

УДК 574.42:574.474:599

ВЛИЯНИЕ ФРАГМЕНТАЦИИ ЛЕСОВ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К. З. Омаров, Д. К. Омарова

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН
Дагестанский государственный университет

На примере пойменных притеречных лесов Северо-Западного Прикаспия и высокогорных лесов Восточного Кавказа показано, что локальная фрагментация лесов не вызывает значимых негативных изменений в составе сообществ мелких млекопитающих. Более того, видовое разнообразие и общая численность мелких млекопитающих на вырубках и на стадии формирования древесно-кустарниковой растительности увеличивается. В то же время локальная фрагментация лесов приводит к структурным сдвигам в сообществах за счет усиления роли землероек и эврибионтных видов грызунов, в результате чего структура доминирования в сообществе становится более дифференцированной.

On an example of the bottomland and high mountain woods of the East Caucasus it is shown, that the local fragmentation of woods does not cause significant negative changes in the structure of small mammals communities. Indeed, species diversity and abundance of small mammals increases in cutting down areas and on the stage of formation of brushwood. At the same time the local fragmentation of woods leads to structural shifts in communities at the expense of strengthening of the role of shrews and background species of rodents therefore the domination structure in community becomes more differentiated.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие; грызуны; насекомоядные; фрагментация местообитаний; организация сообществ; сукцессии; структура доминирования.

Keywords: small mammals; rodents; insectivore; fragmentation of habitats; organization of communities; succession; domination structure.

В настоящее время достаточно большие территории на Восточном Кавказе заняты вырубками и производными лесными сообществами, представляющими собой разные фазы восстановительного сукцессионного ряда. Известно, что рубки лесов не только обедняют коренные биоценозы, но и вносят качественные изменения в состав фауны за счет внедрения и широкого распространения новых видов, замены одних фаунистических комплексов другими, сокращения ареалов лесных видов [1–3]. Господствующими становятся виды, экологически связанные с разреженной растительностью. На вырубках доминируют фаунистические элементы опушек и редколесий. Все это последствия концентрированных сплошных лесосечных рубок, проводящихся на больших пространствах и приводящих к деградации местообитаний многих животных и к перестройке всего фаунистического комплекса [4–6]. Совершенно иная экологическая ситуация складывается при локальной фрагментации лесов, которая практически не меняет облик лесного ландшафта и в то же время увеличивает разнообразие местообитаний.

В предыдущем сообщении было показано, как популяции различных экологических групп грызунов, в том числе эврибионты, синантропы, узкоспециализированные лесные виды, интразональные виды, реагируют на локальную фрагментацию лесов [7]. Целью данной работы является установить, как локальная фрагментация лесов отражается на населении мелких млекопитающих.

Методы исследований

Учетные линии были заложены в березово-сосновых лесах высокогорного (северо-западный склон Богосского хребта, 2100 м н.у.м.) и внутреннегорного (северный склон г. Зуберха, 1000 м н.у.м.) поясов Восточного Кавказа, а также в пойменных притеречных лесах Северо-Западного Прикаспия. Во всех случаях учеты велись параллельно на трех опытных участках – контрольный участок с отсутствием рубок (К); участок леса фрагментированный рубками (Ф) и участок на стадии формирования древесно-кустарниковой растительности (ДК).

Относительные учеты численности проводились методом ловушко-линий с использованием стандартных зоологических плашек типа Геро [8].

Анализ сообществ мелких млекопитающих проводили на основании структурных характеристик: количества видов, степени доминирования и относительной численности. Для конкретизации степени доминирования, использовали терминологию [9]: монодоминант (по доле каждого вида в уловах) – более 80%, абсолютный доминант – 50-79%, доминант – 30-49%, содоминант – 10-29%, второстепенный – менее 10%.

Для характеристики сообществ использовали индексы видового разнообразия и доли редких видов, предложенные Л.А. Животовским [10].

Индекс видового разнообразия рассчитывали по формуле:

$$\mu = \left(\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i} \right)^2 \quad \text{или} \quad \mu = (\sqrt{p_1} + \dots + \sqrt{p_m})^2,$$

где p_1, \dots, p_m – частота вида, а m – число видов в сообществе.

При этом для расчета частоты видов в сообществе исходим из того, что:

$$p_1 + \dots + p_m = 1.$$

Индекс редких видов, аналогичный показателю выровненности видов по Pielou [11], рассчитывали по формуле [10]: $h = 1 - \mu/m$.

Для оценки степени сходства видового состава между сравниваемыми сообществами использовали индекс сходства Серенсена [12], который

рассчитывался по формуле: $S = \frac{2C}{A+B}$, где A – число видов в сообществе 1, B – число видов в сообществе 2, C – число видов, общих для обоих сообществ.

Результаты и обсуждение

Как показали учеты, сообщество мелких млекопитающих на северо-западном склоне Богосского хребта представлено 8 видами мелких млекопитающих, включая

Таблица 1. Характеристика видового разнообразия населения мелких млекопитающих в березово-сосновых лесах на северо-западном склоне Богосского хребта

Виды	Относительная численность (особей на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
<i>Chionomys gud</i>	1.7±0.1 6	1.2±0.1 3	1.4±0.18
<i>Microtus arvalis</i>	-	2.2±0.1 9	2.6±0.12
<i>Cricetulus migratorius</i>	1.4±0.0 7	3.4±0.2 2	4.3±0.19
<i>Apodemus uralensis</i>	4.1±0.2 4	6.7±0.3 6	7.0±0.39
<i>Microtus majori</i>	3.7±0.3 4	1.2±0.1 2	4.4±0.34
<i>Microtus daghestanicus</i>	2.5±0.2 7	1.0±0.1 4	2.8±0.19
<i>Sorex volnuchini</i>	-	1.8±0.3 6	1.4±0.21
<i>Crocidura suaveolens</i>	-	0.7±0.1 1	0.5±0.09
Показатели			
Обилие на 100 л/с	13.4±0.6 8	18.2±0.8 8	24.4±1.1 7
Число ловушко-суток	2100	1200	1200
Число особей (n)	281	218	293
Примечание:	К – контрольный участок леса; Ф – участок леса фрагментированный вырубками; ДК – стадия вырубания		
Число видов (m)	4	7	8
Численность (μ)	4.79±0.0	7.00±0.1	7.12±0.1
Разнообразие (μ)	6	8	5
Доля редких видов (h)	0.04±0.0	0.13±0.0	0.11±0.0
	1	2	2

шесть видов грызунов: гудаурская полевка (*Chionomys gud*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*), кустарниковая полевка (*Microtus majori*), дагестанская полевка (*Microtus daghestanicus*) и два вида землероек: бурозубка Волнухина (*Sorex volnuchini*), малая белозубка (*Crocidura suaveolens*) (табл. 1).

Как видно из табл. 1, фрагментация лесов в высокогорьях привела к существенному росту как общей численности (1.8 раза), так и видового разнообразия мелких млекопитающих с 5 до 8 видов за счет появления обыкновенной полевки и землероек. Кроме того, на фрагментированных участках отмечается увеличение численности малой лесной мыши (1.7 раза) и серого хомячка (3.0 раза).

Эти изменения объясняются в первую очередь тем, что в условиях локальной фрагментации лесов и их дальнейшего зарастания существенно увеличивается набор экологических ниш за счет появления открытых участков и переходной зоны между ними, а также появления древесно-

кустарниковой зоны. Положительную роль сыграло и то, что после локальных рубок значительно возрастает обилие травянистого корма за счет светолюбивых растений, и соответственно это положительно отражается на численности типичных зеленоядов, например, обыкновенной полевке (табл. 1).

Появление на фрагментированных участках землероек (малой белозубки и бурозубки Волнухина) объясняется тем, что на вырубках и участках зарастания древесно-кустарниковой растительностью отмечаются более ранний сход снега, повышенная температура, что в конечном итоге сказывается на более ранней активности насекомых, являющихся их основным кормом.

В анализируемом сообществе мелких млекопитающих лишь два вида (кустарниковая и дагестанская полевки) из восьми стабильно избегают территории, фрагментированные рубками. Оба вида относятся к подроду кустарниковых полевок – *Terricola*. Заметим, что кустарниковые полевки являются типичными мезофиллами и соответственно предпочитают условия повышенного увлажнения и дефицита тепла [13], а рубки лесов приводят, как известно, к повышению средних температур в приземном слое и соответственно снижению влажности поверхностных слоев [14]. В то же время в дальнейшем в ходе зарастания рубок древесно-кустарниковой растительностью, на первичной стадии сукцессии численность кустарниковых полевок быстро восстанавливается и даже превышает по сравнению с контрольным участком (табл. 1). Следовательно, даже для таких узкоспециализированных лесных видов, как кустарниковые полевки, рубки приводят лишь к временному снижению численности.

Анализ структурных показателей сообщества мелких млекопитающих показывает, что в условиях фрагментации лесов в три раза возрастает показатель выровненности (*h*) 0.11–0.13 против 0.04 на контрольном участке (табл. 1), т.е. это означает, что распределение в сообществе на фрагментированном участке становится менее равномерным по сравнению с контрольным. Эти изменения обусловлены различиями в структуре доминирования по участкам. На контрольном участке, не подверженном рубкам, формируется полидоминантное сообщество, т.к. все виды являются содоминантами, а на фрагментированных участках формируются монодоминантные сообщества (табл. 1).

Аналогичные исследования были проведены в березово-сосновых лесах внутреннегорного пояса Восточного Кавказа. Опытные участки располагались на северо-западной оконечности хребта Кулимеэр (северный склон г. Зуберха, 1000 м н.у.м.), где сообщество мелких млекопитающих включало 10 видов (табл. 2).

По сравнению с высокогорьями здесь появляются домовая мышь (*Mus musculus*), лесная соня (*Dryomys nitedula*), общественная полевка (*Microtus socialis*) и кавказская бурозубка (*Sorex caucasicus*). В то же время выпадают специализированные высокогорные виды: гудаурская полевка (*Chionomys gud*) и дагестанская полевка (*Microtus daghestanicus*) (табл. 2).

В целом во внутреннегорном поясе главные тенденции практически совпадают с рассмотренными в высокогорьях – рост относительной численности мелких млекопитающих с 14.5 до 23.5 особей на 100 л/с (в 1.6 раза) и видового разнообразия с 6 до 10 видов.

Таблица 2. Характеристика видового разнообразия населения мелких млекопитающих в березово-сосновых лесах

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
<i>Mus musculus</i>	-	1.4±0.1 9	2.0±0.1 6
<i>Apodemus uralensis</i>	6.5±0.5 1	9.1±0.4 3	8.8±0.4 1
<i>Cricetulus migratorius</i>	1.3±0.1 9	2.4±0.0 8	1.7±0.0 9
<i>Microtus arvalis</i>	0.8±0.0	2.2±0.2	2.2±0.1
<i>Microtus majori</i>	2.2±0.1	0.8±0.0	2.9±0.1
<i>Dryomys nitedula</i>	3.4±0.2	0.8±0.1	2.5±0.1
<i>Microtus socialis</i>	-	0.5±0.0	1.8±0.1
<i>Sorex volnuchini</i>	0.3±0.0	0.6±0.0	0.8±0.0
<i>Sorex caucasicus</i>	-	-	0.3±0.0
<i>Crociodura suaveolens</i>	-	0.5±0.0	0.5±0.0
Показатели			
Обилие на 100 л/с	14.5±0.68	18.3±0.8 8	23.5±1.17
Число ловушко-суток	2600	2300	1800
Число особей (n)	377	421	423
Число видов (m)	6	9	10
Видовое разнообразие (μ)	4.94±0.12	6.86±0.1 9	8.28±0.18

Поля редких видов 0.17±0.0 0.24±0.0 0.17±0.0

Рост видового разнообразия в сообществе мелких млекопитающих на фрагментированных участках происходит за счет синантропных (полусинантропных) и эврибионтных видов, отличающихся устойчивостью к антропогенным факторам и зачастую предпочитающих нарушенные территории – домовая мышь, общественная полевка, малая белозубка и кавказская бурозубка. В то же время отметим и то, что из шести видов мелких млекопитающих контрольного участка рост численности в результате фрагментации лесов отмечен для трех видов (малая лесная мышь, обыкновенная полевка и серый хомячок). Бурозубка Волнухина проявляет нейтральную реакцию, а снижение численности характерно для кустарниковой полевки и лесной сони. Причины сокращения их численности очевидны и связаны как с ухудшением кормовой базы (семена и плоды древесной растительности), так и сокращением защитных местообитаний, что нами подробно рассмотрено в предыдущем сообщении [7]. Причем два последних вида, так же как и в высокогорьях, по мере зарастания рубок древесно-кустарниковой растительностью практически восстанавливают свою численность до исходного уровня (табл. 2).

При общей схожести реакций отдельных видов структура формирующихся сообществ в березово-сосновых лесах высокогорного и внутреннегорного поясов Восточного Кавказа имеет существенные различия (табл. 3). Так, в высокогорном поясе, в отличие от внутреннегорного на контрольном, не подверженном рубкам участке, формируется классическая полидоминантная структура сообщества $h = 0.04$ против 0.17 (табл. 3). Классический монодоминантный тип сообщества формируется на вырубках внутреннегорного пояса, где абсолютным доминантом является малая лесная мышь (доля в уловах 50%) (табл. 3).

В целом все эти различия связаны как с происходящими изменениями статуса видов в составе сообществ мелких млекопитающих во внутреннегорном поясе, так

Таблица 3. Структура доминирования в сообществах мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов на Восточном Кавказе

Статус доминирования видов в сообществе	Высокогорный пояс			Внутреннегорный пояс		
	К	Ф	ДК	К	Ф	ДК
Абс. доминанты, 50-79%	0	0	0	0	1	0
Доминанты, 30-49%	0	1	0	1	0	1
Содоминанты, 10-29%	5	2	5	2	2	3
Второстепенные, < 10%	0	5	3	3	6	6
Показатели						
Число видов	5	8	8	6	9	10
Видовое разнообразие (μ)	4.79	7.00	7.12	4.94	6.86	8.28
Индекс сходства Серенсена (s)	-	0.77	0.77	-	0.80	0.75
Доля редких видов (h)						

Примечание: мд – монодоминантное; од – олигодоминантное; пд – полидоминантное сообщества

формирующихся в высокогорном и внутреннегорном поясах в условиях локальных рубок, можно отметить почти двукратные различия по индексам выровненности (h) – $0.11-0.13$ в высокогорьях против $0.17-0.24$ во внутреннегорном поясе. Следовательно, так же как и на контрольных участках, на нарушенных рубкой территориях сообщество мелких млекопитающих в высокогорном поясе

и с появлением ряда новых видов – домовой мыши, общественной полевки и кавказской бурозубки, лесной сони, отсутствовавших в высокогорьях. Как следствие по сравнению с высокогорным поясом значительно растет доля второстепенных видов (табл. 3). Именно этим и объясняются различия в индексах выровненности в сообществах мелких млекопитающих, формирующихся в высокогорном и внутреннегорном поясах на участках не подверженных локальным рубкам.

Из сказанного ясно, что сообщества мелких млекопитающих, формирующиеся в березово-сосновых лесах высокогорного пояса, распределены по численностям входящих в них видов значительно более равномерно, чем аналогичные сообщества в березово-сосновых лесах внутреннегорного пояса.

При сравнении сообществ мелких млекопитающих,

характеризуется большей равномерностью распределения видов, чем во внутреннегорном поясе. Это объясняется снижением во внутреннегорном поясе доли интразональных видов и землероек, которые переходят здесь в разряд второстепенных видов.

До сих пор мы рассматривали изменения структуры сообществ мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов в относительно сходных условиях березово-сосновых лесов высокогорий и внутреннегорий Восточного Кавказа. Весьма интересным представляется проследить характер изменений структуры сообщества в другом типе леса, пространственно расположенного не в горах, а на равнине. С этой целью мы провели исследования по аналогичной схеме в пойменных притеречных лесах Северо-Западного Прикаспия.

Результаты учетов показывают, что тенденции совпадают – повышение видового разнообразия и рост общей численности мелких млекопитающих в условиях локальной фрагментации лесов (табл. 4). Следует отметить, что в целом наши данные хорошо согласуются с гипотезой «альтернативных жертв» [15]. Согласно этой гипотезе формирование мозаичной антропогенного ландшафта способствует поддержанию высокой численности мышевидных грызунов и их хищников.

Анализ структурных показателей сообщества мелких млекопитающих на ненарушенных рубкой участках леса в высокогорьях Восточного Кавказа и в притеречных лесах Северо-Западного Прикаспия также показывает весьма схожий тренд. Так, индекс выровненности (h) составил 0.05 и совпадал с этим показателем в высокогорьях ($h = 0.04$) и в обоих случаях видовая структура сообщества полидоминатная (табл. 1, 4). На участке фрагментации притеречных лесов формируется типичное монодоминатное сообщество ($h = 0.20$), где в качестве абсолютного доминанта выступает домовая мышь.

Сопоставление полученных данных с аналогичными по горному земледелию показывает, что специфика формирования сообществ мелких млекопитающих в условиях антропогенной фрагментации среды определяется характером и глубиной того или иного воздействия. Коренные изменения среды (горное земледелие) приводят к полной перестройке видовой структуры сообществ и замещению коренных видов агрофилами и синантропами [16–20]. В то же время локальные рубки лесов не приводят к существенному изменению видовой структуры, а изменяют лишь структуру доминирования. Изменения структуры доминирования в условиях фрагментации лесов происходят за счет усиления роли эврибионтных видов и второстепенных видов и снижения роли узкоспециализированных видов. Важно, что в результате локальной фрагментации лесов происходит рост видового разнообразия и общей численности при сохранении всех коренных видов мелких млекопитающих.

Работа выполнена в рамках научной школы № НШ-2225.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

Таблица 4. Характеристика видового разнообразия на-селения мелких млекопитающих в притеречных лесах Северо-Западного Прикаспия

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
<i>Microtus socialis</i>	1.9±0.16	3.8±0.17	2.6±0.11
<i>Cricetulus migratorius</i>	0.9±0.06	1.2±0.09	0.7±0.06
<i>Apodemus fulvipectus</i>	1.7±0.13	3.2±0.27	3.3±0.17
<i>Mus musculus</i>	3.5±0.28	6.8±0.32	4.9±0.20
<i>Dryomys nitedula</i>	2.9±0.27	0.7±0.11	1,9±0,15
<i>Sorex caucasica</i>	-	-	0.3±0.04
<i>Crocidura suaveolens</i>	-	0.2±0.06	-
Показатели			
Обилие на 100 л/с	10.9±0.68	15.9±0.88	13.7±1.17
Число ловушко-суток	4700	3200	3600
Число особей (n)	512	509	493
Число видов (m)	5	6	6
Видовое разнообразие (μ)	4.77±0.05	4.79±0.11	5.16±0.09

Доля редких видов 0.05±0.01, 0.20±0.02, 0.14±0.01
 Примечание: Обозначения те же, что и в табл. 1

1. Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 5–19.
2. Magomedov M.-R.D., Achmedov E.G., Omarov K.Z., Jarovenko Y.A., Anthropogenic effects on dynamics of the mountain landscapes of Eastern Caucasus // Czlowiek i Przyroda (The sustainable development). 2000–2001. N 13–14. P. 39–56.
3. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Омаров К.З., Яровенко Ю.А. Антропогенная трансформация горных ландшафтов Восточного Кавказа // Вестн. Дагест. науч. центра. 2001. № 10. С. 55–66.
4. Курхинен Ю.П. Воздействие сплошных концентрированных рубок на кормовые ресурсы и численность растительоядных млекопитающих Карелии // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 18–31.
5. Курхинен Ю.П., Кутенков А.Н. Мелкие млекопитающие как индикатор последствий фрагментации коренных сосновых лесов Восточной Фенноскандии // Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2001. С. 255–262.
6. Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. Млекопитающие Восточной Феноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 206 с.
7. Омаров К.З. Пространственная организация и структура популяций мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов // Вестн. Дагест. науч. центра. 2011. № 43. С. 44–49.
8. Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 228 с.
9. Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Доброхотов Б.П. Группировки населения мелких млекопитающих и их территориальное размещение в восточной половине МНР // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980.
10. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
11. Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. 1966. N 13. P. 131–144.
12. Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content // K. Danske Vidensk. Selsk. N 5. P. 1–34.
13. Омаров К.З. Особенности биотопического распределения мышевидных грызунов в высокогорьях Богосского хребта // Материалы II Международ. конф. «Биологическое разнообразие Кавказа». Махачкала: ДГУ, 2000. С. 120–122.
14. Зябченко С.С., Виликайнен М.И. Рубки и восстановление сосновых лесов // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974. С. 84–169.
15. Hansson L., Henttonen H. Rodent, predation and wildlife cycles // Finn.game Res. 1989. N 46. P. 26–33.
16. Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 1. Использование пространства в летний период // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. № 12. С. 1457–1464.
17. Омаров К.З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах Горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1995. 220 с.
18. Омаров К.З. Краевой эффект при формировании населения мелких млекопитающих во фрагментированных террасным земледелием агроландшафтах Восточного Кавказа // Проблемы региональной экологии. 2007. № 6. С. 166–173.
19. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Вестн. Дагест. науч. центра. 2006. № 26. С. 30–35.
20. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Принципы функционирования популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Сообщества // Вестн. Дагест. науч. центра. 2007. № 27. С. 26–34.

Поступила в редакцию 21.12.2011 г.
Принята к печати 26.03.2012 г.