выравненности сообщества применены индексы Шеннона и Симпсона [6, 4]. Использование указанных индексов позволило оценить количественные отношения между видами и уровень видового разнообразия сообщества в разные годы. Индекс Шеннона наиболее информативен, он не меняется, если число видов и их относительные доли постоянны, поэтому изменения индекса, особенно в сторону уменьшения, указывают на нарушение структуры доминирования сообщества, выпадение из него отдельных видов, т.е. на утрату устойчивости. Индекс Симпсона более чувствителен к изменению структуры доминирования в сообществах, особенно связанных с влиянием антропогенных факторов [4, 7].

Многолетние данные по численности обработаны с помощью метода главных компонент (факторный анализ). Суть этого метода сводится к выявлению направлений максимально сопряженного варьирования всех исследуемых признаков и переходу к двум-трем самым значительным из них. Комплексный анализ, основанный на этом методе, дает возможность ординации видов в плоскости главных компонент по их сходству или различию к действию факторов разной природы [8, 9].

Для перехода от динамики численности вида к характеристике, отражающей положение вида в сообществе, был использован метод, предложенный Ю.Н. Литвиновым с соавт. [10]. Вектор относительных численностей всех видов центрировался и нормировался за каждый год отдельно. (Полученный показатель для каждого вида в дальнейшем именуется структурным индексом и отражает рейтинг вида в сообществе.) Затем матрицу структурных индексов всех видов за все годы обработали методом главных компонент (виды – объекты, годы – признаки). Точки на рис. 3 соединены с помощью линий (сплайнов), отражающих траекторию изменения характеристик сообщества.

Связь между видами определяли попарным сравнением среднегодовых значений численности с применением рангового коэффициента Спирмена. Полученные результаты оформлены в виде круговой схемы. Этот метод позволяет судить о структуре сообщества на основе многолетних данных об изменении численности составляющих его видов [11, 12].

Результаты и их обсуждение

Динамика численности и изменение информационных характеристик сообщества. Сообщество грызунов темнохвойной тайги на территории заповедника «Столбы» включает 9 видов. Доминируют в сообществе красная (*Cletrionomys rutilus* Pall.), красно-серая (*Cletrionomys rufocanus* Pall.) полевки и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Иногда в качестве содоминантов выступают лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) и восточно-азиатская лесная мышь (*Apodemus peninsulae* Thomas). Многолетняя динамика численности показывает, что ее изменения по годам у разных видов могут происходить синхронно или в противофазе. В годы высокой численности первостепенную роль играют виды-доминанты (рис. 1, а).

Многолетняя динамика информационных индексов свидетельствует о том, что их уменьшение или увеличение в большей степени связаны с изменениями структуры доминирования сообщества, чем с многолетней динамикой численности отдельных видов. Такое положение характерно для сообществ мелких млекопитающих таежных территорий [9, 10, 13]. Годы с самыми высокими значениями индексов D и H (1988 и 2000 гг., рис. 1, б) при сходных суммарных значениях относительной численности (рис. 1, а) имеют различную структуру доминирования.

Низкие показатели информационных индексов разнообразия характерны для лет с такой структурой доминирования, когда в сообществе значительно преобладают один или два вида грызунов, а доля остальных относительно мала. Как правило, это годы с низкой суммарной численностью сообщества (рис. 1, а; 1986, 1989, 2002 гг.). График динамики информационных индексов (рис. 1, б) демонстрирует значительные колебания показателей разнообразия за счет увеличения численности содоминантов в сообществе (1984, 2000, 2007 гг.).

Средние показатели индексов выравненности (J , E) за столь длительный период наблюдений свидетельствуют о стабильности сообщества грызунов среднегорной темнохвойной тайги на территории заповедника.

Факторы, определяющие многолетнюю структуру сообщества. Многолетние данные (за 24 года) о численности 9 видов мышевидных грызунов были проанализированы с помощью метода главных компонент. На долю первых трех главных компонент приходится 97,2% учтенной дисперсии. Полученные результаты можно интерпретировать следующим образом. Вдоль первой главной компоненты (83,1% учтенной дисперсии) расположение видов соответствует их приуроченности к основным типам местообитаний. Наибольшую привязанность к коренной темнохвойной тайге обнаруживают лесной лемминг и красная полевка (см. рис. 2).

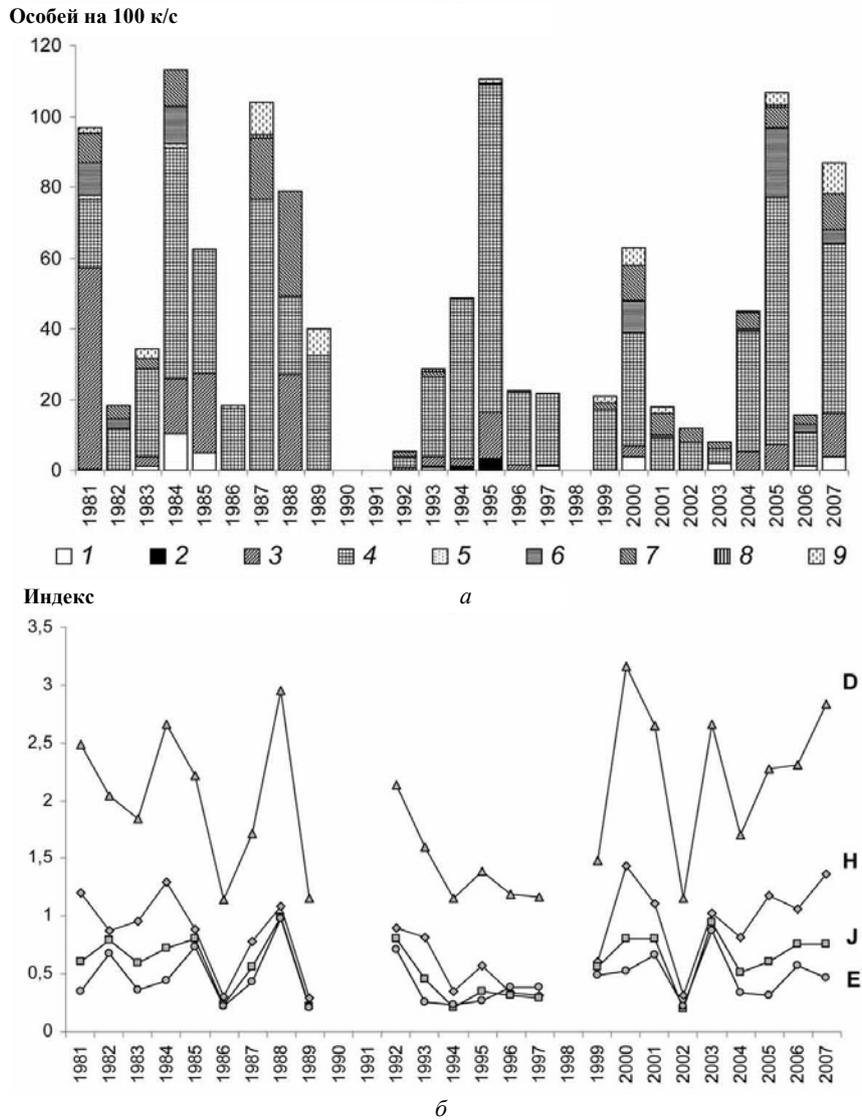


Рис. 1. Среднегодовые показатели относительной численности грызунов (*a*) среднегорной темнохвойной тайги заповедника «Столбы» и динамика индексов (*b*) разнообразия (*D* – Симпсона, *H* – Шеннона) и выравненности (*E* – Симпсона, *J* – Шеннона) сообщества. Виды: 1 – мышь восточноазиатская; 2–7 – полевки: 2 – рыжая, 3 – красно-серая, 4 – красная, 5 – обыкновенная, 6 – темная, 7 – экономка; 8 – лемминг лесной; 9 – мышовка лесная

В лесах зеленомошного типа эти два вида достигают наибольшей численности. При участии мелколиственных пород на разных стадиях лесовосстановительной сукцессии в составе сообщества появляются рыжая полевка, лесная мышовка и восточноазиатская лесная мышь. В рационе питания этих

видов, помимо семян, значительно наличие вегетативных частей и насекомых. На увлажненных разреженных участках с развитым травянистым покровом возрастает участие типичного зеленояда – полевки-экономки. Здесь же отмечена обыкновенная полевка, которая на пределе своего ареала тяготеет к экотонным трансформированным местообитаниям [14]. В лесах с участием сосны обыкновенной сообщество грызунов отличается доминантным положением красно-серой и темной полевок. В первую компоненту почти все виды внесли положительные и близкие по значению вклады (рис. 2), что отражает относительно высокую стабильность исследуемого сообщества. Постоянство факторов определяет сохранение структуры сообщества в разные годы и уравнивает численность составляющих его видов.

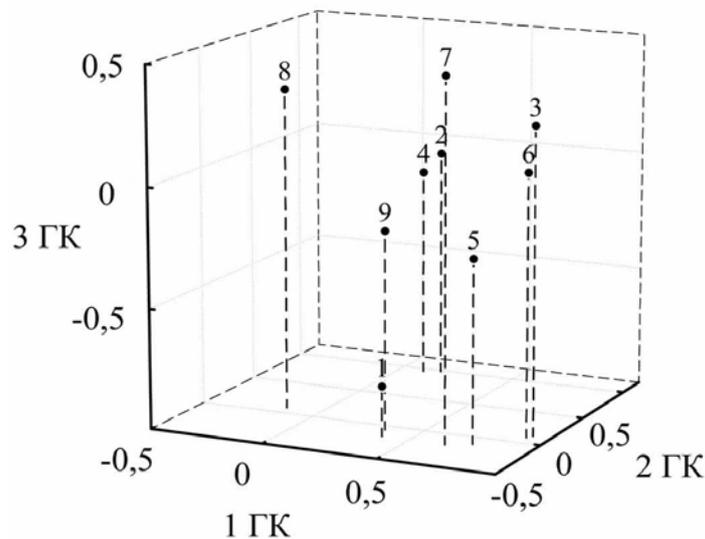


Рис. 2. Расположение видов грызунов в трехмерном пространстве трех первых главных компонент, рассчитанных по показателям численности за 24 года (номера видов см. на рис. 1)

Вторая компонента отражает изменения численных характеристик видов, входящих в сообщество. Виды с положительными вкладами во вторую компоненту отличаются стабильной численностью с незначительными колебаниями в разные годы (см. рис. 2). Виды с отрицательным вкладом имеют высокую амплитуду колебаний – от полного отсутствия в составе сообщества до положения содоминантов. Здесь наибольшим отрицательным значением обладает полевка-экономка (7), циклический вид, значительно меняющий численность (см. рис. 1, а).

Вдоль третьей главной компоненты (5,3% учтенной дисперсии) виды расположились в порядке от гигрофильных к мезоксерофильным формам (см. рис. 2). Столь незначительный вклад этого фактора в общую картину объясняется равномерным характером увлажнения всей территории и стабильным состоянием микроклиматических условий под пологом темнохвойного леса.

Анализ связей внутри сообщества грызунов. Одним из индикаторов, отражающих положение вида в сообществе, может выступать его ранговое положение. Вычисление этого показателя за несколько лет именуется структурным индексом и позволяет построить матрицу структуры доминирования за определенный период времени [10]. Обработка этих данных методом главных компонент выявила следующие закономерности (рис. 3).

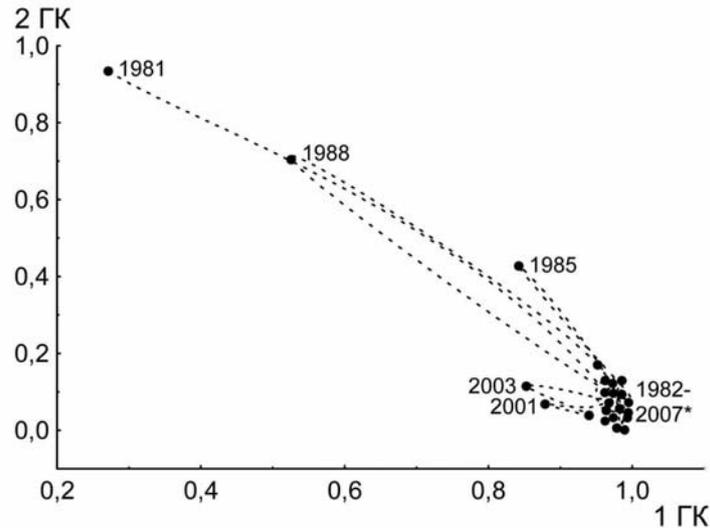


Рис. 3. Многолетняя траектория сообщества грызунов заповедника «Столбы» на плоскости двух первых главных компонент.

*Период, за исключением лет, обозначенных отдельно

Состояния сообщества с высокой численностью и доминированием красно-серой полевки группируются в верхней части графика (1981, 1988, 1985 гг.). Нижняя часть соответствует высокой численности и доминированию красной полевки. Левая часть графика указывает на состояние сообщества с равномерной структурой. Правая часть – на абсолютное доминирование красной полевки. Таким образом, становится очевидной определяющая роль для структуры сообщества противофазной зависимости двух видов-доминантов – красной и красно-серой полевки – и уровня их численности.

Многолетние изменения факторов неживой природы определяющим образом влияют на условия существования всех видов, поэтому целесообразно проследить структурные изменения внутри сообщества под действием этих факторов. Для этих целей сопоставим средние многолетние ранговые значения видов с их коэффициентом вариации (рис. 4). Несмотря на значительные колебания численности и изменения структуры сообщества, виды-доминанты сохраняют свое лидирующее положение (рис. 4, группа А).

Высокие ранговые значения и коэффициенты вариации свидетельствуют о четко выраженной цикличности этих видов. Особенно ярко эта черта проявляется у красно-серой полевки (3). Виды со средним рангом имеют средний

размах изменений его значения (рис. 4, группа *Б*). Самые малочисленные виды характеризуются низкими показателями коэффициентов вариации (рис. 4, группа *В*). Эта группа постоянно выпадает из состава сообщества, а в наиболее благоприятные годы регистрируется единичными экземплярами.

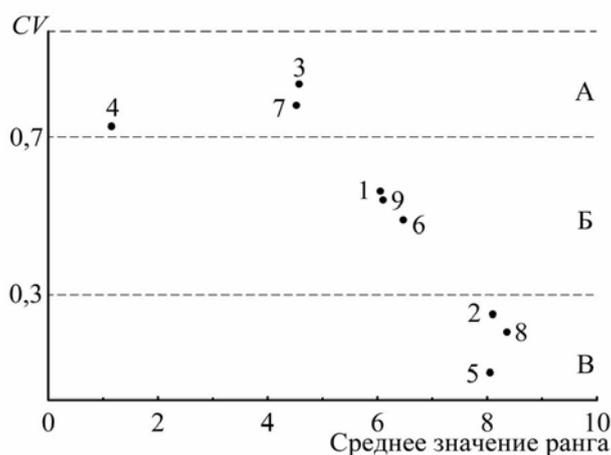


Рис. 4. Распределение средних ранговых значений отдельных видов грызунов темнохвойной тайги заповедника «Столбы» (1981–2007 гг.). CV – коэффициент вариации ранга. *A–B* – группы видов, отличающиеся многолетним рангом в сообществе (номера видов см. на рис. 1)

Связь между видами внутри одного сообщества характеризуется сходством или различием требований к условиям среды обитания. Эта связь может заключаться в частичном перекрытии экологических ниш, а также в прямой или косвенной конкуренции за пищевые ресурсы и территорию [1]. Выявляется подобная связь с помощью расчета коэффициентов корреляции между многолетними показателями численности попарно сравниваемых видов. Полученные значения свидетельствуют о сходном отношении к климатическим и ресурсным факторам среды. И положительные, и отрицательные корреляционные связи отражают структуру сообщества и показывают, как сформирован численный состав входящих в него видов [15].

На рис. 5 представлена структура корреляционных отношений в сообществе мышевидных грызунов заповедника. Достоверная положительная корреляция отмечена для трех пар видов. Две пары во главе с красной полевкой (4) являются типичными обитателями темнохвойной тайги. Такое положение свидетельствует о значительном совпадении факторов, определяющих их численность и многолетнюю динамику. Те же закономерности касаются пары лесолуговых видов – полевки-экономки и обыкновенной полевки (см. рис. 4). Слабые корреляционные отношения отмечены между видами, тяготеющими в своем распространении к разреженным темнохвойным лесам (1, 6), что свидетельствует о слабом перекрытии их экологических ниш. Отрицательные корреляционные связи, указывающие на различия в отношении к условиям среды, характерны для лес-

ной мышовки (9) и рыжей полевки (2). Экологические предпочтения этих видов несколько отличаются от условий темнохвойной тайги, что и определяет низкий уровень их численности и долевого участия в составе сообщества.

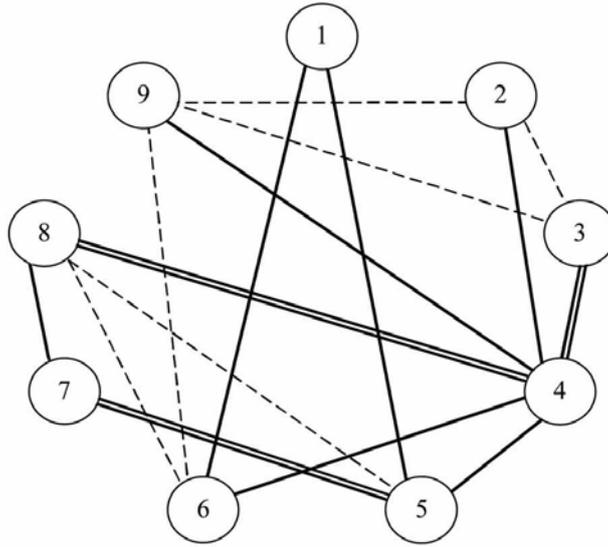


Рис. 5. Корреляционные связи в сообществе грызунов темнохвойной тайги заповедника «Столбы». Пороги: сплошная двойная линия – $R \geq 0,55$ (достоверная корреляция на уровне 95%); сплошная тонкая – $R \geq 0,4$; пунктирная – $R \leq -0,2$ (номера видов см. на рис. 1)

Достоверные корреляционные связи (как положительные, так и отрицательные) раскрывают структурную организацию сообщества в пространстве среды обитания. Степень устойчивости сообщества к действию неблагоприятных факторов среды определяется как мера связности между видами (рис. 5) [16].

При определении меры связности в сообществе учитываются только хорошо проявленные, т.е. реализованные связи ($R \geq 0,55$; $R \leq -0,2$) [12]. Связность в сообществе мышевидных грызунов темнохвойной тайги заповедника «Столбы», рассчитанная как доля всех взаимодействующих пар (С), равна 0,24. Этот показатель имеет среднее значение по сравнению с уровнем связности лесных сообществ Евразии и Северной Америки [10, 12, 16]. Поскольку рассматриваемое сообщество простое по структуре ($S = 9$) и имеет среднее значение связности ($C = 0,24$), его можно охарактеризовать как стабильное, устойчивое к действию факторов различной природы. Хотя стоит отметить, что во многом устойчивость и стабильность обеспечиваются заповедным режимом территории.

Заключение

Анализ численности и информационных характеристик сообщества мышевидных грызунов темнохвойной тайги заповедника «Столбы» показал, что оно подвержено многолетним изменениям и отличается средней степенью

стабильности, о чем свидетельствует динамика параметров разнообразия и выравниваемости. Фазы многолетних колебаний численности разных видов не совпадают, в связи с чем ежегодно изменяется структура доминирования сообщества. Этот параметр формируется за счет резких колебаний численности доминирующих видов и их перегруппировки внутри сообщества. Значительное влияние на информационные характеристики сообщества грызунов также оказывают присутствие или выпадение малочисленных видов.

Метод главных компонент позволил получить трехмерную модель расположения грызунов в гиперпространстве ведущих факторов среды. На первом месте стоит привязанность видов к основным типам местообитаний по направлению от сомкнутых и увлажненных к разреженным и сухим. Второстепенными факторами выступают динамика численности и степень увлажнения территории.

Компонентный анализ матрицы структурных индексов показал ведущую роль видов-доминантов (красной и красно-серой полевок) в структуре доминирования сообщества за 24 года.

Коэффициент вариации рангового положения служит мерой цикличности многолетних показателей доминирования вида в сообществе. В сообществе грызунов доминируют виды с высоким многолетним рангом и наибольшим значением его коэффициента вариации. Виды со средним и низким рангом и незначительным варьированием коэффициента вариации в сообществе немногочисленны.

Вычисление коэффициентов корреляции между многолетними показателями численности позволило: установить наличие или полное отсутствие численно зависимых взаимоотношений между видами, косвенно оценить степень перекрывания экологических ниш, определить степень связности сообщества и его общую устойчивость.

В целом, проведенный анализ позволяет с высокой степенью уверенности судить о состоянии как отдельных популяций, так и всего сообщества грызунов на рассматриваемой территории и характеризует его как стабильное и устойчивое к действию факторов разной природы.

Литература

1. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. 1986. Т. 14. С. 5–70.
2. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
3. Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
4. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
5. Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.
6. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
7. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 376 с.
8. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
9. Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г. Опыт оценки биологического разнообразия сообществ (на примере грызунов Горного Алтая) // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115, № 6. С. 669–676.
10. Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Ковалева В.Ю. и др. Структурно-временная организация сообщества грызунов прителецкой тайги (Горный Алтай) // Экология. 2007. № 6. С. 444–449.

11. Ердаков Л.Н., Максимов А.А., Рябко Б.Н. Экологическая структура сообществ мышевидных грызунов на примере Западной Сибири // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1980. Т. 15, № 3. С. 55–60.
12. Литвинов Ю.Н., Панов В.В. Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, № 1. С. 101–108.
13. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.
14. Потанина А.Ф. Эколого-фаунистический очерк серых полевков (Genus *Microtus* Schrank, 1798) Алтае-Саянской горной страны // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 93–108.
15. Литвинов Ю.Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 126 с.
16. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Поступила в редакцию 07.09.2009

Vladislav V. Vinogradov¹, Boris K. Kelbeshecov²

¹Krasnoyarsk State Pedagogical University named V.P. Astafieva, Krasnoyarsk, Russia

²State Nature Reserve «Stolby», Krasnoyarsk, Russia

E-mail: vlad-vin@yandex.ru

**STRUCTURAL AND TEMPORAL ORGANIZATION OF THE RODENT COMMUNITY
OF THE MIDDLE DARK CONIFEROUS FORESTS OF EASTERN SAYAN
(FOR EXAMPLE, RESERVE «STOLBY»)**

Summary. Analysis of the size and characteristics of community information of small rodents dark coniferous forests Reserve «Stolby» has shown that it is subject to long-term changes and different average degree of stability, as evidenced by the dynamic parameters of diversity and equalization. Phases of the long-term fluctuations of different types of numbers do not match, in connection with which changes the structure of domination annual community. This parameter is formed by sharp fluctuations in the number of dominant species and their rearrangement within the community. Significant influence on the informational characteristics of small rodent community also has a presence or loss of small species. The method of principal component analysis yielded a three-dimensional model of the location of rodents in the hyperspace of the leading environmental factors. In the first place of attachment to the main habitat types in the direction of closed and wet – to the sparse and dry. Secondary factors appear fluctuations in the number and ratio of the character of moisture. Component analysis of the matrix of structural indices showed the lead-dominant species (*Cletrionomys rutilus* Pall., *Cletrionomys rufocanus* Pall.) in the structure of domination community for 24 years. Calculation of correlation coefficients between the multi-year performance numbers made it possible: to establish the presence or absence of numerically dependent relationships between species, indirectly assess the degree of overlap of ecological niches, determine the degree of connectedness of community and its overall stability. In general, the analysis allows a high degree of confidence to judge the state as separate populations, and the entire community of small rodents in the territory under consideration and describes him as stable and resistant to the action of factors of different nature.

Key words: small rodents; community; stability; sustainability.

Received September 7, 2009