

УДК 599.32:591.52

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ЛЕСНОГО ПОЯСА ГОР ЮГА СРЕДНЕЙ СИБИРИ

С. А. Абрамов¹, В. В. Виноградов²

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
Россия, 630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
E-mail: terio@eco.nsc.ru*

² *Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева
Россия, 660049, Красноярск, А. Лебедевой, 89
E-mail: vlad-vin@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.12.10 г.

Экологическая дифференциация мышевидных грызунов лесного пояса гор юга Средней Сибири. – Абрамов С. А., Виноградов В. В. – На основе многолетних исследований авторов и литературных данных рассматриваются закономерности размещения видов мышевидных грызунов в экологическом пространстве горных лесов юга Средней Сибири и формирования их многовидовых сообществ. На основе многомерного статистического анализа (многомерное шкалирование, кластерный и дискриминантный анализ) определены значимые факторы трехмерного экологического пространства. Показано, что различия в чувствительности видов к тем или иным факторам способствуют расхождению оптимумов их экологических ниш, что обеспечивает независимость видов в рамках одного сообщества.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, лесной пояс, факторы среды, экологическая ниша.

Ecological differentiation of mouse-like rodents in the mountain forest belt of the southern Middle Siberia. – Abramov S. A. and Vinogradov V. V. – The distribution regularities of mouse-like rodent species within the ecological space of the mountain forest of the southern Middle Siberia and the formation of multi-species communities are considered on the basis of our long-term research and literature data. Significant factors of the 3D ecological space were identified by using multidimensional statistical analysis (multidimensional scaling, cluster and canonical discriminant function analysis). The differences in the sensitivity of species to environmental factors are shown to cause a divergence of their ecological niches, which provides the independence of these species within their community.

Key words: mouse-like rodents, forest belt, environmental factors, ecological niche.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение закономерностей экологических адаптаций животных к условиям среды и механизмов формирования многовидовых сообществ являются актуальными направлениями в современной экологии (Пузаченко, Кузнецов, 2003; Андреева, Окулова, 2009; Meyer et al., 2004; Cook et al., 2006; Michel et al., 2007). Структура сообщества определяется не только набором видов, но и их взаимным размещением в пространстве вдоль градиентов среды в пределах своей экологической ниши. Оценка экологической ниши вида в естественных местообитаниях представляет определенные сложности. Например, встает вопрос о выявлении наиболее значимых факторов, поскольку восприятие этих факторов видами *a priori* отличается

от нашего представления об этом. Кроме того, необходимо учитывать сложные (заведомо нелинейные) взаимодействия между ними, прерывистость действия этих факторов.

Недостаточно изучены эти механизмы у позвоночных животных, обитающих в горах Южной Сибири, на переходном пространстве между таёжной, степной и пустынной подобластями Евразии. Значительная часть региона приходится на лесной пояс, который представлен Урало-Сибирским бореальным фитоценоотическим комплексом, в состав которого входят горные светло- и темнохвойные леса южносибирского типа из лиственницы, пихты, кедра, сосны и ели с участием мелколиственных пород (Огуреева, 1983). Характер растительного покрова на конкретной территории зависит, прежде всего, от параметров гидротермического режима, которые имеют существенные различия в разных частях лесного пояса рассматриваемых горных систем (Поликарпов и др., 1986). Нашими исследованиями охвачены избыточно влажные таёжно-черневые леса (пергумидный сектор увлажнения), влажные горно-таёжные леса (гумидный сектор) и умеренно влажные таёжно-лесостепные леса (семигумидный сектор). Такие гетерогенные условия способствуют совместному обитанию многих близкородственных видов животных, что вызывает определенный интерес для сравнительного изучения адаптаций этих видов и выяснения экологических механизмов, способствующих формированию многовидовых сообществ. Удобной модельной группой для подобных исследований служат мышевидные грызуны – самая многочисленная группа наземных позвоночных в пределах лесного пояса.

В связи с этим задачами настоящего исследования были вычисление и отображение экологических ниш видов мышевидных грызунов, выявление закономерностей их размещения по территории в зависимости от биотопических особенностей и выделение типов сообществ грызунов, обитающих в горных лесах юга Средней Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы многолетние материалы, собранные авторами в период с 2002 по 2009 г., а также сведения из литературных источников (Юдин, Николаев, 1977; Юдин, Потапкина, 1977; Александров, Сергеев, 1987). Все материалы объединяет использование единых методик их сбора и обработки. Отлов животных производился стандартным методом ловчих канавок 50 м длиной с 5 конусами, вкопанными с интервалом 10 м (Наумов, 1955), в единые сроки – с 15 июля по 30 августа, в период максимальной численности популяций. В работе используется показатель относительной численности – число особей на 100 конусо-суток (к.-с.). Всего отработано более 5000 к.-с., общий объем исследованного материала составил около 4000 экз.

В анализ включены 63 варианта населения мышевидных грызунов с 19 ключевых участков в пределах лесного пояса горных систем Западного Саяна, Восточного Саяна, Кузнецкого Алатау и Горной Шории (рис. 1). Общая протяженность рассматриваемой территории с запада на восток составляет более 550 км, с юга на север – 500 км, перепад абсолютных высот – от 300 до 1400 м н.у.м.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Основным показателем, характеризующим отношение вида к условиям, сложившимся на данной территории, служит показатель его обилия. Именно разнообразие населения маркирует местообитания и факторы среды. Сходство обилия видов – это сходство их реакций на эндо- и экзогенные факторы. Сравнение показателей численности видов на разных ключевых участках, таким образом, позволяет выявить основные «комплексные» факторы среды, определяющие размещение видов.

В основу статистического анализа в данной работе положен расчет значений координат экологического пространства методом многомерного шкалирования (МШ) на основе матрицы корреляции (гамма-корреляции) между 63 вариантами населения мышевидных грызунов. Этот метод

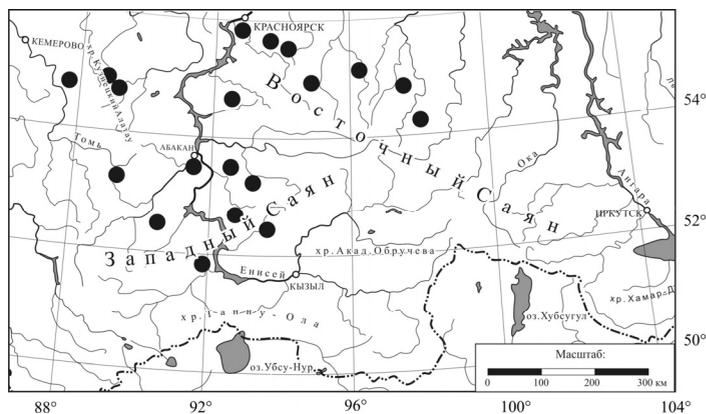


Рис. 1. Карта района работ и расположение ключевых участков (●)

позволяет получить визуальное представление расстояний между переменными без какого-либо знания или предположения об их взаимной ассоциации. Данные о численности видов предварительно были ранжированы в пределах каждой точки отлова, видам с нулевой численностью присваивался один и тот же ранг. Качество подгонки модели, или насколько хорошо исходные данные описываются моделью МШ, оценивалось по индексу стресса Крускала. Для трехмерной модели полученное значение индекса стресса (0.15) говорит о хорошем соответствии между моделью МШ и исходными данными.

Интерпретация выявленных виртуальных факторов (осей многомерного шкалирования) выполнена на основе коэффициентов корреляции Пирсона с непосредственно измеренными параметрами среды (табл. 1).

Коэффициенты корреляции между показателями численности и осями шкалирования (ОШ) рассматривались как координаты видов в экологическом пространстве, которые отражают их чувствительность к выявленным абстрактным факторам среды.

Для описания распределения отдельных видов в пространстве виртуальных факторов использовался множественный линейный пошаговый регрессионный анализ. В качестве независимых переменных (факторов) рассматривались значения координат участков в пространстве осей шкалирования, а в качестве зависимой переменной – показатель численности вида. Качество подгонки регрессионной модели определяли с помощью коэффициента детерминации (R^2), который показывает, какая доля дисперсии резульативного признака объясняется влиянием использованных переменных.

Таблица 1

Характеристика среды для каждой точки отлова грызунов

| Параметры среды | Характеристика |
|---|---|
| Высота над уровнем моря | Метры |
| Почвенные условия | 1 – каменистые, 2 – суглинистые, 3 – с выраженным гумусовым горизонтом, 4 – с мощным гумусовым горизонтом |
| Сомкнутость древесного яруса* (доля покрытия) | 0 – отсутствует, 1 – 1 – 25%, 2 – 26 – 50%, 3 – 51 – 75%, 4 – 76 – 100% |
| Подлесок | То же |
| Крупнотравно-папоротниковый ярус | « |
| Травяно-кустарничковый ярус | « |
| Моховой покров | « |
| Степень захламлённости (валежник) | 0 – отсутствует, 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная |

* Параметры растительного покрова определялись по общепринятым геоботаническим методикам (Полевая геоботаника, 1964).

Использование такого подхода в точности соответствует концепции многомерной экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1965). В рамках этой методологии удается определить размерность экологического пространства, параметры видовых экологических ниш и физический смысл выявленных абстрактных факторов (Пузаченко, Кузнецов, 1998; Пузаченко, 2004).

Выделение типов сообществ грызунов проведено с помощью кластерного анализа методом Уорда по трем абстрактным факторам, полученным при МШ. В качестве дистанции применялось расстояние Евклида. Надежность выделения сообществ (кластеров) проверялась с помощью канонического дискриминантного анализа на основе тех же факторов и по непосредственно измеренным характеристикам среды. В нашем исследовании термин «сообщество» используется как синоним понятия «население» и не несет определенной функциональной нагрузки.

Все расчеты и построение графиков выполнены в программе Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В пределах лесного пояса отмечено 14 видов мышевидных грызунов (за исключением синантропных видов). Многочисленны в составе лесных сообществ полёвки красная (*Myodes rutilus* Pall.), красно-серая (*Myodes rufocanus* Pall.) и экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Обычны восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae* Thomas), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), тёмная полёвка (*Microtus agrestis* L.) и лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg). В пределах черневых лесов встречаются рыжая (*Myodes glareolus* Pall.) и обыкновенная (*Microtus arvalis* Pall.) полёвки. В зоне контакта лесных массивов с агроценозами и остепненными участками отмечаются водяная полёвка (*Arvicola terrestris* L.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis* Pall.) и длиннохвостый хомячок (*Cricetulus longicaudatus* Milne-Edwards). В анализ включены 9 наиболее многочисленных

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

видов, показатели обилия которых позволяют получить статистически значимые результаты.

Полученные значения осей шкалирования отражают изменения в пространстве трех независимых абстрактных факторов, представленных через их восприятие самими видами. Физический смысл выделенных факторов среды (осей шкалирования) можно определить, связав их с помощью корреляции с переменными, характеризующими среду обитания (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты корреляции параметров среды лесного пояса
с осями многомерного шкалирования (ОШ)

| Параметры | 1 ОШ | 2 ОШ | 3 ОШ |
|----------------------------------|--------------|--------------|-------|
| Высота над уровнем моря | -0.41 | 0.02 | -0.13 |
| Характеристика почвы | 0.44 | -0.38 | 0.13 |
| Сомкнутость древесного яруса | -0.26 | 0.17 | -0.06 |
| Подлесок (доля покрытия) | 0.19 | -0.11 | -0.11 |
| Травяно-кустарничковый ярус | 0.28 | -0.31 | 0.24 |
| Моховой покров | 0.38 | -0.16 | -0.09 |
| Крупнотравно-папоротниковый ярус | -0.59 | 0.14 | 0.05 |
| Захламленность (валежник) | -0.25 | -0.06 | 0.16 |

Примечание. Полу жирным выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

Значимые коэффициенты корреляции отмечены только для первых двух абстрактных факторов. Первый фактор отражает эколого-ценотический состав подчиненных ярусов леса, среди которых проходит весь жизненный цикл рассматриваемой группы животных. Положительная область этого фактора связана с хорошим развитием почвенного покрова, на котором произрастает развитый травяно-кустарничковый ярус со значительным участием крупнотравя. Увеличение высоты над уровнем моря (отрицательная область первого фактора) сопровождается большей сомкнутостью древесного яруса, господством мохового покрова и значительной захламленностью валежником.

Второй фактор не связан с высотой местности, а только с развитием почвенного покрова и отражает степень развития нижних ярусов леса: крупнотравно-папоротникового, травяно-кустарничкового и подлеска. Эти признаки имеют наибольшие отрицательные коэффициенты корреляции со второй осью шкалирования.

Хотя характеристики среды имеют невысокие коэффициенты корреляции с третьим абстрактным фактором, можно полагать, что в определенной степени он отражает сочетание крупнотравно-папоротникового яруса, захламленности и подлеска.

Расположение видов в пространстве осей многомерного шкалирования отражает их чувствительность к выявленным виртуальным факторам среды (табл. 3). Наибольшую связь с первой, второй и третьей осями демонстрируют красная полёвка, полёвка-экономка и лесная мышовка соответственно. Таким образом, трехмерное экологическое пространство определяется главным образом этими тремя видами. Они же являются наиболее контрастными по своим требованиям к условиям обитания в рамках рассматриваемой модели.

Таблица 3

Чувствительность видов мышевидных грызунов к факторам экологического пространства

| Вид | Коэффициент корреляции | | | Знак коэффициента корреляции | | |
|------------------------|------------------------|--------------|--------------|------------------------------|------|------|
| | 1 ОШ | 2 ОШ | 3 ОШ | 1 ОШ | 2 ОШ | 3 ОШ |
| Красная полёвка | -0.88 | -0.09 | 0.35 | – | | + |
| Полёвка-экономка | 0.30 | -0.81 | -0.37 | + | – | – |
| Лесная мышовка | 0.63 | 0.09 | 0.65 | + | | + |
| Восточноазиатская мышь | 0.08 | 0.65 | -0.33 | | + | – |
| Красно-серая полёвка | -0.11 | 0.39 | -0.49 | | + | – |
| Лесной лемминг | -0.43 | 0.13 | -0.13 | – | | |
| Темная полёвка | 0.38 | -0.05 | 0.14 | + | | |
| Рыжая полёвка | 0.08 | 0.06 | 0.23 | | | + |
| Обыкновенная полёвка | -0.28 | -0.20 | -0.20 | – | | |

Примечание. Полу жирным выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

Большинство видов зависят в той или иной степени от двух или всех трех факторов, но в разном их сочетании (см. табл. 3). Совместное устойчивое обитание видов требует, чтобы их численность управлялась разными факторами или чувствительность к одним и тем же факторам была различной (Абросов и др., 1982; Джиллер, 1988; Пузаченко и др., 1996; Пузаченко, Кузнецов, 1998 и др.).

В нашем исследовании практически все виды занимают разные подобласти экологического пространства (см. табл. 3). Так, например, красная полёвка и лесная мышовка зависят от 1-го и 3-го факторов. Однако если связь с третьим фактором у обоих видов положительная, то зависимость от первого фактора – разнонаправленная, т.е. по первому фактору они взаимозаменяют друг друга. Только два вида, красно-серая полёвка и восточноазиатская мышь, занимают одну подобласть экологического пространства, но при этом имеют разную чувствительность к одним и тем же факторам. Красно-серая полёвка преимущественно зависит от третьего фактора, а восточноазиатская мышь – от второго.

Таким образом, рассматриваемые виды экологически дифференцированы, и их размещение зависит от существенно различных комбинаций независимых параметров среды.

Представление об отношении конкретного вида к факторам среды можно получить, оценив распределение его обилия в пространстве абстрактных факторов (табл. 4, рис. 2). Хотя зависимость обилия вида от факторов среды, как правило, носит нелинейный характер, модель линейной регрессии дает вполне удовлетворительную оценку характера распределения для большинства видов (см. табл. 4). Наилучшие оценки получены для красной полёвки, полёвки-экономки и лесной мышовки – видов, достигающих наибольшей численности в составе сообществ лесного пояса.

Для красной полёвки значимыми оказались все три фактора, но в наибольшей степени первый и третий (см. рис. 2, а). Согласно рисунку численность красной полёвки равномерно меняется в зависимости от обоих факторов, достигая наибольших значений при минимальных значениях 1-го и максимальных – 3-го фак-

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

торов. Согласно интерпретации факторов на основе параметров среды, для красной полёвки наиболее благоприятны влажные захламлинные леса с развитым моховым покровом на возвышенных частях горных хребтов. Некоторое увеличение численности красной полёвки наблюдается в избыточно влажных черневых лесах со смешанным травянисто-моховым покровом с крупнотравием и папоротниками. Подобная экологическая оценка вида хорошо согласуется с результатами многочисленных исследований в горах Южной Сибири (Соколов, 1979; Юдин и др., 1979; Виноградов, 2007; Андреева, Окулова, 2009).

Таблица 4

Параметры регрессионных моделей экологических ниш мышевидных грызунов

| Вид | Коэффициенты | | | | | |
|------------------------|--------------|-------|------|--------|--------|-------|
| | R^2 | F | p | 1 ОШ | 2 ОШ | 3 ОШ |
| Красная полёвка | 0.35 | 10.69 | 0.00 | -11.07 | -2.48 | 5.71 |
| Полёвка-экономка | 0.30 | 8.62 | 0.00 | 8.03 | -14.24 | -8.68 |
| Лесная мышовка | 0.51 | 20.27 | 0.00 | 5.27 | 3.35 | 8.06 |
| Восточноазиатская мышь | 0.15 | 3.56 | 0.02 | 1.60 | 2.80 | -1.86 |
| Красно-серая полёвка | 0.05 | 3.31 | 0.07 | – | 3.96 | – |
| Лесной лемминг | 0.08 | 5.49 | 0.02 | -0.66 | – | – |
| Темная полёвка | 0.18 | 13.18 | 0.00 | 2.09 | – | – |
| Рыжая полёвка | 0.13 | 4.54 | 0.01 | 0.93 | – | 1.86 |
| Обыкновенная полёвка | 0.09 | 2.98 | 0.06 | – | -0.32 | -0.68 |

Распределение полёвки-экономки по территории лесного пояса зависит от всех трех факторов, но наибольшая зависимость наблюдается от второго и третьего (см. рис. 2, б). Максимальные значения регрессионная функция имеет в отрицательной области 2-го и 3-го факторов и положительной области 1-го. Таким образом, наибольшей численности полёвка-экономка достигает в низкорослых влажных разреженных хвойно-лиственных лесах с развитым травяно-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковым ярусами и слабо выраженным моховым покровом, что соответствует экологическому облику этого зеленоядного гигрофильного вида (Громов, Ербаева, 1995).

Численность лесной мышовки зависит от всех трех факторов одновременно. Их взаимное положительное сочетание ведет к увеличению численности этого вида. Наиболее показательна проекция экологической ниши лесной мышовки в пространстве первого и третьего факторов (см. рис. 2, в). Максимальная численность вида связана с местообитаниями с развитыми травяно-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковым ярусами в сочетании с разреженным древостоем смешанного хвойно-лиственного состава. Такое распределение вида по территории согласуется с данными, полученными на всем протяжении видового ареала (Реймерс, 1966; Ивантер, Кухарева, 2008).

Для красно-серой полёвки отсутствует явно выраженная зависимость от выявленных факторов. Основываясь на слабой положительной зависимости от второго фактора, можно полагать, что несколько большей численности этот вид достигает в умеренно-влажных темнохвойных лесах с умеренным травяно-кустарничко-

вым ярусом и развитым моховым покровом. Такие условия соответствуют трофическим предпочтениям вида, основу рациона которого составляют вегетативные и плодовые части ягодных кустарничков – брусники, черники, голубики, а также травянистые растения (Соколов, 1979; Вольперт, Шадрина, 2002).

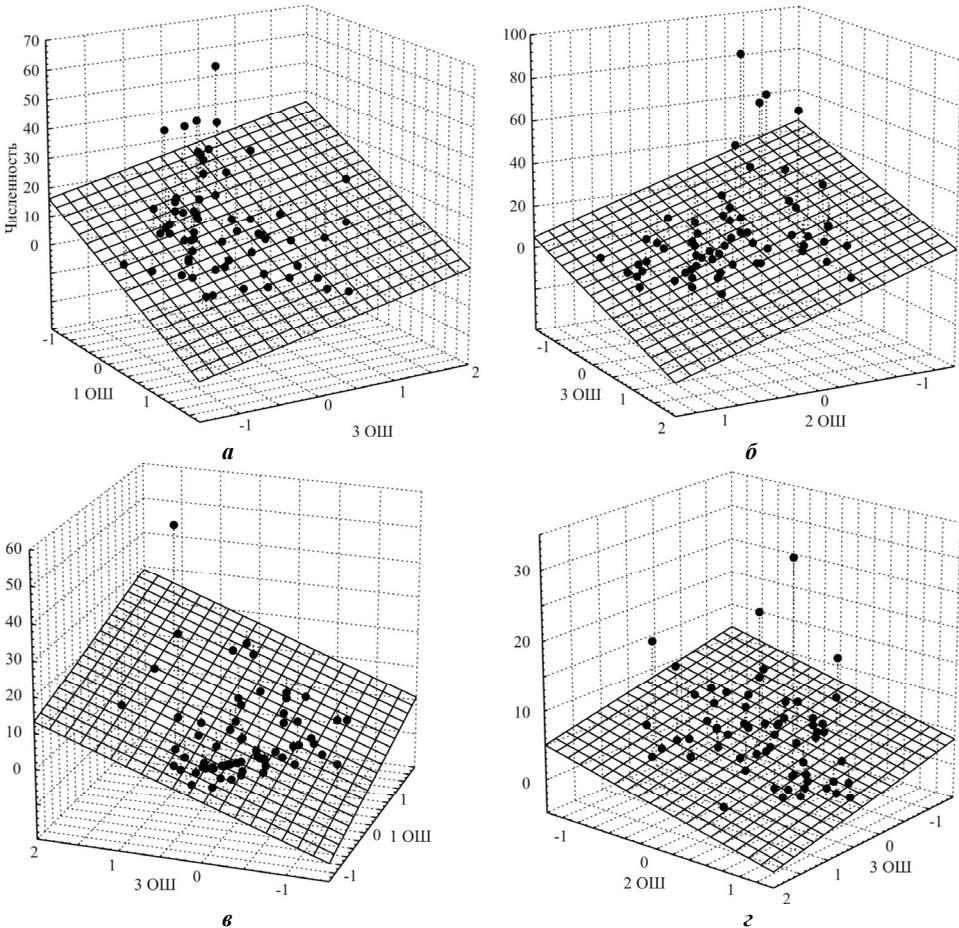


Рис. 2. Отображение экологических ниш грызунов в пространстве двух наиболее значимых абстрактных экологических факторов на основе регрессионной модели: *а* – *M. rutilus*, *б* – *M. oeconomus*, *в* – *S. betulina*, *г* – *A. peninsulae*

Влияние исследованных факторов на распределение и численность восточноазиатской мыши также невелико, о чем свидетельствует невысокий коэффициент детерминации регрессионной функции. Значима только положительная зависимость от второго фактора (см. рис. 2, *г*). Отсутствие связи с первым фактором (высота местности, плотность древостоя) отражает широкое распространение вида в

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

лесах различного типа. В пределах региона наиболее благоприятны для восточноазиатской мыши умеренно-влажные смешанные хвойно-лиственные леса с развитым травяно-кустарничковым ярусом.

Лесной лемминг имеет повсеместно низкую численность и отмечен всего в 20% обследованных местообитаний. Только в трех случаях его численность оказалась выше 5 особей на 100 к.-с. Обилие данного вида связано главным образом с влиянием 1-го фактора. Благоприятные условия для лесного лемминга складываются на возвышенных частях горных массивов в захламлённых темнохвойных лесах с развитым моховым покровом и достаточным увлажнением.

Распределение темной полёвки положительно связано только с первым фактором. Наиболее благоприятны для вида низкогорные смешанные леса с развитым травянисто-кустарничковым и крупнотравно-папоротниковыми ярусами.

Рыжая полёвка, доминирующая в лесах европейской части России, в горных лесах юга Средней Сибири не достигает, как правило, высокой численности. В отличие от близкородственной красной полёвки, ее распределение связано только с 3-м фактором. Наиболее благоприятны для рыжей полёвки влажные смешанные хвойно-лиственные леса, с развитым крупнотравно-папоротниковым ярусом и умеренным захламлением, что в наибольшей степени соответствует экологическому облику этого европейского вида, находящегося на восточной окраине своего ареала (Шварц и др., 1987).

Обыкновенная полёвка – обитатель открытых участков (поляны, луга, агроценозы), прилегающих к лесным массивам. Вид присутствует в отловах только в экотонной зоне, поэтому выявленные факторы, характеризующие лесную растительность, не оказывают значимого влияния на распределение и уровень численности этого вида.

Таким образом, совокупность экологических ниш рассматриваемых видов охватывает все экологическое пространство, их оптимумы разнесены и полностью не перекрываются. Распределение видов в пространстве определяется видоспецифическими требованиями к условиям среды, в первую очередь составом и сомкнутостью древостоя, эколого-ценотическим составом подчиненных ярусов леса.

Для характеристики агрегированности сообществ грызунов на рассматриваемой территории в зависимости от условий окружающей среды проведен кластерный анализ. Сообщества группируются в 4 кластера на дистанции менее 50% от максимальной ($(D_{\text{link}}/D_{\text{max}})*100 < 50$). Надежность выделения сообществ (кластеров) дискриминантным анализом по абстрактным факторам на основе структуры населения (рис. 3 а) составила 92%. В то же время надежность классификации по непосредственно измеренным параметрам среды (рис. 3, б) составила 67%.

Различия в структуре выделенных сообществ определяются главным образом распределением видов-доминантов. Для сообщества первого типа (1 на рис. 3) характерно наличие трех видов доминантов: красно-серой полёвки, лесной мышовки и восточноазиатской мыши. В сообществах второго и третьего типов доминируют красная полёвка и полёвка-экономка соответственно. Для четвертого типа сообществ характерно наличие двух видов-доминантов – красной полёвки и полёвки-экономки, что также показано для черневой тайги Северо-Восточного Алтая (Литвинов и др., 2007).

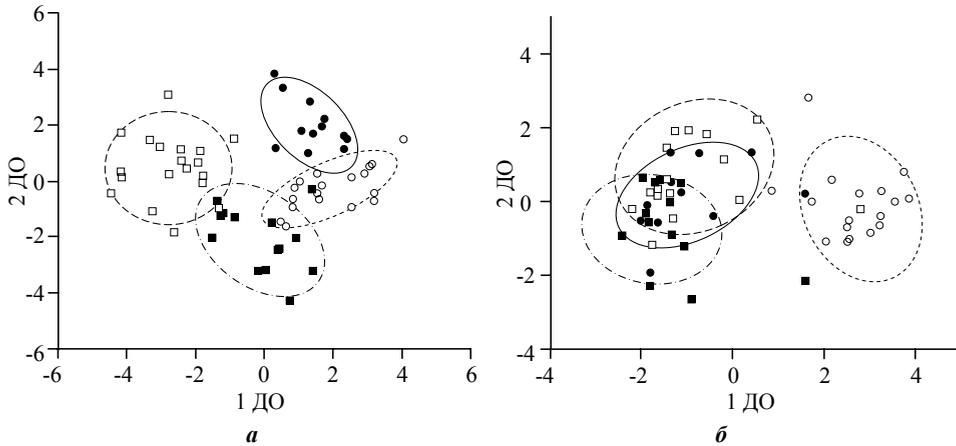


Рис. 3. Распределение типов сообществ в пространстве канонических дискриминантных осей, построенных по абстрактным факторам (*a*) и по непосредственно измеренным параметрам среды (*б*): ● – горнотаёжные тёмнохвойные и тёмнохвойно-лиственные леса разнотравно-крупнотравно-зелёномошного типа, ○ – горнотаёжные тёмнохвойные леса зелёномошного типа, □ – подтаёжно-лесостепные сосновые, берёзовые, лиственничные леса травянистых типов, ■ – таёжно-черневые тёмнохвойные (кедровые, пихтовые) леса крупнотравно-папоротникового типа и их производные растительные формации с господством берёзы и осины

На рис. 3, *б* показан результат дискриминантного анализа сообществ грызунов по непосредственно измеренным параметрам среды. По первой дискриминантной оси наибольшие различия наблюдаются между участками второго типа и всеми остальными. Участки второго типа характеризуются развитым моховым покровом

Таблица 5
Результаты дискриминантного анализа типов сообществ по непосредственно измеренным параметрам среды

| Параметры | Стандартизованные коэффициенты | |
|----------------------------------|--------------------------------|-------|
| | 1 ДО | 2 ДО |
| Высота над уровнем моря | -0.23 | -0.29 |
| Характеристика почвы | -0.43 | -0.49 |
| Сомкнутость древесного яруса | -0.29 | 0.07 |
| Подлесок (доля покрытия) | 0.13 | 0.35 |
| Травяно-кустарничковый ярус | -0.44 | -0.71 |
| Моховой покров | -0.18 | -0.08 |
| Крупнотравно-папоротниковый ярус | 0.74 | -0.53 |
| Захламленность (валежник) | -0.01 | -0.50 |
| Доля дисперсии, % | 88 | 8 |

и менее развитой травянистой растительностью (табл. 5) и относятся к горнотаёжным тёмнохвойным лесам зелёномошного типа.

Различия между участками разного типа вдоль второй дискриминантной оси слабо выражены. Вместе с тем можно отметить определенную связь расположения классов вдоль второй дискриминантной оси с характером увлажнения территории. Так, край-

ние положения вдоль второй оси занимают участки черневой тайги с крупнотравно-растительностью (4 на рис. 3, *б*), характеризующиеся избыточным увлажнени-

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

ем (пергумидный сектор увлажнения; по: Полицарпов и др., 1986), и подтаёжные леса травянистых типов с умеренным увлажнением (семигумидный сектор) (3 на рис. 3, б). Остальные участки (1 и 2 на рис. 3, б) занимают промежуточное положение и соответствуют гумидному сектору. Очевидно, что гидротермический режим территории в значительной степени определяет характер растительности. Так, например, избыточно влажные таёжно-черневые леса отличаются высокой захламленностью, развитой крупнотравной растительностью и моховым покровом. Тогда как для умеренно влажных таёжно-лесостепных лесов характерна мелко-травная растительность и неразвитый моховой покров.

Таким образом, распределение сообществ мышевидных грызунов на территории лесного пояса в значительной степени объясняется гетерогенностью среды, в первую очередь характером гидротермического режима. Очевидно также, что распределение видов и структура сообщества детерминированы существенно большим количеством экологических параметров, чем рассмотрено в этой работе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах лесного пояса горных систем юга Средней Сибири обитают 14 видов мышевидных грызунов, которые образуют самые многочисленные сообщества среди позвоночных животных. Выделение ведущих факторов, произведенное с помощью многомерного шкалирования, позволило охарактеризовать параметры экологических ниш 9 видов мышевидных грызунов и характер их связи с условиями среды обитания. Расчеты показали, что экологические ниши этих видов никогда полностью не совпадают, а их оптимумы разведены в экологическом пространстве. В пределах лесного пояса значимыми факторами для грызунов выступают состав и сомкнутость древостоя, высота над уровнем моря и эколого-ценотический состав подчиненных ярусов леса, среди которых проходит весь жизненный цикл рассматриваемой группы животных.

Выделены четыре основных типа сообществ грызунов лесного пояса гор юга Сибири. Различия в структуре выделенных сообществ связаны в основном с распределением видов доминантов. Размещение по территории сообществ разного типа объясняется главным образом особенностями гидротермического режима местности, типом и степенью развития подчиненных ярусов леса.

Авторы выражают искреннюю признательность Б. К. Кельбешеву (Государственный природный заповедник «Столбы»), В. А. Стахееву (Государственный природно-биосферный заповедник «Саяно-Шушенский»), Д. И. Назимовой (Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН) за ценные советы и практическую помощь в организации полевых исследований и В. М. Ефимову (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск) за советы по статистической обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аброров Н. С., Ковров Б. Г., Черепанов О. А. Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 297 с.

- Александров В. Н., Сергеев В. Е.* Мелкие млекопитающие (Micromammalia) Горной Шории // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1987. С. 22 – 27.
- Андреева Т. А., Окулова Н. М.* Экологические предпочтения лесных полевков // Экология. 2009. № 2. С. 149 – 154.
- Виноградов В. В.* Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск : Изд-во Краснояр. гос. пед. ун-та им. В. П. Астафьева, 2007. 212 с.
- Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 246 с.
- Громов И. М., Ербаева М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / Зоол. ин-т РАН. СПб., 1995. 522 с.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.
- Ивантер Э. В., Кухарева А. В.* К экологии лесной мышовки (*Sicista betulina*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 4. С. 476 – 493.
- Литвинов Ю. Н., Абрамов С. А., Кривопапов А. В., Ковалева В. Ю., Новиков Е. А., Че-чулин А. И.* Структурно-временная организация сообщества грызунов прителецкой тайги (Горный Алтай) // Экология. 2007. Т. 38, № 6. С. 1 – 7.
- Наумов Н. П.* Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. 1955. Т. 9. С. 179 – 202.
- Огуреева Г. Н.* Структура высотной поясности растительности гор Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 66 – 74.
- Полевая геоботаника / под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1964. Т. 3. 530 с.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И.* Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.
- Пузаченко Ю. Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. М. : Академия, 2004. 416 с.
- Пузаченко Ю. Г., Кузнецов Г. В.* Экологическая дифференциация грызунов сезонно-влажных тропических лесов северного Вьетнама // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 1. С. 117 – 132.
- Пузаченко Ю. Г., Кузнецов Г. В.* Устойчивость грызунов к рубкам в сезонно-влажных лесах юга Вьетнама // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 5. С. 623 – 638.
- Пузаченко Ю. Г., Придня М. В., Мартин В., Санковский А. Г.* Отображение видовых экологических ниш для сообществ смешанных лесов бассейна р. Хаббард-Брук (Белые горы, Новая Англия, Северная Америка) // Экология. 1996. № 6. С. 403 – 410.
- Реймерс Н. Ф.* Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М. : Наука, 1966. 420 с.
- Соколов Г. А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 256 с.
- Шварц Е. А., Шефтель Б. И., Жуков М. А.* Закономерности распространения рыжей полевки на востоке ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 2. С. 17 – 26.
- Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 296 с.
- Юдин Б. С., Николаев В. В.* Сообщества мелких млекопитающих (Micromammalia) вертикальных поясов центральной части Восточного Саяна (Тофалария) // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 81 – 92.
- Юдин Б. С., Потапкина А. Ф.* Территориальные группировки мелких млекопитающих (Micromammalia) в Кузнецком Алатау и Западном Саяне // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 32 – 59.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Cook R. P., Boland K. M., Dolbeare T. Inventory of small mammals at Cape Cod National Seashore with recommendations for long-term monitoring / National Park Service U.S., Department of the Interior. Boston, 2006. 117 p.

Hutchinson G. E. The niche: an abstractly inhabited hyper-volume // The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven : Yale Univ. Press, 1965. P. 26 – 78.

Meyer B. J., Eccard J., Brandl R. Vegetation structure and the abundance of the Black Tailed Tree Rat *Thallomys nigricauda* at the Thornveld savannah (South Africa) // The impact of habitat structures on some small rodents in the Kalahari Thornveld (South Africa). Marburg : Philipps-University Press, 2004. P. 65 – 77.

Michel N., Burel F., Legendre P., Butet A. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France // Landscape Ecol. 2007. Vol. 22, № 8. P. 1241 – 1253.

StatSoft Inc. 2001. Statistica (data analysis software system), version 6.0. <http://www.statsoft.com>.