

Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 2. Разнообразие, популяционная плотность, биомасса

© 2012 Н. А. ЩИПАНОВ, А. В. КУПЦОВ, А. А. КАЛИНИН, Т. Б. ДЕМИДОВА, В. Ю. ОЛЕЙНИЧЕНКО*,
М. Г. ЛЯПИНА, Д. Ю. АЛЕКСАНДРОВ, А. А. РАСПОПОВА, С. В. ПАВЛОВА, Ф. А. ТУМАСЬЯН

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33*

** Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет
119991, Москва ГСП-1, Ленинские горы, МГУ, 1, стр. 12
E-mail: shchi pa@mail.ru*

АННОТАЦИЯ

Анализ разнообразия с использованием пиктографиков выявил разнонаправленные его изменения после длительного сведения леса и при кратковременных нарушениях. Биомасса мелких млекопитающих сходна во всех типах лесных сообществ, возрастает на лугу и падает в молодом (9-летнем) лесу на месте бывшего поля. Рассмотрена суммарная биомасса оседлого и нерезидентного населения. Несмотря на различия в численности и структуре разнообразия, биомасса оседлого населения сходна во всех типах лесных местообитаний. Вклад нерезидентного населения в общую биомассу возрастает по мере увеличения нарушенности сообществ. Относительная стабильность биомассы рассматривается с точки зрения компенсационных процессов, свойственных биоценозу как системе, склонной к “автономизации”.

Ключевые слова: биоразнообразие, мелкие млекопитающие, фауна, Тверская область, конуса, давилки, живоловки.

“Сообщество” трактуют как группу особей близких таксонов, занимающих некоторое общее жизненное пространство. Слово не является строгим термином, но подразумевает, что взаимодействия видов в большей или меньшей степени отражают динамичес-

кие процессы, происходящие в экосистеме в целом [1–3]. Несмотря на привлекательность использования мелких млекопитающих как тестового сообщества, оценки обычно ограничиваются изменениями в фаунистическом составе, численности отдельных видов и т. п. Вместе с тем разнообразие может быть оценено не только богатством или численностью, но и изменениями в пропорциях встречающихся видов [4]. Удачными примерами таких исследований в отношении мелких млекопитающих являются работы группы Ю. Н. Литвинова [5, 6]. Кроме того, мелкие млекопитающие – удобный объект для изучения компенсационных явлений – воз-

Щипанов Николай Александрович
Купцов Александр Викторович
Калинин Алексей Андреевич
Демидова Татьяна Борисовна
Олейниченко Виктор Юрьевич
Ляпина Марина Германовна
Александров Дмитрий Юрьевич
Распопова Александра Андреевна
Павлова Светлана Владимировна
Тумасьян Филипп Анатольевич

мещения потерь биологического разнообразия за счет численности фоновых видов. Компенсация – одно из фундаментальных свойств живых систем, однако этот аспект экологии изучен еще не полно [7]. В настоящем сообщении рассматриваются вопросы, связанные с закономерностями динамики видового разнообразия мелких млекопитающих, и оцениваются возможные компенсационные эффекты.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место работы и особенности сбора первичных данных подробно охарактеризованы в первом сообщении [8]. По степени нарушенности (от условно коренных к наиболее измененным) рассматриваемые местообитания можно расположить следующим образом: коренной ельник (ВЕ), сосняк чернично-долгомошный (ЗС), выпадающий ольховый лес, сменяющийся молодым ельником (О), сосняк орляково-черничный с чернично-долгомошными пятнами на старой гари (ВС), рубленый ельник (ЗЕ), массив производного леса с выпадающей серой ольхой и еловым подростом (ПЛ), 9-летний березово-сосновый лес на месте старой пашни (П), луг, сформированный под действием выпаса (Л).

Плотность населения рассчитывалась по формуле (1) [9]:

$$D = 40\,000n^2/\pi L^2, \quad (1)$$

где n – число особей данного вида, пойманных на трансекте длиной L , м. Предполагается, что средняя дистанция между соседними особями (L/n) является диаметром условного пространства, приходящегося на одного зверька ($\pi L^2/4n^2$), и можно вычислить, какое количество таких пространств уместится на площади 1 га. Полученное количество особей соответствует количеству оседлых зверьков, которых можно выявить на 1 га при мечении тем же способом.

Для характеристики структуры сообщества взяты индексы разнообразия, традиционно используемые для мелких млекопитающих [5, 10]. Индекс разнообразия (D) и выровненности (E) Симпсона рассчитывали по формулам:

$$D = 1 / \sum p_i^2, \quad (2)$$

$$E = D/S, \quad (3)$$

где p_i – доля i -го вида, а S – число видов в выборке.

Индексы разнообразия (H) Шеннона и выровненности (J) рассчитывали по формулам:

$$H = \sum \ln p_i, \quad (4)$$

$$J = H/\ln S. \quad (5)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность, рассчитанная для оседлых особей суммарно для всех видов и за все годы, в среднем во всех типах местообитаний составляла около 70 особей/га. В лесных биоценозах наибольший вклад вносит средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788), средняя многолетняя плотность которой под пологом леса составляет в августе около 20, а в моховых участках – около 40 особей/га. Плотность обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в лесах в среднем около 30 и заметно выше на открытых участках с развитым травостоем – до 80 особей/га. Рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) довольно равномерно распределена во всех типах лесных местообитаний. Ее средняя многолетняя плотность составила около 30, однако в нарушенных лесах резко возростала до 50–60 особей/га. Малая бурозубка (*Sorex minutus* Linnaeus, 1766) распределена по территории равномерно, так как для нее свойственна наименьшая оседлость [11]. По плотности эта бурозубка значительно уступала предшествующим видам, ее оседлое население составляет порядка 1–2 особи/га. Плотность равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Turon, 1924) ничтожна даже для лесных местообитаний – менее 0,09 особи/га.

Из рассчитанных индексов разнообразия лишь индекс Симпсона (D) градиентно возрастает при приближении к наименее измененному (ВЕ) местообитанию (рис. 1). Индекс Шеннона (H), напротив, падает, но постоянно и относительно слабо. Индексы выровненности E и J в большой степени зависят от обнаружения редких видов. Если воспользоваться для иллюстрации пиктограммами,

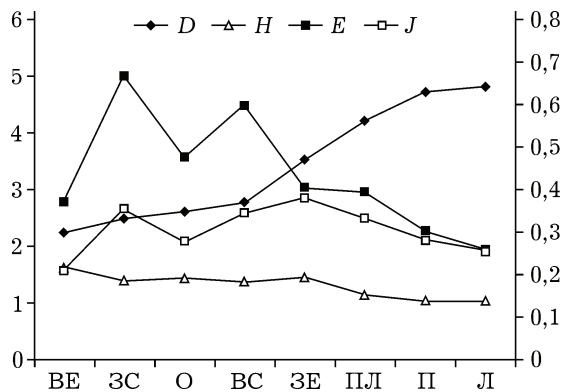


Рис 1. Индексы разнообразия сообщества мелких млекопитающих в различных местообитаниях. Градации местообитаний по степени нарушенности от минимальной (ВЕ) до максимальной (Л). Обозначения местообитаний расшифрованы в тексте

как это делает Ю. Н. Литвинов [5,10], можно обнаружить закономерное изменение конфигурации сообществ (для выравнивания масштаба на пиктограммах использованы показатели $0,1D$ и $0,1H$). Сообщество в наименее нарушенном местообитании (ВЕ) занимает центральную часть и почти симметрично (рис. 2). При восстановлении сообщества после полного сведения леса на длительный период фигуры вытянуты по оси $0,1D$, а при изменениях структуры лесной растительности (зарастающая вырубка и оба сосняка) – по оси E . При изменениях лесной растительности мелкие млекопитающие представлены обедненной фауной лесной территории. При нарушениях, связанных с полным сведением леса, фауна изменяется за счет возрастания доли серых полевков (*Microtus* sp.), а ведущее место в общем обилии видов занимает эвритопная обыкновенная бурозубка.

Биомассу мелких млекопитающих оценивали как среднюю массу особей вида, отмеченных на единице трансекты за учетную сессию – 14 дней. Для расчетов использовали среднее значение массы для всех взвешенных особей вида без учета пола и возраста. Для редко ловящихся видов использовали единичные значения, однако они практически не влияют на общую оценку. Масса тела измерена у 14 видов (см. таблицу). Оказалось, что в период наблюдений суммарный (для всех видов) показатель в лесных местообитаниях (ВЕ, ЗЕ, ЗС и ВС) не различался. Несколько выше он был на нарушенных участ-

ках (О, ПЛ) за счет увеличения обилия рыжей полевки. На лугу, где биомасса наиболее высока, наибольший вклад вносит полевка-экономка. На зарастающем поле (П) этот показатель минимален (рис. 3, а). Здесь отсутствовал и лесной вид – рыжая полевка, которая вносит наибольший вклад в лесных биоценозах, и луговой вид – полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776).

Важной характеристикой распределения потоков вещества и энергии в экосистеме может быть их постоянство и распределение в пространстве. Поскольку основной материал собран с помощью мечения, мы имели возможность оценить биомассу, связанную с постоянным населением и с животными, эпизодически посещающими эту территорию. Биомассу оседлых особей оценили для зверьков, давших более трех повторов. Биомассу нерезидентов рассчитывали для среднего числа нерезидентов, обнаруживаемых на трансекте за сутки. Биомасса оседлого населения характеризует потоки вещества и энергии, которые поддерживаются только за счет функционирования локальной экосистемы, – “вертикальные потоки”. Компенсация дисбаланса среды вследствие ее нарушений может осуществляться за счет иммиграции с соседних участков – “горизонтальных потоков”. “Вертикальные” потоки можно оценить через биомассу постоянного населения, а “горизонтальные” – как долю к “вертикальным” на основе соотношения оседлого и нерезидентного населения. В нашем случае стационарный поток характеризуется относительной стабильностью, за исключением зарастающего поля, где биомасса оседлого населения мелких млекопитающих заметно ниже, чем во всех остальных местообитаниях (рис. 3, б). Суммарная биомасса мелких млекопитающих, оцененная с учетом нерезидентного населения, менее выровнена. Можно отметить возрастание относительной величины транзитного потока при увеличении уровня нарушения экосистем (рис. 3, в). Биомасса для транзитного потока рассчитана как доля общей биомассы населения, присутствующая на единице площади в сутки. Хотя суточные различия и невелики, эта характеристика обладает кумулятивным эффектом. Так, суммарная масса зверьков, эпизодически посещавших площадку за двухне-

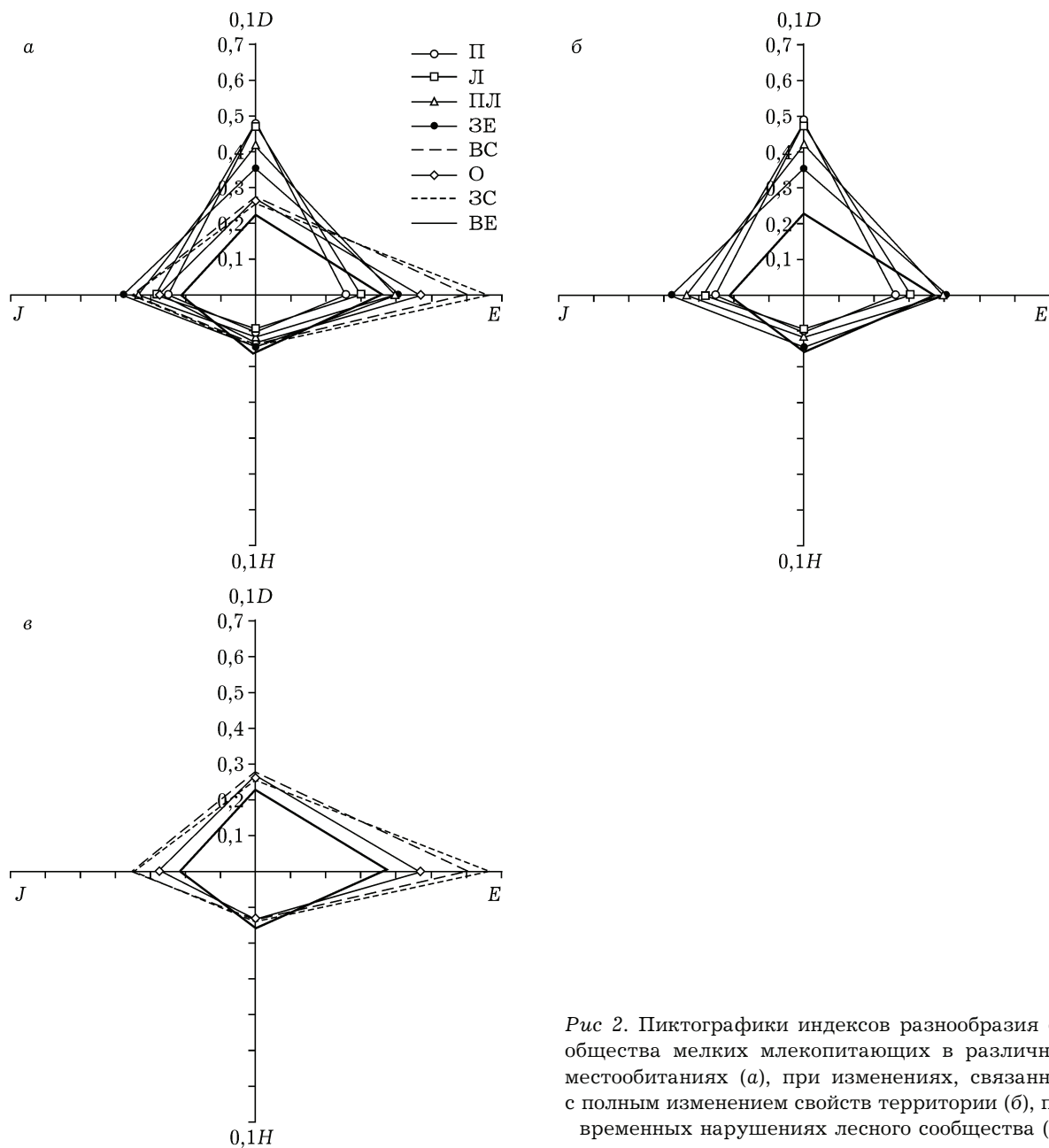


Рис 2. Пиктограммы индексов разнообразия сообщества мелких млекопитающих в различных местообитаниях (а), при изменениях, связанных с полным изменением свойств территории (б), при временных нарушениях лесного сообщества (в)

дельную сессию учета, превышает массу присутствующих там оседлых мелких млекопитающих в несколько раз.

Драматические изменения окружающей среды, предсказанные как следствие изменения количественных и качественных характеристик биоты [12–14], становятся реальностью. Масштабы воздействия приобрели глобальный характер. Очевидно, что в современной ситуации актуально получение ясных представлений о происходящих процессах, о значимости видимой динамики сообществ и

об их потенциальной живучести. И качественное, и количественное изменение состава биологических видов оказывает влияние на их реализованные экологические ниши и продуктивность экосистем в целом [1, 14]. Выявленные соотношения биомасс необходимо оценивать с учетом их динамичности, так как именно динамичность процессов определяет скорость и характер движения вещества в экосистемах. До сих пор мы имеем лишь приблизительные оценки и концептуальные схемы распределения потоков, точ-

Прижизненная масса различных видов мелких млекопитающих

Вид	n	Масса, г ± SE
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	3	30,2 ± 2,4
<i>Sylvaemus uralensis</i>	26	17,1 ± 1,1
<i>Apodemus agrarius</i>	5	18,3 ± 2,4
<i>Myodes glareolus</i>	271	18,3 ± 0,3
<i>Crocidura suaveolens</i>	1	5,3
<i>Microtus agrestis</i>	22	29,6 ± 2,8
<i>Microtus arvalis</i>	23	20,3 ± 1,5
<i>Microtus oeconomus</i>	51	39,8 ± 1,7
<i>Microtus sp.</i>	12	24,5 ± 3,0
<i>Neomys fodiens</i>	10	17,7 ± 1,7
<i>Sicista betulina</i>	8	15,1 ± 0,3
<i>Sorex araneus</i>	443	8,3 ± 0,0
<i>Sorex caecutiens</i>	603	4,7 ± 0,0
<i>Sorex isodon</i>	98	9,1 ± 0,2
<i>Sorex minutus</i>	211	3,3 ± 0,0

ные количественные оценки единичны, а полученные обобщения противоречивы [15]. Очевидно, что важнейшим методологическим принципом такого рода исследований является представление о системности происходящих перемен.

При анализе динамики разнообразия удачным оказался метод пиктограмм.

Вслед за Литвиновым [10] мы склонны рассматривать большую симметричность полученной фигуры как показатель стабильности сообщества. Наиболее равновесная фигура пиктограммы образуется в наименее нарушенном зональном местообитании. Использование этого метода позволило обнаружить различия в изменении структуры фауны при воздействиях, изменяющих структуру лесных биоценозов, и при воздействиях, связанных с полным сведением леса, когда формируется сообщество, сильно отличающееся от зонального, — луг. Если в ходе демулационной сукцессии сообщество постепенно возвращается к исходному равновесному состоянию, то после коренного преобразования сообществ процессы сходны с экогенетической сукцессией. Эти различия проявляются в характере изменений фигуры пиктограммы.

Привлекательной особенностью мелких млекопитающих как индикационной группы является возможность их использования для оценки урожайности экосистемы. Максимальная численность зверьков наблюдается в конце лета и определяется продуктивностью, достаточной для выживания особей, родив-

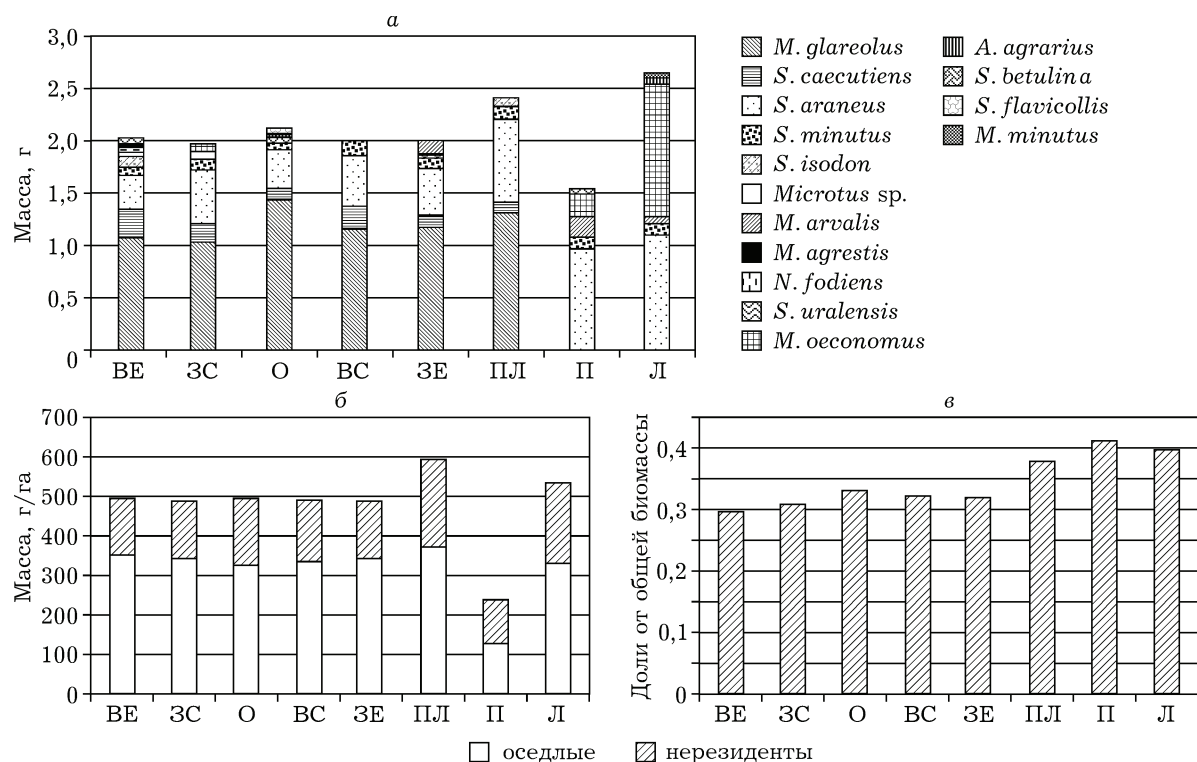


Рис. 3. Биомасса мелких млекопитающих на 1 погонный метр (а) и вклад нерезидентного населения в различных местообитаниях в пересчете на 1 га (б, в)

шихся в течение одного календарного сезона. Осенняя биомасса мелких млекопитающих фактически – продукция, произведенная сообществом за лето. Несмотря на разницу в численности и структуре разнообразия, биомасса мелких млекопитающих не различается во всех типах лесных местообитаний. Это, на наш взгляд, свидетельствует о том, что зональное сообщество имеет возможность компенсировать колебания условий, а разнообразие видов достаточно, чтобы максимально осваивать продукцию экосистемы. Повышение биомассы при нарушении структуры леса, по-видимому, связано со смещением продуктивности в приземный ярус. Это в наибольшей степени свойственно лугу, где первичная продукция экосистемы определяется травянистой растительностью. Сходный эффект смещения биомассы мелких млекопитающих в нижний ярус при нарушении структуры леса отмечен в тропических лесах Южного Вьетнама [16].

Компенсация может проявляться и как замещение видов, обитающих на определенном пространстве, и как увеличение потока проходящих особей. На наш взгляд, биомассы оседлой и нерезидентной частей населения характеризуют различные процессы. Биомасса оседлого населения отражает способность экосистемы снабжать определенное количество потребителей, т. е. характеризует ассимиляцию локально. Отметим, что в наших условиях эта величина почти не меняется. Существенное падение отмечается лишь на заброшенном поле и, по-видимому, связано с истощением почвы, которая последние десятилетия использовалась под пропашные культуры. Поток нерезидентов характеризует способность всей системы к восстановлению. Накопление биогенных веществ и элементов может происходить как за счет жизнедеятельности видов, постоянно обитающих на нарушенных участках, так и за счет заноса из участков, сохранивших нормально функционирующее сообщество. Очевидно, что во втором случае восстановление произойдет быстрее. Такие потоки способствуют распространению видов, подчас имеющих для биогеоценоза большее значение, чем распространяющие их зверьки. Нами обнаружено распространение мелкими млекопитающими почти 200 видов микромицетов [17], в том

числе определяющих темпы разложения и своеобразие локальных растительных сообществ. Увеличение потока нерезидентов при нарастании уровня деградации местообитаний можно рассматривать как системную реакцию: неспецифическую адаптацию биоценоза к случайным колебаниям неживой среды. По-видимому, количественные и качественные характеристики потока нерезидентов связаны с масштабом нарушений. В нашем случае этот поток сформирован в основном лесными видами. При больших масштабах воздействий на лесные сообщества он может изменяться и количественно, и качественно.

Компенсационные явления могут повлечь прямые экономические следствия. На возможные негативные эффекты компенсации меньшего количества видов большим количеством особей обращал внимание еще В. Н. Беклемишев [18]. В нашем случае компенсация на вырубленных участках леса произошла за счет увеличения численности рыжей полевки – вида, распространяющего актуальное зоонозное заболевание: геморрагическую лихорадку с почечным синдромом [19]. В луговых местообитаниях этот вид замещен полевой-экономкой – одним из основных вредителей приусадебных огородов, распространяющих такие опасные заболевания, как туляремия и лептоспироз.

Работа поддержана программой “Биоразнообразие и динамика генофондов”, п. 3, грантом РФФИ № 08-04-00553-а, ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (02.740.11.0282), грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
2. Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. 1991. Т. 113. С. 499–507.
3. Smith R. L. Ecology and field biology. Fourth edition. N.Y.: Harper Collins Publishers, Inc., 1990. 77 p.
4. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
5. Литвинов Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 126 с.
6. Литвинов Ю. Н., Абрамов С. А., Ковалева В. Ю., Кривопапов А. В., Новиков Е. А., Чечулин А. И. Струк-

- турно-временная организация сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай) // Экология. 2007. № 5. С. 1–7.
7. Чернов Ю. И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1221–1238.
 8. Щипанов Н. А., Купцов А. В., Калинин А. А., Демидова Т. Б., Олейниченко В. Ю., Ляпина М. Г., Александров Д. Ю., Распопова А. А., Павлова С. В., Тумасьян Ф. А. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 799–806.
 9. Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 3. С. 362–371.
 10. Литвинов Ю. Н. Влияние факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи совр. биол. 2004. Т. 124, № 6. С. 612–621.
 11. Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Demidova T. B., Oleinichenko V. Yu., Aleksandrov D. Yu., Kouptzov A. V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews* II: Special publication of the international society of shrew biologists / Ed. J. Merrit. 2006. № 1. 468 p.
 12. Дорст Ж. До того как умрет природа. М.: Прогресс, 1968. 415 с.
 13. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
 14. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
 15. Mittelbach G. G., Steiner C. F., Scheiner S. M., Gross K. L., Reynolds H. L., Waide R. B., Willig M. R., Dodson S. I., Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? // *Ecology*. 2001. Vol. 82, N 9. P. 2381–2396.
 16. Щипанов Н. А., Калинин А. А. Распределение мелких млекопитающих в трех ярусах тропического леса Южного Вьетнама // Докл. РАН. 2006. Т. 410, № 2. С. 281–285.
 17. Щипанов Н. А., Александров Д. Ю., Александрова А. В. Распространение спор микромицетов мелкими млекопитающими // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 1. С. 101–113.
 18. Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Труды по защите растений. 1931. Т. 1, вып. 2. С. 278–358.
 19. Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф. и др. Особенности проявления геморрагической лихорадки с почечным синдромом в оптимуме ареала рыжей полевки // РЭТ-инфо. 2000. № 3. С. 11–17.

Small mammals at the south-east of Tverskaia area. Communication 2. Diversity, population density, and biomass

N. A. SHCHIPANOV, A. V. KOUPTZOV, A. A. KALININ, T. B. DEMIDOVA,
V. Yu. OLEINICHENKO, M. G. LYAPINA, D. Yu. ALEKSANDROV,
A. A. RASPOPOVA, S. V. PAVLOVA, Ph. A. TUMASIAN

*A. N. Severtsov Institute of the Problems of Ecology and Evolution RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33*

* *M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Biology
119991, Moscow GSP-1, Leninskie Gory, MSU, 1, building 12
E-mail: shchipa@mail.ru*

The analyses of biotic diversity using pictographs show the difference in deviation of the diversity under long-term period of deforestation and under short-term violation of forest habitats. The biomass of small mammals was similar in all forest habitats; it was higher at the meadow and dropped in the young (9 years) forest at the former field. Though the numbers of species as well as the diversity of local communities of small mammals vary, the biomass of residents was similar in forest habitats. Nonresident population contributes to general biomass the more the greater habitat is deteriorated. The relevant sustainability of general biomass is regarded in terms of biocenotic compensation. Biocenosis is regarded as a system having an inclination to “autonomic” functioning.

Key words: biodiversity, small mammals, fauna, Tverskaia area, pitfalls, snap-traps, life-traps.