

УДК 599.3:502.74

## ВЛИЯНИЕ ИЗОЛЯЦИИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ НИЖЕГОРОДСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ

© 2007 А.И. Дмитриев<sup>1</sup>, Ж.А. Заморева<sup>1</sup>, Е.Е. Полтораки<sup>1</sup>,  
Е.В. Ломоносова<sup>1</sup>, Д.М. Кривоногов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Нижегородский государственный педагогический университет, г. Нижний Новгород

<sup>2</sup> Арзамасский государственный педагогический институт им. А.П. Гайдара, г. Арзамас

Проведена количественная оценка влияния фактора изоляции на численность мелких млекопитающих лесных сообществ в составе лесной и лесостепной зон Нижегородской области. Показано, что изоляция значительно влияет на численность мелких млекопитающих по линии лесостепного градиента. Отмечено значимое повышение численности в сообществах мелких млекопитающих, приуроченных к крупным лесным массивам, в отличие от небольших лесных агломераций лесостепной зоны.

Изоляция, как микроэволюционный фактор, играет существенную роль в закреплении и усилении начальных стадий генотипической дифференцировки, дивергенции внутривидовых группировок и является необходимой основой видообразования [36]. В связи с этим значительный интерес представляет собой проблема количественной оценки силы воздействия изоляции на те или иные стороны жизнедеятельности популяций животных.

В настоящей работе мы попытались на основе дисперсионного анализа оценить действие фактора изоляции на численность мелких млекопитающих лесных сообществ. Для экологических и зоологических исследований островные леса лесостепной зоны особенно перспективны как уникальная природная модель в рамках теории островной биогеографии и для дальнейшей разработки концепции экотонов [22]. Выявление видового состава и численности млекопитающих в разных по площади и удаленности от лесной зоны массивах позволяет познать основные закономерности формирования локальных биот и вскрыть механизмы их функционирования. Полученные материалы могут быть использованы при проведении зоогеографического анализа фаунистических комплексов мелких млекопитающих, что позволит выявить генетические связи их современного

состава с первичными очагами формирования упомянутых комплексов [22].

В качестве района исследования была выбрана южная часть Нижегородской области - Предволжье, по которому проходит граница двух природных зон: лесной и лесостепной [1, 31]. Лесная зона в Предволжье представлена подзоной смешанных лесов [1]. Леса входят в состав большого монолитного массива - выдвинувшегося далеко на северо-восток участка знаменитых Муромских лесов [16, 25]. Кроме того, значительную часть южной половины области занимает северная луговая лесостепь. Нижегородская лесостепь расположена в пределах Приволжской провинции восточно-европейской лесостепной зоны [2, 27] и характеризуется высокой мозаичностью ландшафтов. В своеобразном ландшафте лесостепья чередуются островные леса, обширные агроценозы и степные участки (1).

Материалом настоящей работы послужили учеты численности мелких млекопитающих в течение 5 лет на территории Нижегородского Предволжья. Количество отработанных ловушко/суток и пойманных зверьков представлено в табл. 1.

Всего за время исследований было отработано 19 800 лов./сут. и поймано 4137 особей мелких млекопитающих. Относительный учет грызунов и насекомоядных проводился

**Таблица 1.** Количество мелких млекопитающих и оработанных ловушко/ суток в лесной и лесостепной зонах Нижегородской области

		Лесная зона	Лесостепная зона	Итого
2000	л/с	1000		1000
	особей	219		219
2001	л/с	3000		3000
	особей	1025		1025
2002	л/с	6600		6600
	особей	958		958
2003	л/с	4600	2050	6650
	особей	649	714	1363
2004	л/с	1500	1050	2550
	особей	352	220	572
Итого	л/с	16700	3100	19800
	особей	3203	934	4137

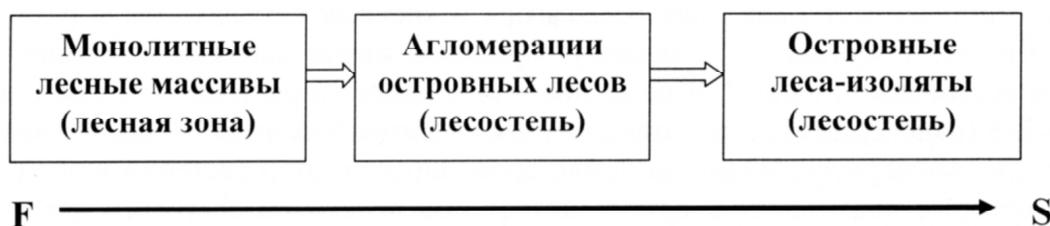
методом ловушко/суток [5, 6, 7, 13, 14]. Давилки Геро расставлялись в линию на расстоянии 5 м друг от друга со стандартной приманкой (хлеб и растительное масло) на одни (редко двое) сутки. Расчет обилия производился на 100 лов./сут. [18].

В качестве основного математического инструмента использован однофакторный дисперсионный анализ [24, 26, 28, 43], позволяющий оценить силу воздействия фактора изоляции на численность лесных сообществ мелких млекопитающих. Дисперсия характеризует либо состояние самого сообщества (совокупности), либо степень воздей-

ствия на него какого-либо фактора [24, 26]. При этом анализ строится на основе сопоставления дисперсий выборок с учетом принадлежности их к классам (градациям), с общей дисперсией всей совокупности данных. Одномерный дисперсионный анализ достаточно широко используется в экологических исследованиях, как правило, на их заключительном этапе. Все приемы дисперсионного анализа сводятся к соотношению трех видов разнообразия: общего, межгруппового и внутригруппового. Наглядная схема дисперсионного анализа была предложена Н. А. Плохинским [24], итогом которой является оценка достоверности или недостоверности воздействия экологического фактора на сообщества.

В нашем случае мы попытались оценить степень и достоверность воздействия фактора изоляции открытыми пространствами по лесостепному «F-S градиенту» (foresta - лес, steppum - степь) на численность мелких млекопитающих лесных сообществ. За основу взяты показатели относительной численности мелких млекопитающих в лесных сообществах, полученные по результатам учетных работ.

Расчеты производились по 3 градациям сообществ мелких млекопитающих по лесостепному градиенту в сторону предполагаемого увеличения на них изоляционного воздействия.



Данную разновидность изоляции К.М. Завадский [30] определяет как пространственно-биотопическую или топографическую изоляцию. К первой градации относятся большие монолитные массивы лесной зоны, площадь лесных биотопов более 100 км<sup>2</sup>, а биотопическая изоляция открытыми пространствами отсутствует. Вторую градацию составляют агломерации островных лесов, общая площадь каждой агломерации более 10

км<sup>2</sup>, расстояние между составляющими агломерацией биотопами менее 0,5 км, таким образом, воздействие фактора изоляции повышено. И, наконец, третью градацию составляют резко выраженные лесные изоляты островной конфигурации, площадь меньше 10 км<sup>2</sup>, биотопы отделены от других лесных сообществ полосой открытых пространств шириной 1,5 км и более, т.е. величина изоляционного воздействия значительна.

Использованные в градации численные характеристики изоляционных барьеров для лесных видов, а именно ширина полосы открытых пространств 0,5 и 1,5 км, выбраны не случайно. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих выражается в характере использования территории и определяется системой спаривания (полигамные это или моногамные виды). Размеры индивидуальных участков у разных видов очень различаются и могут изменяться в зависимости от времени года, пола, возраста и плотности населения. Размер участка бурозубок колеблется в пределах 100-300 м<sup>2</sup> [32, 33, 35, 40, 42], рыжих полевок - 300-400 м<sup>2</sup> [3, 19, 20], лесных мышей 300-2000 м<sup>2</sup> [8]. В зимнее время размеры используемой территории, как правило, сокращаются. Например, Б.Е. Карулин с соавторами [8] приводит такие данные: в летнее время лесные мыши использовали участки размером 0,07-0,24 га, а в зимнее время - 0,03-0,08 га. Длина суточного пробега у зверьков разных видов может варьировать. По данным А.П. Кутенкова [11, 12] рыжая полевка в день проходит обычно 150-200 м (максимальное расстояние - 550 м). Б.Е. Карулин с соавторами [8] для лесной мыши приводит следующие цифры: 0,5-1,6 км летом и 0,2-0,3 км зимой.

Среди разных половозрастных групп и у насекомоядных (бурозубок), и у грызунов (полевки) наибольшей подвижностью отличаются взрослые зимовавшие самцы [4, 17]. Большинство из них собственной постоянной территории не имеют и беспорядочно перемещаются в лесу, тяготея к индивидуальным участкам самок, которые часто перекрываются, что было показано А.П. Кутенковым [10] на примере рыжей полевки. А.Д. Мионов [20] считает, что самцы также имеют свой участок, который больше такового у самок. По мнению ряда авторов, взрослые зимовавшие самки и грызунов [21], и насекомоядных [37] имеют не перекрывающиеся участки. Сеголетки имеют небольшие четко очерченные участки.

Передвижения за пределы материнского участка происходят, как правило, в период расселения молодых животных. Они начи-

наются в конце мая и заканчиваются в конце осени [29]. Молодые зверьки либо занимают пустующие участки, если такие есть, либо уходят за пределы «родного» участка [38, 39, 41]. Влажность и большое количество осадков повышают иммиграционную активность зверьков [9].

Таким образом, мелкие млекопитающие могут преодолеть полосу открытых пространств шириной в 0,5 км, тогда как расстояния в 1,5 и более км резко снижают вероятность миграции.

В первом пункте табл. 2 приведены разовые учеты численности мелких млекопитающих в 2000-2004 гг. для трёх основных градаций по линии лесостепного градиента в сторону предполагаемого увеличения степени изоляции. Последующие этапы дисперсионного анализа проводились по стандартной методике [15, 24, 28].

В нашем случае 61 учетная точка распределялись по градам с разным воздействием фактора изоляции без учета его составляющих, определить которые подчас весьма проблематично и в известной степени условно. Тем не менее, используя одномерный дисперсионный анализ, мы получили количественные показатели силы воздействия упомянутого фактора и достоверность его влияния на сообщества мелких млекопитающих.

Показатель силы влияния фактора изоляции составил 0,505, что оказалось достоверным для 1% уровня значимости. Доверительные границы установленного показателя находились в пределах 0,420-0,590. Соответственно, достоверность табличных значений критерия Фишера составила 29,575, что несколько меньше фактического значения (29,706). Согласно этим данным,  $F > F_{st}$  с вероятностью  $P = 0,01$ . Таким образом, для всех объектов рассматриваемой категории (относительная численность) влияние фактора изоляции на эту составляющую по доверительным границам генеральной совокупности даже при 0,01 уровне значимости составляет не менее 42,0% и не более 59,0% от общего влияния всей суммы факторов. Все это свидетельствует о том, что изоляция достаточно значимо влияет на численность мелких

**Таблица 2.** Схема расчета по одномерному дисперсионному анализу оценки воздействия изоляции на численность мелких млекопитающих

№ пп	параметры	Градации (зоны)			Итоговые значения
		1	2	3	
1	Данные разовых учетов численности (% на 100 л/с)	7.0 - 5.0 - 6.0 - 3.0 - 7.0 - 5.0 - 14.0 - 7.0 - 13.0 - 17.0 - 20.0 - 15.0 - 22.0 - 17.0 - 28.0 - 17.0 - 22.0 - 17.0 - 26.0 - 40.0 - 34.0 - 11.8 - 32.0 - 26.7 - 8.0 - 17.3 - 16.0 - 1.3 - 10.7 - 17.3 - 14.7 - 16.0 - 13.3 - 26.7 - 17.3 - 9.3 - 13.3	53.0 - 49.0 - 40.0 - 44.0 - 34.0 - 36.0 - 28.0 - 53.0 - 53.0 - 62.0 - 23.0	30.0 - 57.0 - 9.8 - 12.8 - 12.3 - 8.7 - 10.1 - 11.1 - 12.6 - 10.2 - 9.4 - 11.3 - 9.2	$H_z = \frac{(\sum V)^2}{N}$ $H_z = \frac{(1273.2)^2}{61} = 26574.4$
2	Число наблюдений	37	11	13	$N = \sum n = 61$
3	Сумма по градациям $\sum V$	593.7	475.0	204.5	$\sum V = 1273.2$
4	$H_j = \frac{(\sum V)^2}{n}$	9526.5	20511.4	3216.9	$\sum H_j = 33254.8$
5	$\sum (V^2)$	12407.4	21973.0	5424.6	$\sum (V^2) = 39805.0$
6	Частные средние ( $M_j$ )	16.1	43.2	15.7	Общая средняя $\sum M_j = 25.0$
7	Факториальная девиата (межгрупповая)	$D_x = \sum H_j - H_z = 33254.8 - 26574.4 = 6680.4$			
8	Случайная девиата (внутригрупповая)	$D_z = \sum (V^2) - \sum H_j = 39805.0 - 33254.8 = 6550.2$			
9	Общая девиата	$D_y = \sum (V^2) - H_z = 39805.0 - 26574.4 = 13230.6$			
10	Факториальная дисперсия	$s_x^2 = \frac{D_x}{g-1} = \frac{6680.4}{3-1} = 3340.2$			
11	Случайная дисперсия	$s_z^2 = \frac{D_z}{N-g} = \frac{6550.2}{61-3} = 112.9$			
12	Показатель силы влияния фактора	$\eta_x^2 = \frac{D_x}{D_y} = \frac{6680.4}{13230.6} = 0.505$			
13	Ошибка показателя силы влияния фактора	$m_{\eta_x^2} = (1 - \eta_x^2) \cdot \frac{g-1}{N-g} = (1 - 0.505) \cdot \frac{3-1}{61-3} = 0.017$ $\eta_x^2 \pm m_{\eta_x^2} = 0.505 \pm 0.017$			
14	Достоверность показателя силы влияния фактора	$F = \frac{\eta_x^2}{m_{\eta_x^2}} = \frac{0.505}{0.017} = 29.706$ $y_1 = g-1=2; y_2 = N-g=58$			
15	Достоверные границы генерального показателя 5% уровне значимости	$\Delta F_{st} \cdot m_{\eta_x^2} = 3.15 \cdot 0.017 = 0.054$ при $P = 0.05$ (5%) $\bar{\eta}_{x(\max)}^2 = \bar{\eta}_x^2 + \Delta = 0.505 + 0.054 = 0.559$ $\bar{\eta}_{x(\min)}^2 = \bar{\eta}_x^2 - \Delta = 0.505 - 0.054 = 0.451$			
16	Достоверные границы генерального показателя 1% уровне значимости	$\Delta F_{st} \cdot m_{\eta_x^2} = 4.98 \cdot 0.017 = 0.085$ при $P = 0.01$ (1%) $\bar{\eta}_{x(\max)}^2 = \bar{\eta}_x^2 + \Delta = 0.505 + 0.085 = 0.590$ $\bar{\eta}_{x(\min)}^2 = \bar{\eta}_x^2 - \Delta = 0.505 - 0.054 = 0.420$			
17	Достоверность по критерию Фишера	$F = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_z^2} = \frac{3340.2}{112.9} = 29.585$			

Форма итоговой записи

Разнообразие	Девяты ( <i>D</i> )	Число степеней свободы ( <i>k</i> )	Дисперсии ( <i>s</i> <sup>2</sup> )	$\eta_x^2 = 0.505 \pm 0.017$ $F = \frac{0.505}{0.017} = 29.706$ $F = \frac{3340.2}{112.9} = 29.585$ при $P=0,05 F_{st}=3.15$ при $P=0,01 F_{st}=4.98$
Факториальное (межгрупповое)	6680.4	2	3340.2	
Случайное (внутригрупповое)	6550.2	58	112.9	

млекопитающих по линии лесостепного градиента.

При анализе частных средних можно отметить повышенную численность зверьков в составе агломерации островных сообществ (43,2% на 100 лов./сут.), тогда как в сильно изолированных лесах лесостепи и в больших лесных массивах лесной зоны этот показатель имеет более низкое значение (соответственно 15,7% и 16,1%) (рис. 1).

Из всего спектра факторов, влияющих на численность, затруднительно выбрать лишь один объясняющий данное распределение. Однако, несомненно, что в данном случае большое значение играет краевой эффект [23]. Агломерация близко расположенных лесов имеет продолжительную границу с луговыми и полевыми биотопами, часть которых, вероятно, обживается лесными обитателями. В первую очередь это касается открытых пространств, расположенных внутри агломерации. Этот процесс будет вести к увеличению разнообразия, плотности и относительной численности организмов. Таким образом,

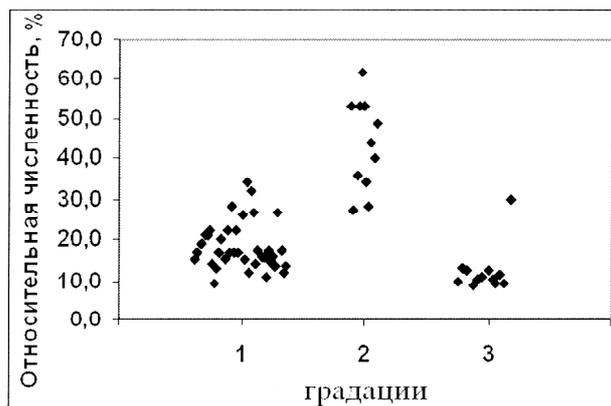


Рис. 1. График рассеяния показателей относительной численности мелких млекопитающих в сообществах лесной (градация 1) и лесостепной (градация 2 и 3) природных зон Предволжья по лесостепному F-S градиенту

дисперсионный анализ может быть использован для оценки силы воздействия того или иного экологического фактора на процессы жизнедеятельности и функционирования сообществ животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л.С. Географические зоны Советского Союза. М: ОГИЗ, 1947.
2. Географический атлас Нижегородской области / Авторы-сост. Г.С. Камерилова, СВ. Наумов, Г.Г. Побединский и др. Н. Новгород: Верхневолжское АГП, 2005.
3. Жигарев И.А., Алматов В.В. Территориальные связи европейской рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Shreber) в лесах Подмосковья // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. науч. конф. Н. Новгород: НГПУ, 2002.
4. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Пространственная организация землероек-бурозубок (*Sorex Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов. // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 9.
5. Инструкция по учету численности грызунов для противочумных станций Советского Союза. Саратов: Минздрав СССР, 1978.
6. Карасева Е.В., Тоцигин Ю.В. Грызуны России. М.: Наука: 1993.
7. Карасева Е.В., Телицына А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1998.
8. Карулин Б.Е., Никитин П.А., Хляп Л.А. Суточная активность и использование территории лесными мышами по наблюдению за

- зверьками, мечеными Со-60 // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 1.
9. Колабин С.Л. О влиянии погодных факторов на подвижность грызунов // Грызуны. Л., 1983.
  10. Кутенков А.П. Использование территории рыжей полевкой *Clethrionomys glareolus* в условиях низкой плотности популяции // Зоол. журн. 1979. Т. 58, № 2.
  11. Кутенков А.П. Особенности распределения рыжих полевков внутри биотопа на примере смешанного леса Карелии // Экология. 1980. № 6.
  12. Кутенков А.П. Пространственная структура популяции рыжей полевки в условиях северной периферии ареала // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. Сб. науч. тр. М., 1984.
  13. Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М: Изд-во АН СССР, 1952.
  14. Кучерук В.В., Коренберг Э.И. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964.
  15. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990.
  16. Лукина Е.В., Смирнова А.Д. Растительный покров Горьковской области // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974.
  17. Лукьянов О.А. Анализ процессов миграции в популяции мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1.
  18. Лукьянова Л.Е. Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990.
  19. Миронов А.Д., Петров О.В. О зимней подвижности рыжей полевки в лесостепных дубравах // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. 1978. Т. 83, вып. 2.
  20. Миронов А.Д. Особенности использования территории Европейской рыжей полевкой // Животные - компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. 1984.
  21. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Наука, 1948.
  22. Неронов В.В. Роль островных лесов в формировании фауны млекопитающих сухостепных ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4.
  23. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.
  24. Плохинский Н.А. Дисперсионный анализ силы влияния // Новое в биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1970.
  25. Природа Горьковского и Кировского краев. Горький: Кн. изд-во, 1935.
  26. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004.
  27. Райковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. М.: Владос, 2001. Ч. 1.
  28. Сидоренко М.В. Методы зооиндикации наземных экосистем // Экологический мониторинг. Н. Новгород: НГУ, 1998. Ч. 3.
  29. Смирин О.М. О сезонных различиях в устойчивости элементарных группировок лесных мышей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, № 5.
  30. Современные проблемы эволюционной теории / Под ред. В.И. Полянского, Ю.И. Полянского. Л.: Наука, 1967.
  31. Харитонычев А.П. Природные зоны и ландшафты Горьковской области // Природа Горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974.
  32. Хляп Л.А. Землеройки // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980.
  33. Хляп Л.А. Особенности использования и структура участков обитания бурозубок и лесных полевков // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. зоол. 1983. Вып. 62.
  34. Щипанов М.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.В., Гончарова В.Б. Использование пространства среды бурозубками. Характеристики участков и дальнейших перемещений // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 5.
  35. Щипанов М.А. Оценка плотности поселения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при

- учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 1.
36. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1998.
37. Buckner C.U. Some aspects of the population ecology of the common shrew near Oxford, England // J. Mammal. 1969. V. 50, № 2.
38. Jaensen T.S. Trappability of various functional groups of the forest rodents *Clethrionomys glareolus* and its application in density estimation // Oikos. 1975. V. 26, № 2.
39. Krohne D.T., B.A. Dubbs B.A., Bacms R. An analysis of dispersal in an unmanipulated population of *R. Leucopus* // Amer. Midland Naturalist. 1984. V. 112, № 1.
40. Michelsen N.C. A field experiment on minimum territory size in the common shrew // Netherl. J. Zool. 1991. V. 41, № 213.
41. Petrusевич K. Residents und migrants in the population // Acta theriol. 1983. V. 28, suppl. 1.
42. Shillito J.R. Observation on the range and movements of a woodland population of the common shrews *Sorex araneus* L. // Proc. Zool. Soc. London., 1963. V. 140, pt. 3.
43. Weber E. Grundriss der biologischen Statistik. Iena VEB Gustav Fischer Verlag, 1961.

### **INFLUENCE OF ISOLATION ON THE NUMBER OF SMALL MAMMALS INHABITING FORESTS OF N. NOVGOROD REGION PRE-VOLGA AREAS**

© 2007 A.I. Dmitriev<sup>1</sup>, Z.A. Zamoreva<sup>1</sup>, E.E. Poltorak<sup>1</sup>, E.V. Lomonosova<sup>1</sup>, D.M. Krivonogov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> N. Novgorod State Pedagogical University, N. Novgorod

<sup>2</sup> Arzamas State Pedagogical Institute, N. Novgorod region, town Arzamas

Quantitative evaluation of the influence of isolation on the population of small mammals of forests and forest-steppe zones of N. Novgorod region has been made. It is shown that isolation greatly influences the number of small mammals on the transition territory from forests to forest-steppe zone. Prominent increase of the number of small mammals, inhabiting vast forest areas, in comparison with small groups inhabiting forest-steppe zones, has been registered.