

Посткатастрофические сукцессии населения грызунов

Л. Е. ЛУКЬЯНОВА

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru*

Статья поступила 24.03.2015

Принята к печати 23.06.2015

АННОТАЦИЯ

Исследовали сукцессии населения грызунов в лесных биоценозах Висимского природного биосферного заповедника (Свердловская обл., Средний Урал), вызванные катастрофическим ветровалом и двумя пожарами. Выявлены отличия долевого соотношения видов и значений их суммарного обилия в период до природных нарушений и на разных стадиях посткатастрофических демулационных сукцессий. Структурные перестройки в населении грызунов связаны с неоднозначной реакцией видов на анемогенную и пирогенную трансформации среды их микроместообитаний и могут рассматриваться в качестве компенсационных механизмов, позволяющих сообществам мелких млекопитающих сохранять устойчивость в условиях воздействия природных катастрофических факторов.

Ключевые слова: анемогенная, пирогенная сукцессия, грызуны, суммарное обилие видов, микроместообитание, заповедник, ветровал, пожар.

В природе сложные преобразования структуры сообществ растений и животных (сукцессии) происходят под влиянием эндогенных (биогеоценологических) и экзогенных (погодноклиматических, антропогенных) воздействий. По классификации, предложенной В. Н. Сукачевым [1926] для растительных сообществ, сукцессии делятся на эндо- и экзодинамические. По масштабу времени выделяются непрерывные и постдизруптивные (посткатастрофические) сукцессии. Последние являются вторичными, носят восстановительный характер, они наблюдаются после прекращения действия внешнего фактора, вызвавшего нарушение. С вещественно-энергетических позиций применение понятия “сукцессия” к отдельному компоненту экосистем не имеет

смысла, поскольку преобразование энергии протекает в их пищевых цепях, образованных популяциями видов, относящихся к разным трофическим уровням [Смирнова, Торопова, 2008]. В связи с этим особую актуальность приобретают исследования сукцессий, наблюдаемых в сообществах животных-консументов первого порядка, тесно связанных с растительными компонентами экосистем. Это группа широко распространенных видов мышевидных грызунов, интерес к изучению которых у отечественных и зарубежных экологов достаточно высок. В ряде работ показано, что сукцессии населения мелких млекопитающих, вызванные естественной климатической изменчивостью условий существования биоценозов, приводят к закономерным

перестройкам в видовой структуре сообществ [Ердаков, 1981; Максимов и др., 1981; Максимов, Ердаков, 1985; Ердаков и др., 1991; Heroldova et al., 2005]. В ходе экзодинамических сукцессий, наблюдаемых после природных катастрофических явлений, таких как ветровал и пожар, также могут наблюдаться существенные структурные изменения в населении животных [Керзина, 1952; Кулешова, 1981; Зюсько и др., 2001; Briani et al., 2004; Torre, Diaz, 2004; Zwolak, Foresman, 2007; Истомин, 2009; Zwolak et al., 2012]. Посткатастрофические ценотические перестройки связаны с адаптивными популяционными особенностями отдельных видов, в целом они могут рассматриваться как компенсационные механизмы поддержания устойчивости сообществ мелких млекопитающих в условиях воздействия катастрофических факторов. В связи с этим исследования последствий естественной трансформации среды для отдельных компонентов природных экосистем являются крайне важными при построении долгосрочных прогнозов состояния биоты. Приобретение новых знаний по данной проблеме особенно актуально в связи с ростом в последние десятилетия числа и масштаба природных катастроф как для мира в целом, так и для России в частности. В настоящее время в литературе отсутствуют исследования сукцессий населения грызунов, вызванных комплексным воздействием природных катастрофических факторов, что и определило цель данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Работы выполнены в период 1987–2012 гг. на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (57°20′–57°31′ с. ш., 59°30′–59°50′ в. д.). Исследуемая заповедная территория площадью 4 га за 26-летний период наблюдений трижды подверглась природным катастрофическим нарушениям. Мощный ветровал в июне 1995 г. охватил всю исследуемую территорию. Под воздействие первого интенсивного пожара в 1998 г. попала не вся трансформированная ветровалом территория, в результате она разделилась на два относительно равных граничащих участка – “ане-

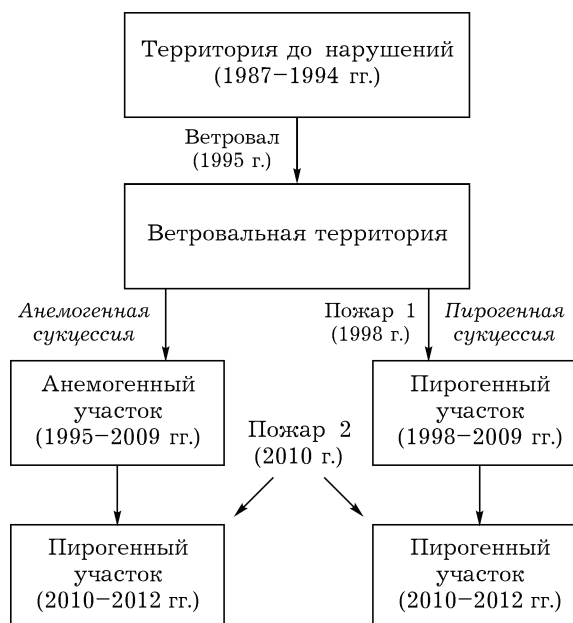


Рис. 1. Схема последовательности трансформации исследуемой территории Висимского заповедника природными катастрофическими факторами

могенный” (ветровальный, не нарушенный пожаром) и “пирогенный” (ветровальный участок, подвергшийся воздействию огня) (рис. 1). В августе 2010 г. произошел второй мощный пожар, который разрушил оба участка исследуемой территории: анемогенный участок – первично, а пирогенный – вторично (см. рис. 1). Оба пожара имели природный характер, возникли от молний во время “сухих гроз”. Особенностью первого пожара явилось наличие большого количества горючего материала, накопившегося на обширной ветровальной части заповедника в течение трех засушливых летних сезонов. В год возникновения второго пожара состояние растительных сообществ отличалось от ситуации, сложившейся в год предыдущего пирогенного воздействия. В 2010 г. на территории старого пожарища оказалось много сухой травы, недогоревших стволов и вывалившихся сухих стволов деревьев, доля сухостоя составила 14 %. Однако не все участки затронул пожар, либо интенсивность горения на них была незначительной [Сибгатуллин, 2012]. Таким образом, исследуемая заповедная территория после возникновения природных катастрофических явлений оказалась уникальным экспериментальным природным полигоном для мониторинга посткатастрофи-

ческих (анемогенных и пирогенных) демулационных сукцессий биотических компонентов лесных экосистем.

Объекты исследований. Многолетнее непрерывное изучение населения мелких млекопитающих на территории Висимского заповедника включало: I – период до нарушений (1987–1994 гг.), II – ранние стадии (1995–1999 гг.) постветровальной (анемогенной) и (1998–2002 гг.) послепожарной (пирогенной) сукцессий, III – стадии развития анемогенной и пирогенной (2000–2009 гг. и 2003–2009 гг. соответственно) сукцессий, IV – ранние стадии (2010–2012 гг.) пирогенной сукцессии после вторичного воздействия пожара. На исследуемой заповедной территории до воздействия первого пожара сообщество грызунов рассматривали в целом, а затем население изучали отдельно на анемогенном и пирогенном участках.

Животных отлавливали методом ловушко-линий [Кучерук, 1952]. Всего на исследуемой территории использовали 200 ловушек (по 100 шт. на каждом из участков). Их расставляли в линию через 10 м друг от друга, снабжали постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов грызунов. Ловушки экспонировали пять суток, на протяжении всего периода исследований они размещались в центре одних и тех же пробных квадратов (микроучастков) площадью 10 м², в пределах которых до нарушений (1993 г.), а затем на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий (1999, 2003, 2007, 2010 и 2011 гг.) проводили микросредовые количественные описания на основе методики, предложенной О. А. Лукьяновым и Г. Буяльской [Буяльская и др., 1995], с некоторыми изменениями и дополнениями. Анализировали динамику пяти основных характеристик, определяющих кормо-защитные условия микроместообитаний грызунов: площадь покрытия (м²) участков мхом (МС), травянистой растительностью (НС), кустарником (КС) и валежом (ЛС), также учитывали численность (экз.) древесного подростка (АУ).

Относительное обилие зверьков оценивали по числу их попаданий за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут). В работе использован материал, собранный в один и тот же

период полевых сезонов (конец августа – начало сентября). Всего отловлено 3353 особи шести видов грызунов, среди которых лесные полевки – рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), красно-серая (*Cl. rufocanus* Sundev.) и красная (*Cl. rutilus* Pall.); серые полевки – темная (пашенная) (*Microtus agrestis* L.) и полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), а также малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall.).

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе “Statsoft STATISTICA for Windows 6.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Долевое участие видов в сообществе и суммарное обилие грызунов. Сообщество грызунов на исследуемой территории Висимского заповедника до природных катастрофических явлений оказалось монодоминантным с численным преобладанием рыжей полевки. Ее долевое участие в населении составляло 91,2 %, поэтому характер динамики суммарного обилия грызунов в этот период определял данный вид. Красно-серая и красная полевки имели только 5,2 и 1,1 % соответственно, а общая доля серых полевок и лесной мыши в сообществе не достигала 1 % (рис. 2, а, период I). Наивысший уровень значений суммарной численности гры-

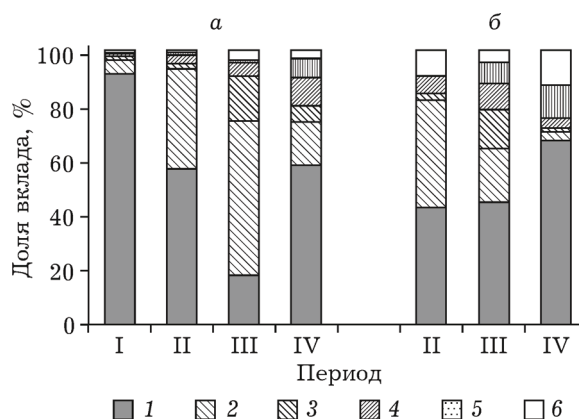


Рис. 2. Долевой вклад рыжей (1), красно-серой (2), красной (3) полевок, полевки-экономки (4), темной полевки (5) и малой лесной мыши (6) в население грызунов анемогенного (а) и пирогенного (б) участков территории Висимского заповедника до нарушений (I) и на разных стадиях (II–IV) посткатастрофических восстановительных сукцессий

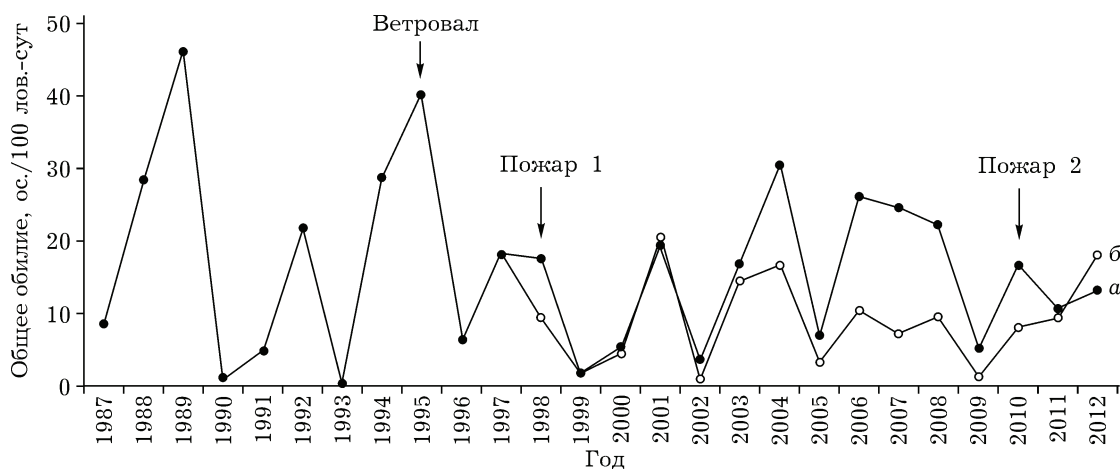


Рис. 3. Динамика общего обилия грызунов до природных катастрофических явлений и в нарушенных условиях среды на анемогенном (а) и пирогенном (б) участках территории Висимского заповедника

зунов отмечен на фазе “пика” в 1989 г., он равнялся 46,2 ос./100 лов.-сут и оказался максимальным за весь период наших наблюдений (рис. 3). Следующий “пик” общего обилия грызунов до природных нарушений наблюдали в 1992 г., но его уровень существенно уступал предыдущему и составил 21,8 ос./100 лов.-сут. За фазами высокой численности мышевидных в период до природных нарушений наблюдались резкие спады (1990, 1993 гг.), приводящие население грызунов к состоянию глубоких “депрессий” (1,1 и 0,3 ос./100 лов.-сут соответственно). Подобное явление в научной литературе считается следствием “включения” эндогенных (внутрипопуляционных) механизмов регуляции, роль которых, как правило, возрастает в оптимальных условиях обитания [Кошкина, 1966; Окулова, Мыскин, 1973; Ивантер, 1975; Жигальский, 2002].

В год воздействия катастрофического ветровала (1995 г.) показатель общего обилия грызунов соответствовал фазе “пика” и равнялся 40,1 ос./100 лов.-сут, однако на ранней стадии анемогенной сукцессии (1996 г.) снижение суммарной численности животных не привело к глубокой “депрессии” (значение показателя составило 6,5 ос./100 лов.-сут), имевшей место в сообществе до ветровального нарушения в 1990 и 1993 гг. (см. рис. 3). Выявленный факт может быть объяснен структурными перестройками в населении грызунов, вызванными воздействием ветровала. Известно, что в целом ветровальные явления имеют положительный эффект для

многих видов мелких млекопитающих, существенно улучшая защитные условия их микроместообитаний. Возрастает неоднородность (мозаичность) среды, расширяется диапазон имеющихся ресурсов, увеличивается общая захлапленность участков, что приводит к росту числа и улучшению качества пригодных убежищ, а многослойное перекрытие поверхности почвы упавшими стволами деревьев создает благоприятную среду для существования многих видов грызунов. В результате сложившихся условий на ранних восстановительных стадиях постветровальных сукцессий может возрастать видовое разнообразие, при этом наблюдается быстрая смена доминирования [Зюсько и др., 2001; Добринский, 2005; Истомин, 2009].

Ранее мы показали, что в результате ветровальной трансформации среды местообитаний мелких млекопитающих сложились благоприятные условия для обитания красносерой полевки, численность которой на ранних стадиях анемогенной сукцессии существенно возросла, и в сообществе грызунов произошла смена доминирования [Лукьянова, Лукьянов, 2004]. Доля красносерой полевки в этот период выросла до 37,2 %, а участие рыжей полевки, напротив, снизилось до 55,9 %. Красная полевка в населении грызунов составляла всего 2 %, незначительно увеличился вклад серых полевок, а лесная мышь в этот период на анемогенном участке в отловах отсутствовала (см. рис. 2, а, период II). В ходе развития анемогенной восстановительной сукцессии (период III) в

структуре населения грызунов вновь произошли изменения. Наблюдалось дальнейшее снижение долевого участия рыжей полевки, оно сократилось до 16,8 %, доля красно-серой полевки возросла до 56,7 %, и существенно увеличился вклад в сообщество красной полевки, что составило 16,6 % от общей численности грызунов (см. рис. 2, а, период III).

После воздействия первого пожара в 1998 г. в населении грызунов двух граничащих участков исследуемой заповедной территории произошли структурные перестройки, которые отразились на характере динамики суммарной численности видов. На ранних стадиях пирогенной восстановительной сукцессии (период II) в нарушенных огнем местообитаниях гаревого участка рыжая и красно-серая полевки оказались содоминирующими видами, их доленое участие в населении составило 41,4 и 40,3 % соответственно. Серые полевки представлялись только одним видом – полевкой-экономкой (6 %), а доля лесной мыши составила 9 % от общей численности грызунов пирогенного участка (см. рис. 2, б, период II). Характер динамики значений суммарного обилия видов в период ранних стадий послепожарного восстановления отличался от аналогичных стадий анемогенной сукцессии. Отмечен более высокий уровень значений данного показателя на фазе высокой численности грызунов в 1998 г. на ветровальном участке по сравнению с пирогенными местообитаниями (см. рис. 3). В ходе развития пирогенного восстановительного процесса (см. рис. 2, б, период III) рыжая полевка на сгоревшем участке занимала статус доминирующего вида (43,7 %), а доля красно-серой полевки сократилась вдвое (20,1 %). Доленое участие красной полевки в сообществе грызунов пирогенного участка, как и на анемогенном, возросло и составило 14,2 %, что может быть объяснено сложившимися в этот период благоприятными условиями для обитания вида, ранее малочисленного на исследуемой нами территории Висимского заповедника [Лукьянова, 2011]. В результате в 2006 г. красная полевка впервые за все время наблюдений заняла доминирующее положение в населении грызунов обоих участков. Серые полевки в пирогенных местообитаниях в целом составляли 16 % (темная полевка – 7 %, доля полевки-экономки

возросла до 9 %), а вклад в население малой лесной мыши сократился вдвое (4,5 %) (см. рис. 2, б, период III). Таким образом, в пирогенно нарушенной среде на ранних сукцессионных стадиях в отличие от анемогенных местообитаний наблюдался рост суммарного вклада в сообщество малой лесной мыши и серых полевок, при этом отмечалось увеличение долевого участия последних в пирогенных местообитаниях в ходе развития посткатастрофического восстановительного процесса. Этот факт объясняется формированием на открытых пространствах гарей условий (увеличение освещенности, повышение дневных температур, быстрое возобновление злаковых ассоциаций), отвечающих экологическим предпочтениям зеленоядных грызунов [Керзина, 1952; Кулешова, 1981; Кулешова, Аверина, 2002; Zwolak, Foresman, 2007]. В ряде работ указывается, что если обилие отдельных видов мелких млекопитающих может не отличаться в ходе пирогенных сукцессий растительности, то их общее обилие и видовое разнообразие возрастает на начальных стадиях послепожарного восстановления. Среди причин, объясняющих повышение численности грызунов на сгоревших участках, наиболее существенной является высокая кормовая эффективность местообитаний на открытых пространствах [Briani et al., 2004; Torre, Diaz, 2004; Zwolak et al., 2012].

Сравнительный анализ значений суммарного обилия грызунов в годы возникновения первого (1998 г.) и второго (2010 г.) пожаров, а также на начальных стадиях пирогенных сукцессий (1999 и 2011 гг.) на двух сравниваемых участках исследуемой заповедной территории выявил сходные и отличительные черты. Уровень значений общей численности грызунов в 1998 и 2010 гг. на анемогенном участке оказался близким и равнялся 17,6 и 16,7 ос./100 лов.-сут, а на пирогенном – 9,6 и 8,0 ос./100 лов.-сут соответственно (см. рис. 3). Спустя год после первого пожара (1999 г.) на начальной стадии посткатастрофического восстановления в анемогенных и пирогенных местообитаниях значения суммарного обилия грызунов синхронно снизились и составили 1,8 и 1,6 ос./100 лов.-сут соответственно. На начальной стадии пирогенной сукцессии после второго пожара (2011 г.) наблюдалось асинхронное изменение общей

численности грызунов: на анемогенном участке, первично нарушенном пожаром, значения снизились и составили 10,6 ос./100 лов.-сут, а на вторично сгоревшем пирогенном участке они возросли до 9,4 ос./100 лов.-сут. Таким образом, характер изменения общей численности грызунов после первого и повторного пожаров отличался, что может быть связано с различной реакцией видов на сложившиеся условия среды местообитаний в сравниваемые периоды. На ранней стадии посткатастрофического восстановления после пожара 2010 г. долевое участие рыжей полевки в населении грызунов первично нарушенном огнем анемогенного и вторично сгоревшего пирогенного участка составило 57,1 и 66,4 % соответственно. Для красно-серой полевки, в отличие от рыжей, воздействие второго пожара оказалось более существенным по сравнению с первым пирогенным явлением. На начальных восстановительных стадиях после повторного воздействия огнем ее доля в населении грызунов анемогенного участка сократилась до 16,0 %, а на пирогенном участке – до 3,5 % (см. рис. 2). Реакция других видов сообщества на два отличающихся по времени возникновения пожара также оказалась неоднозначной. После первого пожара долевое участие темной полевки и лесной мыши на пирогенном участке составило 12,6 %, что превышает анемогенный. Рост численности полевки-экономки наблюдался в год, предшествующий первому пожару, в год его воздействия, напротив, наблюдалось ее снижение, а наибольших значений обилие полевки-экономки на пирогенном участке достигло в период развития восстановительных сукцессий. Последствия второго пожара вызвали противоположную реакцию данного вида. На второй год после его воздействия наблюдался резкий подъем численности экономки на анемогенном участке, на пирогенном данный показатель оказался существенно ниже. Выявлен ряд особенностей в реакции на изменение условий среды местообитаний темной полевки – вида, экологически близкого полевке-экономке. Весь многолетний период наблюдений численность этого вида была низкой, за исключением 1995, 2007 гг., а также 2011 г., относящегося к периоду IV – ранней стадии пирогенной сукцессии после воздействия второго пожа-

ра. В этот период наблюдалось увеличение доли темной полевки в населении грызунов обоих участков (см. рис. 2). Анализ динамики долевого участия малой лесной мыши в сообществе показал его возрастание на пирогенном участке на ранних стадиях восстановительных сукцессий после обоих пожаров (см. рис. 2, б, периоды II и IV). Это позволяет сделать вывод о благоприятности условий среды местообитаний на свежих гаях для существования данного вида.

В целом результаты наших исследований показали, что после природных нарушений уровень значений общего обилия грызунов оказался выше на анемогенном участке, за исключением ранних стадий посткатастрофического восстановления после воздействия двух пожаров (1999–2001, 2011 гг.), когда значения на сравниваемых участках были близкими. И только в 2012 г. на ранней стадии пирогенной сукцессии после повторного возникновения пожара общая численность грызунов впервые за весь посткатастрофический период наблюдений была выше на пирогенном участке (см. рис. 3). Для объяснения выявленных особенностей динамики численного соотношения грызунов на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий мы провели количественный анализ характеристик среды микроместообитаний животных.

Среда микроместообитаний грызунов. Известно, что негативные последствия воздействия внешних факторов, в частности природных пожаров, влияют на население мелких млекопитающих опосредованно через изменение кормовых и защитных характеристик местообитаний [Hengriques et al., 2000; Орешков, Шишкин, 2003; Torre, Diaz, 2004; Шилова и др., 2007; Litt, Steidl, 2011]. Как отмечено выше, после ветровального воздействия мозаичность участков обитания грызунов возрастает за счет появления “пятен” растительности и их неравномерного распределения на нарушенной территории. По нашему мнению, в результате этого увеличивается “экологическая емкость” среды и, как следствие, повышается общая численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих в ветровальных биоценозах. На начальных стадиях восстановительных сукцессий, вызванных воздействием пожара, в зависи-

Т а б л и ц а 1

Характеристика микросреды местообитаний грызунов на участках исследуемой территории

Показатель	Анемогенный участок				Пирогенный участок		
	I	II	III	IV	II	III	IV
	\bar{X}	\bar{X}	\bar{X}	\bar{X}	\bar{X}	\bar{X}	\bar{X}
	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>s</i>
	C_v	C_v	C_v	C_v	C_v	C_v	C_v
<i>MC</i>	3,11	0,03	0,26	1,46	0,95	1,03	1,04
	2,40	0,12	0,66	1,95	2,09	1,69	1,97
	77	400	254	134	220	164	189
<i>HC</i>	1,85	2,55	4,12	3,59	2,84	4,84	3,34
	0,74	1,67	2,13	2,92	1,87	1,98	3,15
	40	65	52	81	66	41	94
<i>CS</i>	1,70	2,19	3,49	0,73	2,67	1,13	0,17
	1,57	1,89	2,30	1,08	1,85	1,45	0,58
	92	86	66	148	69	128	341
<i>AU</i>	1,54	0,76	4,67	1,50	0	3,44	1,49
	1,60	0,89	7,14	3,57	0	5,78	3,05
	104	117	153	238	0	168	205
<i>LC</i>	0,63	0,89	1,09	0,70	1,87	0,72	0,88
	0,76	0,70	0,81	0,63	1,43	0,55	0,66
	121	79	74	90	77	77	75

П р и м е ч а н и е. \bar{X} – среднее, *s* – стандартное отклонение, C_v – коэффициент вариации.

мости от его интенсивности и равномерности прохождения на сгоревших участках наблюдается снижение неоднородности (мозаичности) среды.

Результаты количественного описания микросредовых характеристик местообитаний грызунов на исследуемой территории показали, что до возникновения природных катастроф значения таких переменных, как площадь покрытия мхом, травянистой растительностью, а также численность подроста отличались невысокой изменчивостью, что характеризует ненарушенную среду микроместообитаний животных как относительно однородную по этим показателям (табл. 1). Высокие значения коэффициента вариации характеристики, оценивающей захламенность микроучастков, свидетельствует о неравномерном покрытии участков валежом, что характерно для ненарушенных местообитаний. Наиболее изменчивой микросредовой характеристикой на ранней стадии анемогенной сукцессии (период II) на ветровальном участке оказалась площадь покрытия участков мхом (см. табл. 1). После воздействия ветровала значение коэффициента вариации

этой переменной являлось максимальным по сравнению с другими сукцессионными стадиями, что свидетельствует о высокой вариативности данной характеристики в анемогенных микроместообитаниях. На пирогенном участке в период ранних сукцессионных стадий изменчивость этого показателя оказалась ниже, что подтверждает положение о более выраженной в пространственном отношении “однородности” микросреды местообитаний животных, вызванной воздействием пожара. Уровень изменчивости характеристики, оценивающей покрытие участков травянистой растительностью на ранних сукцессионных стадиях после первого пожара (период II) на сравниваемых участках не отличался (см. табл. 1). Сравнительный анализ значений характеристик микроместообитаний грызунов на ранних стадиях восстановления после первого и повторного пирогенных воздействий выявил ряд отличительных особенностей. Как отмечено выше, пожар 1998 г. практически полностью разрушил лесные фитоценозы на исследуемой территории Висимского заповедника, в результате чего среда всех анализируемых микроместообитаний грызунов на

Характеристика среды микроместообитаний грызунов на двух участках территории Висимского заповедника на ранних стадиях пирогенной сукцессии

Показатель	1999 г.		2011 г.		Уровень значимости <i>p</i>
	\bar{X}	<i>s</i>	\bar{X}	<i>s</i>	
Анемогенный участок					
<i>MC</i>	0,03 ± 0,01	0,12	2,40 ± 0,22	2,24	***
<i>HC</i>	2,55 ± 0,17	1,67	5,96 ± 0,19	1,93	***
<i>CS</i>	2,19 ± 0,19	1,89	0,77 ± 0,12	1,22	***
<i>AU</i>	0,76 ± 0,09	0,89	1,39 ± 0,26	2,62	***
<i>LC</i>	0,89 ± 0,07	0,70	0,70 ± 0,06	0,63	ns
Пирогенный участок					
<i>MC</i>	0,95 ± 0,21	2,09	1,92 ± 0,24	2,41	***
<i>HC</i>	2,84 ± 0,19	1,87	6,09 ± 0,20	2,01	***
<i>CS</i>	2,67 ± 0,18	1,85	0,18 ± 0,06	0,57	***
<i>AU</i>	0	0	0,61 ± 0,18	1,79	***
<i>LC</i>	1,87 ± 0,14	1,43	0,89 ± 0,06	0,64	***

П р и м е ч а н и е. \bar{X} – среднее ± ошибка среднего, *s* – стандартное отклонение; уровень значимости отличия статистик от нуля по *t*-критерию: ns – статистически незначимы ($p > 0,05$), *** – $p < 0,001$.

пирогенном участке трансформировалась. После повторного воздействия огнем местообитания мелких млекопитающих на сравниваемых участках отличались по степени нарушенности. На ветровальном участке, который впервые подвергся пожару в 2010 г., только 19 % от общей площади микроместообитаний сгорели полностью. Такая же часть микроучастков (19 %) была затронута огнем частично, полностью сохранившиеся от воздействия пожара микроместообитания составляли 9 %, а 53 % от всех обследованных микростадий грызунов сгорели, но в их пределах сохранилась тропа с несгоревшей растительностью, которая, вероятно, служила “коридором” при перемещении зверьков, спасавшихся от огня. Выявлены статистически высоко значимые отличия среды микроместообитаний грызунов по четырем характеристикам из пяти на ранних сукцессионных стадиях после первого и второго пирогенных воздействий на анемогенном участке и по всем анализируемым показателям на пирогенном участке (табл. 2). Таким образом, можно констатировать, что различия в реакции совместно обитающих видов грызунов на трансформацию среды обитания на ранних стадиях пирогенного восстановления после двух отличающихся по времени возникновения по-

жаров могут быть связаны со сложившимися условиями микроместообитаний, неоднозначными по степени экологической благоприятности для существования разных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявлены особенности посткатастрофических сукцессий населения грызунов и среды их микроместообитаний в лесных сообществах Висимского заповедника. Показано, что совместно обитающие виды мелких млекопитающих играют неоднозначную роль в поддержании структуры сообщества в ходе анемогенных и пирогенных сукцессий. Степень экологической благоприятности сложившихся условий среды трансформированных местообитаний для разных видов грызунов зависит от их адаптационных физиологических особенностей, что обуславливает различную реакцию животных на воздействие природных катастрофических факторов. Выявлено, что для рыжей полевки пирогенная среда наиболее благоприятна по сравнению с анемогенными местообитаниями. Для красно-серой полевки, напротив, обитание на горяч наименее благоприятно, а ветровальное воздействие вызывает положительный эффект,

улучшая условия существования данного вида. Вследствие этого численность красносерой полевки в анемогенных местообитаниях резко возрастает, в результате существенно повышается ее долевой вклад в сообщество. Численность красной полевки, в отличие от двух других экологически близких видов лесных полевок, в наименьшей степени зависит от влияния нарушающих факторов естественного генезиса, однако для нее наиболее экологически благоприятны условия среды, сложившиеся в ходе развития посткатастрофических восстановительных сукцессий. Промежуточное положение по отклику на трансформацию структуры местообитаний, вызванную природными катастрофическими факторами, проявляют полевка-экономка, темная полевка и малая лесная мышь. Для данных видов наиболее благоприятными являются условия пирогенных местообитаний на ранних стадиях восстановительных сукцессий. Таким образом, неоднозначность отклика совместно обитающих видов грызунов как на отдельные природные нарушающие факторы, так и на их комплексное воздействие отражается на структуре сообщества. В нем наблюдаются существенные перестройки: виды перераспределяются по их долевному вкладу, происходит быстрая смена доминирования, в результате которой немногочисленные до нарушений виды занимают статус доминирующих. Структурные перестройки, наблюдаемые в населении грызунов, могут рассматриваться как компенсационные механизмы, позволяющие сообществам сохранять устойчивость в нарушенных условиях среды лесных биоценозов после возникновения природных катастрофических явлений.

Автор выражает благодарность сотрудникам научного отдела Висимского государственного природного биосферного заповедника Н. В. Беляевой, Р. З. Сибгатуллину, Н. Л. Уховой, В. Д. Араповой, а также педагогу Станции юных натуралистов г. Асбеста И. Ф. Вурдовой за большую помощь в проведении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Буяльская Г., Лукьянов О. А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
- Добринский Н. Л. Особенности динамики численности полевок после катастрофического ветровала леса на Среднем Урале // Млекопитающие горных территорий: мат-лы Междунар. науч. конф. М., 2005. С. 57–61.
- Ердаков Л. Н. Сезонная цикличность в популяциях грызунов поймы Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск, 1981. С. 146–153.
- Ердаков Л. Н., Максимов А. А., Золотарев С. Ю. Сукцессии в сообществах мышевидных грызунов Северной Барабы // Экология. 1991. № 1. С. 53–61.
- Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
- Зюсько А. Я., Мочалов С. А., Лессиг Р., Дуэли П. Динамика видового состава и плотности популяций мышевидных (Micro mammalia) на ветровальных площадях Урала и Швейцарии // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург, 2001. Вып. 21. С. 76–82.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.
- Истомин А. В. Влияние ветровалов на динамику сообществ мелких млекопитающих в естественных лесах южной тайги // Вестн. МГУ. Лесн. вестн. 2009. № 1. С. 196–201.
- Керзина М. Н. Смена населения наземных позвоночных на вырубках и гарях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57, № 1. С. 22–25.
- Кошкина Т. В. О периодических изменениях численности полевок (на примере Кольского полуострова) // Там же. 1966. Т. 71, вып. 3. С. 14–26.
- Кулешова Л. В. Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1542–1552.
- Кулешова Л. В., Аверина И. А. Динамика населения мышевидных грызунов на гарях Окского заповедника // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. М.: ВНИИ Природы. 2002. С. 92–99.
- Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–45.
- Лукьянова Л. Е. Пространственно-временная структура населения лесных полевок в ходе катастрофических сукцессий // Вестн. ОГУ. 2011. № 12. С. 190–192.
- Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
- Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 236 с.
- Максимов А. А., Ердаков Л. Н., Сергеев В. Е., Салтыков В. В. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 5–63.
- Окулова Н. М., Мыскин А. А. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 12. С. 1849–1860.

- Орешков Д. Н., Шишкин А. С. Динамика животного населения при воздействии пожаров разной интенсивности в среднетаежных сосняках Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 2003. № 6. С. 743–748 [Oreshkov D. N., Shishikin A. S. Dynamics of Animal Population under the Action of Fires of Different Intensities in the Pine Forests of Middle Taiga in Middle Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2003. N 6. P. 743–748.]
- Сибгатуллин Р. З. Послепожарная динамика пихто-ельника липнякового в Висимском заповеднике // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: мат-лы Всерос. конф. Екатеринбург, 2012. С. 34–35.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 129–144.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитоценологию). М.; Л.: Книга, 1926. 235 с.
- Шилова С. А., Неронов В. В., Касаткин М. В., Савиная Л. Е., Чабовский А. В. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи совр. биологии. 2007. Т. 127, № 4. С. 372–386.
- Briani D. C., Palma A. R. T., Vieira E. M., Henriques R. P. B. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil // Biodivers. Conserv. 2004. Vol. 13. P. 1023–1037.
- Hengriques R. P. B., Bizerril M. X. A., Palma A. R. T. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil // Mammalia. 2000. Vol. 64, N 2. P. 173–185.
- Heroldova M., Jánová E., Bryja J., Tradlec E. Set-aside plots – source of small mammal pests? // Folia Zool. 2005. Vol. 54, N 4. P. 337–350.
- Litt A. R., Steidl R. J. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands // Wildlife Monographs. 2011. Vol. 176. P. 1–31.
- Torre I., Diaz M. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? // Acta Oecologica. 2004. Vol. 25. P. 137–143.
- Zwolak R., Foresman K. R. Effects of a stand-replacing fire on small-mammal communities in montane forest // Can. Journ. Zool. 2007. Vol. 85. P. 815–822.
- Zwolak R., Pearson D. E., Ortega Y. K., Crone E. E. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal // Ibid. 2012. Vol. 90. P. 51–60.

Postcatastrophic Succession of a Rodent Population

L. E. LUKYANOVA

*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru*

The succession of a rodent population was investigated in forest biocenoses of the Visim Nature Biosphere Reserve (Sverdlovsk region, Middle Ural) after a windfall and two fires. The differences in the total abundance of rodents and their ratio in the community before natural catastrophes and at different postcatastrophic regenerative succession stages were noted. Structural reorganizations in the rodent population were connected with different response of the species to the wind- and fire-induced transformation of their habitats. These reorganizations can be considered compensatory mechanisms which support the stability of small mammal communities during natural disasters.

Key words: anemogenic succession, pyrogenic succession, rodents, total abundance of species, microhabitat, reserve, windfall, fire.