

УДК 599.323.4 (477)

СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СУХОДОЛЬНЫХ ДУБРОВ ВОСТОЧНОЙ УКРАИНЫ. Сообщение 2. Сравнительный анализ сообществ

В. А. Наглов

Харьковская санэпидемстанция, ул. Сумская, 110а, кв. 6, 310023 Харьков, Украина

Получено 1 августа 1994

Угрупповання дрібних ссавців суходольних дібров Східної України. Повідомлення 2. Порівняльний аналіз угруповань. Наглов В. А. — Незважаючи на ідентичність видового складу угруповань дрібних ссавців у суходольних дібровах лісостепу і степу на сході України, відмінності між ними (в структурі угруповань, характері динаміки чисельності видів, що входять до їх складу тощо) мають більш істотний характер, ніж риси подібності. Це дозволяє дійти висновку про їх самостійність, хоч вони й пов'язані спільністю походження. Відсутність корелятивних зв'язків у змінах чисельності дрібних ссавців у лісостепу та степу зумовлює необхідність роздільного прогнозування очікуваного рівня чисельності для кожної зони.

К л ю ч о в і с л о в а: дрібні ссавці, угруповання, динаміка чисельності, Україна.

Small Mammal Associations in Dry Valley Oak Forests of the Eastern Ukraine. Communication 2. Comparative Associations Analysis. Naglov V. A. — In spite of the identity in small mammal association specific composition within dry valley oak forests in Forest-Steppe and Steppe of the Eastern Ukraine, the differences between them (association structure, population dynamics character of the species included etc.) are much more essential than common characters. This suggests an independent status of the associations, though they are connected with common origins. The absence of correlative connections in population changes in Forest-Steppe and Steppe requires taking separate prognosis for expected population level in every each zone.

К е у о r d s: small mammals, associations, population dynamics, Ukraine.

На протяжении ряда лет под влиянием меняющихся условий внешней среды структура сообществ не остается неизменной. Структурные изменения, происходящие в сообществе, принимают вид либо направленного сукцессионного процесса, либо более или менее выраженных колебаний, связанных с несинхронностью изменений численности составляющих его компонентов. Характер этих колебаний, их размах и направленность являются такой же отличительной чертой данного сообщества и биосенsoза в целом, как и его статическая структура.

В предыдущем сообщении была дана общая характеристика структуры сообществ мелких млекопитающих суходольных дубрав в лесостепи и степи востока Украины. В задачу настоящего сообщения входит анализ сходства и различия этих сообществ в их статике и динамике.

Сходство и различия в структуре сообществ лесостепи и степи. Сравнение сообществ мелких млекопитающих суходольных дубрав лесостепной и степной зон показывает наличие как сходных черт, свойственных обоим сообществам, так и существенных различий. Сходство сообществ касается только наиболее общих их черт: видового состава, среднего уровня численности, размаха структурной изменчивости. Единственным различием в видовом составе является находка степной пеструшки, случайно выловленной на окраине одного из лесных массивов лесостепной зоны. Учитывая, что степная пеструшка в области немногочисленна, а в степной зоне она встречается чаще, чем в лесостепной, есть вероятность столь же случайной поимки ее и на опушке байрачного леса. Этим снимается последнее различие между видовым составом мелких млекопитающих лесов степи и лесостепи.

По средним многолетним показателям уровень численности мелких млекопитающих в суходольных лесах лесостепи и степи различается также несущественно (средний процент попадания в лесостепи $12,09 \pm 1,07$, в степи — $14,61 \pm 1,92$, $t = 1,14$).

Естественно, что в зависимости от численности каждого вида, частоты встречаемости его в уловах (т.е. постоянства его обитания в лесу) и других условий, как видовой состав, так и соотношение видов в уловах ежегодно меняются. Размах этих колебаний в лесостепи и степи практически одинаков. Средний уровень вариабельности степени сходства фауны по годам в лесостепи равен 0,686, в степи — 0,681. Разница между

максимальным и минимальным отклонением от этого среднего уровня в степи составляет 0,531, в лесостепи — 0,492, т. е. максимум в степи превосходит минимум в 2,6 раза, в лесостепи — в 2,1.

Группа признаков, по которым имеются существенные различия между сообществами лесов степи и лесостепи, касаются, в основном, количественных соотношений и включают в себя структурные различия, разный характер общей динамики численности и динамики численности отдельных видов, существенные различия в вариабельности доли видов в структуре сообществ и численности их по годам, а также в тех видах, которые определяют в наибольшей степени общий характер изменений численности в том или ином сообществе.

Сравнение структуры лесных сообществ лесостепи и степи показывает, что, несмотря на наличие общих черт, отмеченных выше, между ними имеются глубокие различия, связанные с изменением роли в сообществе целого ряда видов. Так, если в лесостепи доминантная группа состоит всего из одного вида, то в степи она включает два, из-за резко возросшей численности, а, следовательно, и доли лесной мыши (в лесостепи F_{ij} лесной мыши к лесам равен $-0,19$, в степи — $+0,11$). Соответственно, несколько снижается значение рыжей полевки как доминирующего вида. Обращает на себя внимание изменение положения в структуре сообщества двух групп видов. Численность видов, входящих в первую (полевая мышь, подземная полевка, бурозубки обыкновенная и малая) в лесах степной зоны ниже, чем в лесостепной, в соответствии с чем уменьшается их доля в сообществе, и они перемещаются на более низкие места. Все эти виды больше приурочены к лесостепной зоне, где численность их выше не только в лесах, но и в других местообитаниях. Особенно это касается такого относительно многочисленного вида, как полевая мышь.

Вторая группа видов (восточноевропейская полевка, домовая мышь, серый хомячок и белозубка) больше приурочена к степной зоне, в связи с чем несколько чаще встречается здесь и в лесах. Нетрудно заметить, что в первую группу входят лесной вид и виды, тяготеющие к влажным местообитаниям, во вторую — эвритопный и полевые. Если учесть отмеченное выше снижение доли рыжей полевки и рост доли лесной мыши, то общий характер изменений в структуре лесных сообществ мелких млекопитающих при переходе от лесостепи к степи выражается в уменьшении роли лесных видов и увеличении роли степных и, особенно, эвритопных. Индекс общности фауны дубрав лесостепи и степи ($I_s = 0,771 \pm 0,016$) показывает, что эти различия достоверны и существенны ($t = 27,55$) (табл. 1).

Если из общего числа степных дубрав рассмотреть отдельно склоновые и байрачные, то окажется, что сообщества мелких млекопитающих склоновых лесов ближе по своей структуре к сообществам лесостепной зоны ($I_s = 0,824$), в то время как сообщества байрачных лесов резко от них отличаются (I_s с лесостепными дубравами 0,648, со склоновыми лесами степной зоны — 0,733). В этих лесах доминантом становится лесная мышь, увеличивается доля восточноевропейской полевки и домовой мыши при значительном снижении численности и доли полевки рыжей. В ряду "лесостепные дубравы — склоновые дубравы степной зоны — байрачные дубравы" доля наиболее многочисленных видов изменяется следующим образом: рыжая полевка — 48,3, 46,3, 20,1%, лесная мышь — 16,0, 33,4 и 46,5%. Следовательно, склоновые леса степной зоны, как и поймы рек, являются своеобразными "проводниками" лесостепной фауны в степную зону. В то же время, нарастание доли эвритопных и степных видов в байрачных дубравах приводит к потере "специфичности" лесной фауны, что связано с ухудшением условий существования здесь лесных видов (меньшая увлажненность этих лесов, малые их размеры, меньшая плодородность угодий и т. п.).

Процесс "остепенения" лесных сообществ в южных лесах становится еще заметнее, если сравнить их с более северными лесами. Так, в Лесу на Ворскле (средняя лесостепь) доля лесных видов составляет 93,3%, в том числе рыжей полевки 65,5%, в Тульских засеках, соответст-

Таблица 1. Соотношение групп видов по их биотопической приуроченности в лесных сообществах лесостепи и степи, %

Table 1. Species group ratio according their habitat preference in forest association within Forest-Steppe and Steppe zones

Группы видов	Лесостепь	Степь
Лесные	65,1	51,7
Эвритопные	19,7	38,3
Пойменные	15,4	5,7
Полевые	0,8	4,3

венно, 91,3 и 79,0%, в то время как в степных рощах Тульской обл. доля рыжей полевки падает до 1,1%, а в дубравах Саратовской обл. — до 11,4%. В этих же лесах доля лесной мыши изменяется с 2,3 — 2,4% в Тульских засеках и Лесу на Ворскле до 27,4 — 61,4% в степных лесах (Новиков, 1959; Панина, Мясников, 1960).

Устойчивость сообществ. Представляет интерес сравнение коэффициентов вариации доли каждого вида в лесных сообществах лесостепи и степи. По нашим представлениям, чем более устойчива доля вида в сообществе, тем меньше размах ее колебаний, тем более устойчиво положение вида в его структуре и тем более устойчиво само сообщество (табл. 2). Из таблицы видно, что для большинства видов в лесостепи коэффициенты вариации ниже, чем в степи. Особенно существенны эти различия у таких видов как желтогорлая мышь, полевая мышь и лесная соня, достоверны у обыкновенной бурозубки, домовой мыши и мыши-малютки, т. е. в основном у лесных и пойменных видов, более широко распространенных в лесостепной зоне. В противоположность этому, у таких видов как серый хомячок и малая белозубка коэффициент вариации доли существенно ниже в лесных сообществах степной зоны, что свидетельствует о более регулярном появлении этих двух видов, в общем не характерных для леса, в степных лесах.

Существенным показателем устойчивости сообщества является также относительно меньшая, по сравнению с другими сообществами, амплитуда колебаний численности составляющих его видов, свидетельствующая о большей степени благоприятствования условий существования для видов, входящих в данное сообщество. В этом отношении в лесостепи более устойчивы как общая численность мелких млекопитающих, так и численность отдельных видов. Размах колебаний численности в лесостепи почти вдвое ниже, чем в степи: максимум среднегодовой численности в лесостепи превышает минимум в 19,3 раза, в степи — в 32,9 раза, существенно ниже и коэффициент вариации процента попадания (соответственно 53,7 и 79,9%, $t = 2,27$, $P < 0,03$). Меньшая величина коэффициента вариации численности в лесостепи отмечена для большинства рассматриваемых видов (табл. 3).

Как видно из таблицы, наиболее существенны эти различия у восточноевропейской полевки и обыкновенной бурозубки, достоверны еще у трех видов: желтогорлой мыши, малой бурозубки и мыши-малютки, т. е. опять в основном у тех видов, которые больше характерны для лесостепи. Лишь у двух видов (серый хомячок и белозубка) численность более устойчива в лесах степной зоны. Что касается рыжей полевки и лесной мыши — двух наиболее многочисленных видов лесных сообществ мелких млекопитающих, то коэффициенты вариации их численности, а у рыжей полевки и доли, в обеих зонах различаются несущественно, свидетельствуя об одинаковой устойчивости положения этих двух видов в структуре

Таблица 2. Изменчивость доли вида в сукцессивных дубравах Харьковской области за период с 1955 по 1990 г.

Table 2. Species ratio variability in the dry valley oak forests in Kharkovskaya oblast' during 1955–1990

Виды	с.в. ± s		Достоверность разницы	
	лесостепь	степь	t	P
Бурозубка обыкновенная	129,0±15,2	196,5±23,2	2,44	<0,02
Бурозубка малая	337,5±39,8	272,6±32,1	1,27	
Белозубка малая	607,4±71,6	321,7±37,9	3,53	<0,001
Соня лесная	108,3±12,8	210,1±24,8	3,66	<0,001
Мышь лесная	86,0±10,1	59,2±7,0	2,17	<0,03
Мышь желтогорлая	84,0±9,9	159,4±18,8	3,55	<0,001
Мышь полевая	111,5±13,1	198,5±23,4	3,24	<0,001
Мышь домовая	190,2±22,4	289,4±34,1	2,43	<0,02
Мышь-малютка	458,8±54,1	691,8±81,5	2,38	<0,02
Хомячок серый	443,8±52,3	207,3±24,4	4,10	<0,001
Полевка восточноевропейская	194,3±22,9	216,5±25,5	0,65	
Полевка подземная	427,5±50,4	372,4±43,9	0,83	
Полевка рыжая	47,7±5,6	52,6±6,2	0,58	

Примечание: в эту и последующие таблицы не включена степная пеструшка.

Т а б л и ц а 3. Изменчивость процента попадания вида в сухоходольных дубравах Харьковской области за период с 1955 по 1990 г.

T a b l e 3. Specific per cent occurrence variability in the dry valley oak forests of Kharkovskaya oblast' during 1955–1990

Виды	с.в. ± s		Достоверность разницы	
	лесостепь	степь	t	P
Бурозубка обыкновенная	160,4±18,9	277,2±32,7	3,10	<0,001
Бурозубка малая	316,3±37,3	475,0±56,0	2,36	<0,02
Белозубка малая	625,0±73,7	368,1±43,4	3,01	<0,001
Соя лесная	121,6±14,3	135,6±16,0	0,49	
Мышь лесная	95,3±11,2	118,1±13,9	1,27	
Мышь желтогорлая	80,2± 9,4	117,4±13,8	2,22	<0,03
Мышь полевая	118,2±13,9	150,1±17,7	1,42	
Мышь домовая	218,9±25,8	222,4±26,2	0,09	
Мышь-малютка	408,0±48,1	595,2±70,1	2,20	<0,03
Хомячок серый	493,3±58,1	225,7±26,6	4,19	<0,001
Полевка восточноевропейская	192,8±22,7	239,5±28,2	4,05	<0,001
Полевка подземная	393,6±46,4	413,8±48,8	0,30	
Полевка рыжая	86,4±10,2	105,6±12,4	1,19	

сообществ как лесостепи, так и степи. Существенно меньшая вариабельность доли лесной мыши в степной зоне отражает ее возросшую роль в лесных сообществах этой зоны.

Приведенные данные по вариабельности доли видов и их численности в степи и лесостепи свидетельствуют, на наш взгляд, о том, что в лесостепи структура лесных сообществ мелких млекопитающих более устойчива, а численность их более стабильна, чем в степи.

Динамика численности. Кроме различий в уровне колебаний численности эти сообщества отличаются и ее ритмикой. Как правило, годы максимумов численности в лесостепи и степи в Харьковской обл. не совпадают. За годы наблюдений одновременный подъем численности в обеих зонах отмечен лишь дважды: в 1964 и 1974 гг. То же можно сказать и о годах минимума, совпавших только в 1963 и 1980 гг. О разном характере хода изменений численности в лесах двух зон свидетельствуют и статистические показатели. Так, коэффициент корреляции ($r = 0,30$) показал отсутствие существенной связи между динамикой численности мелких млекопитающих в лесостепи и степи. О гетерогенном ее характере в этих зонах говорит и критерий Фишера ($F = 3,08$).

Отмечаются периоды, когда уровень численности в одной зоне устойчиво превосходит уровень численности в другой. Так, с 1961 по 1969 г. ежегодно процент попадания мелких млекопитающих в степи был выше, чем в лесостепи. В среднем за эти годы он составил в степной зоне 22,31, в лесостепной — только 11,38. В период с 1970 по 1980 г. лишь в 1974 г. процент попадания в степи был выше, чем в лесостепи, а в среднем за эти 11 лет в степи он составил 8,40, в лесостепи — 12,26. В 50-е и 80-е г. устойчивого преобладания мелких млекопитающих в какой-либо из зон не отмечалось: 1–2 года они встречались в большем числе в одной зоне, 1–2 года — в другой. Подобный характер соотношений численности позволяет предположить наличие 10-летних циклов в развитии динамических процессов в этих зонах, совпадающих по длительности, но различающихся по уровню численности, связанных с различием в самом характере изменений численности.

Различия в ритмике движения общей численности мелких млекопитающих определяются разным характером изменения численности отдельных видов. Повидовое сравнение динамики численности в лесостепи и степи шести наиболее многочисленных видов, формирующих в основном общую динамику, показало, что только у двух видов (желтогорлой мыши и восточноевропейской полевки) имеется достоверная, хотя и слабая, связь между изменениями их численности в лесостепи и степи ($r = 0,35$ при $P < 0,05$ и $r = 0,46$ при $P < 0,01$). У остальных видов, в том числе и доминантов, величина коэффициента корреляции не позволяет говорить о наличии такой связи ($r = -0,05 + 0,30$) и, следовательно, колебания численности этих видов в лесостепи и степи асинхронны.

Нами проведен также корреляционный анализ сопряженности изменений общей численности мелких млекопитающих и каждого из 6 наиболее многочисленных видов, а

Т а б л и ц а 4. Корреляция численности отдельных видов с общей численностью мелких млекопитающих за 1955–1990 г.

Т а б л е 4. Certain species population density correlation to general small mammal population during 1955–1990

Группы видов	Лесостепь	Степь
Полевка рыжая	0,814**	0,787**
Мышь лесная	0,505**	0,671**
Мышь желтогорлая	0,171	0,604**
Мышь полевая	0,204	-0,107
Бурозубка обыкновенная	0,476**	0,533*
Полевка восточно-европейская	0,300	0,386

П р и м е ч а н и е: * — уровень значимости $P < 0,05$, ** — $P < 0,01$.

была не выше средней многолетней. При формировании остальных пиков численности рыжая полевка также была либо доминирующим, либо субдоминирующим видом. Гораздо меньшее значение имеют лесная мышь и обыкновенная бурозубка. Как правило, в годы, когда они встречались наиболее часто, общий уровень численности мелких млекопитающих в степных лесах был невысок. Лишь в 1989 г. подъем численности здесь был обусловлен в основном высокой численностью лесной мыши, достигшей в этом году своего максимума.

В отличие от лесостепной зоны, в степной уровень численности мелких млекопитающих определяется двумя группами видов, внутри которых изменения численности происходят более или менее синхронно при отсутствии связи этих изменений между представителями разных групп. В первую группу входят рыжая полевка, желтогорлая мышь и обыкновенная бурозубка. Ведущая роль принадлежит рыжей полевке как наиболее многочисленному виду, имеющему самый высокий коэффициент корреляции с общим ходом численности. Во второй группе — 2 вида: лесная мышь и восточноевропейская полевка, из которых большее значение имеет, естественно, первая. Высокие уровни численности мелких млекопитающих в лесах степной зоны устанавливаются либо при повышенной численности одной из групп (чаще первой), либо при случайном совпадении подъемов численности рыжей полевки и лесной мыши. В южных байрачных лесах и степных кустарниках динамика численности мелких млекопитающих определяется преимущественно изменениями численности лесной мыши.

Приведенные данные позволяют заключить, что, несмотря на идентичность видового состава сообществ мелких млекопитающих в сохотольных дубравах лесостепи и степи на востоке Украины, различия между ними (в структуре сообществ, характере динамики численности входящих в них видов и т. д.) имеют более существенный характер, чем черты

также взаимосвязи между изменениями численности этих видов (табл. 4, 5).

Как видно из таблицы 5, в лесостепи коррелятивных связей в изменениях численности этих видов нет. Достоверная отрицательная корреляция отмечена только между изменениями численности лесной и полевой мышей, а положительная — восточноевропейской полевки и обыкновенной бурозубки, которые не играют существенной роли в изменениях общей численности. Последняя определяется, прежде всего, доминирующим видом — рыжей полевкой. Из 8 пиков численности 3 наиболее крупных (в 1964, 1976 и 1983 гг.) были вызваны массовым размножением этого вида грызунов, тогда как численность остальных видов в эти годы

Т а б л и ц а 5. Корреляция между изменениями численности отдельных видов мелких млекопитающих за 1955–1990 гг.: верхний (правый) треугольник — Степь, нижний (левый) — Лесостепь.

Т а б л е 5. Correlation between population changes in certain small mammal species during 1955–1990: upper (left) triangle – Steppe, lower (left) triangle – Forest-Steppe.

В и д	Полевка рыжая	Мышь лесная	Мышь желтогорлая	Мышь полевая	Бурозубка обыкновенная	Полевка восточно-европейская
Полевка рыжая		0,172	0,706**	-0,076	0,595**	-0,114
Мышь лесная	0,121		0,008	-0,251	0,116	0,697**
Мышь желтогорлая	-0,093	0,216		-0,003	0,395*	-0,086
Мышь полевая	0,037	-0,523**	-0,075		0,121	0,212
Бурозубка обыкновенная	0,277	0,287	-0,216	0,081		0,025
Полевка восточно-европейская	0,073	0,262	-0,111	0,145	0,469**	

П р и м е ч а н и е: * — уровень значимости $P < 0,05$, ** — $P < 0,01$.

сходства. Это приводит к выводу об их самостоятельности, хотя они и связаны общностью происхождения. Отсутствие корреляционных связей в изменениях численности мелких млекопитающих в лесостепи и степи диктует необходимость раздельного прогнозирования ожидаемого уровня численности для каждой из зон.

Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1959. — 352 с.

Панина Т. В., Мисников Ю. А. Динамика численности и размножения рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus*) в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн. — 1960. — 39, вып. 11. — С. 1707–1715.

ЗАМЕТКА

***Terricola subterraneus* (Mammalia) в Луганской области [*Terricola subterraneus* (Mammalia) in Lugansk Area].** — Подземная полевка является одним из наиболее редких и наименее изученных видов восточноевропейских млекопитающих. В недавно изданном «Списке позвоночных Луганской области» (1973) этот вид грызунов не отмечен, хотя из литературы известно три находки *T. subterraneus* на территории Луганской обл.: 1) окр. пос. Кременная, Серебрянское лесн-во; 2) Свердловский р-н и 3) Меловской р-н, Стрельцовская степь. Первые две находки упомянуты в работе Л. Гиренко (1960), при этом первая находка подтверждена фактическим материалом (кол. ЦНПМ НАНУ), вторая — не подтверждена ни материалом, ни описанием, а третья (кол. Зоологического музея МГУ) переопределена как *Microtus rossiaemeridionalis* (Загороднюк, 1992).

В июле 1996 г. в ходе работ по инвентаризации микротерифауны Луганской обл. отловлена одна особь серой полевки (*Microtus* s.l.), заметно отличающаяся от обыкновенных полевок по ряду морфологических особенностей (самка *adultus*, череп поврежден и не сохранен, этикетированная шкурка хранится в рабочей коллекции автора). Ее отличительные признаки следующие: размеры тела как у молодых *M. arvalis*, мех длинный и темный, глаза очень маленькые (до 2 мм), ступня задней конечности маленькая (Pl = 14,4 мм), на ее подошве только 5 подошвенных бугорков, млечные железы расположены только в паховой области (2 пары сосков). По всем этим признакам особь идентифицирована как *Terricola subterraneus* de Selys-Longchamps. Место отлова: Кременской р-н, Серебрянское лесн-во, пойма р. Северский Донец, широколиственный дубово-липовый лес, сырое затененное место вблизи русла пересохшего ручья недалеко от опушки леса.

Эта пойма подземной полевки является первой за последние 35 лет регистрацией вида на территории Луганской обл. Ее численность, очевидно, крайне низка: отловленный экземпляр является единственным в сборах автора за три года планомерных отловов мелких млекопитающих в вышеописанном месте и Луганской обл. в целом. Исходя из общих контуров ареала *T. subterraneus* в Восточной Европе и известных на сегодняшний день мест обнаружения вида в прилегающих областях, его находки возможны на территории всей северо-западной части Луганской обл., прежде всего в лесных массивах, распространенных вдоль р. Северский Донец, а также в крупных байрачных лесах. Автор выражает благодарность И. В. Загороднюку за помощь в идентификации материала. — А. В. Кондратенко (ЛПТИ им. Т. Г. Шевченко Восточно-Украинского Университета, Луганск).