

УДК 599.32/33+574.47(470.13)

СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (MICROMAMMALIA) НА ЗАПАДНЫХ СКЛОНАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

© 2005 г. А. В. Бобрецов*, Л. Е. Лукьянова**, Е. А. Порошин***

* Печоро-Ильчский государственный природный биосферный заповедник
169436 Республика Коми, Троицко-Печорский район, пос. Якшиа

** Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*** Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167610 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию 05.02.2004 г.

Приведены многолетние материалы по видовому составу и соотношению видов насекомоядных и грызунов лесных экосистем западного макросклона Северного Урала. Показано, что горно-лесные сообщества *Micromammalia* по сравнению с прилегающими таежными районами Русской равнины характеризуются высокой суммарной численностью и полидоминантностью. Они представлены большим числом обычных видов, в результате чего структура горно-лесных сообществ мелких млекопитающих отличается высокими показателями видового разнообразия и высокой степенью выравненности.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, структура сообществ, видовое разнообразие, Северный Урал, западные склоны.

Одним из важных факторов увеличения разнообразия сообществ животных является пространственная гетерогенность среды (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989). В литературе приведено множество примеров тесной связи между структурной сложностью среды и видовым разнообразием разных таксономических групп позвоночных животных (MacArthur, MacArthur, 1961; Rosenzweig et al., 1975). К территориям с высокой контрастностью природных условий следует отнести горные системы (Соколов и др., 1982). По сравнению с прилегающими равнинами здесь следует ожидать значительных изменений в структуре сообществ животных.

В настоящей работе проанализированы материалы по структуре населения мелких млекопитающих лесных сообществ западного макросклона Северного Урала и восточных районов Русской равнины, непосредственно прилегающих к Уральской горной стране. На значительном пространстве севера таежной части Русской равнины (Архангельская область и Республика Коми) сообщества *Micromammalia* сформированы одними и теми же видами насекомоядных и грызунов. В широтном направлении изменяется лишь доленое участие в них отдельных видов (Колоскова, 1983; Куприянова, Наумов, 1984; Куприянова, 1987), а основа сообществ остается постоянной. Она, как правило, образована одним-двумя доминирующими видами и четырьмя-пятью обычными. В горах

Урала происходит повышение уровня разнообразия сообществ землероек-бурозубок (Большаков и др., 1996) за счет увеличения их обилия.

Структура населения мелких млекопитающих Северного Урала изучена недостаточно. Исследованы в основном восточные склоны Уральского хребта, природные условия которых в значительной степени отличаются от западных склонов. При этом рассматривались отдельные таксоценозы – насекомоядные (Шарова, 1992; Большаков и др., 1996) или грызуны (Бердюгин, 1999), а структура всего комплекса мелких млекопитающих затрагивалась реже (Куликова, Большаков, 1984).

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Западные склоны Северного Урала по своим природным особенностям существенно отличаются от прилегающих участков Русской равнины и восточных склонов гор (Урал и Приуралье, 1968). Эти различия обусловлены меридиональной направленностью горных хребтов и западным переносом воздушных масс, вследствие чего на западных наветренных склонах Урала, несмотря на относительно небольшую высоту Уральских гор, количество выпадающих осадков превышает этот показатель на восточных склонах и прилегающих равнинах. В частности, на западном макросклоне Северного Урала по сравнению с

Припечорской низменностью годовая сумма осадков выше на 35%. Повышенное увлажнение, большая дренированность горных склонов, относительно высокое плодородие горных почв приводят к формированию здесь своеобразных биогеоценозов.

В горах Северного Урала отчетливо выражены три высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый и в меньшей степени – пояс холодных гольцовых пустынь (Горчаковский, 1975). В нижней части горно-лесного пояса произрастают зеленомошные ельники с участием кедра, в верхней части они сменяются высоко-травными (папоротниковыми, аконитовыми) пихтово-еловыми лесами со значительной примесью березы. Лесные горные местообитания характеризуются богатой и разнообразной кормовой базой и благоприятными защитными условиями для насекомоядных и грызунов. Несмотря на более суровые климатические условия, отличающие горно-лесные экотопы от равнинных аналогов, отрицательное влияние физических факторов среды (прежде всего температурного) в горах Урала заметно отражается на жизнедеятельности мелких животных только в самых верхних высотных поясах (Большаков, 1972).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы результаты многолетних исследований (1988–2001 гг.) в Печоро-Ильчском заповеднике. Его западный обособленный участок расположен на восточной окраине Русской равнины, а основная территория занимает предгорья и западные склоны Северного Урала. Стационарные работы проводились во всех ландшафтных районах заповедника. В горном районе они были сосредоточены на горе Яньпупунер (62°05' с.ш., 59°06' в.д.). Для анализа использованы усредненные данные по численности и структуре доминирования *Micromammalia* в лесных биогеоценозах горно-лесного пояса.

Численность мелких млекопитающих оценивали методом ловчих канавок, которые представляют собой траншеи протяженностью 50 м. На дно каждой канавки на расстоянии 10 м друг от друга вкапывали по пять конусов, которые на 1/3 часть заполняли водой, что снижало вероятность побега зверьков. Канавки открывали в основных биотопах каждого района на 10–20 дней с середины июля. За единицу учета принимали число зверьков, отловленных за 10 суток (экз. на 10 канавко-суток). По сравнению с широко распространенным методом ловушко-линий давилок, избирательность которого отмечали многие исследователи, ловчие канавки полнее отражают видовую структуру населения насекомоядных и грызунов (Кучерук, 1963; Pankakoski, 1979; и др.). В давилки обычно отлавливаются те виды, кото-

рые хорошо идут на приманку. Так, например, в Печоро-Ильчском заповеднике более 70% всех отловов в ловушки-давилки приходится на два вида лесных полевок – *Clethrionomys rutilus* и *Cl. glareolus*, тогда как в канавках их доля составляет всего лишь 17.7%. Землеройки-бурозубки, лесной лемминг и ряд других видов давилками отлавливаются значительно хуже. Доля первых составляет в уловах всего 8.5%, вторых – 0.8%. В сборах канавками удельный вес этих групп животных достигает соответственно 55.9% и 8.4%. Учитывая это обстоятельство, данные по отловам животных в ловушки-давилки были использованы только для оценки соотношения видов лесных полевок.

Следует отметить, что до сих пор не существует общепринятой шкалы деления видов мелких млекопитающих на группы по их обилию. Нами выделены четыре группы: господствующие виды (более 15% в уловах), обычные (5–15%), редкие (0.5–4.9%) и очень редкие (менее 0.5%). Господствующие виды и являются собственно доминантами. Такое деление позволяет наиболее эффективно сравнивать сообщества *Micromammalia* по их доминантной структуре.

Сравнение сообществ осуществлялось методами кластерного анализа (Дюран, Оделл, 1977). Метод различия между объектами служило евклидово расстояние. При построении дендрограммы применялся способ одиночного присоединения.

К настоящему времени предложено несколько десятков показателей видового разнообразия сообществ животных (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992), отражающих разные аспекты их структуры. Нами использованы индексы, предложенные Л.А. Животовским (1980). Они оказались более чувствительными при сравнении сообществ, сформированных одинаковым числом видов. Показатель видового разнообразия (среднее число видов) рассчитывается на основе долевого вклада каждого вида и поэтому наиболее полно использует информацию о структуре сообществ. Его вычисляли по формуле $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2$, где p_1, \dots, p_m – частота видов в сообществе, m – число видов. Выравненность видов в сообществе оценивали по показателю доли редких видов: $h = 1 - \mu/m$. В случае равномерного распределения частот видов $h = 0$, т.е. при уменьшении величины данного показателя выравненность сообществ возрастает.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав сообществ *Micromammalia*. Сообщества мелких млекопитающих Северного Урала и прилегающей части Русской равнины сформированы 16–17 видами, из которых 8 отно-

Таблица 1. Структура населения мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника (над чертой – относительная численность, экз. на 10 канавко-суток, под чертой – доля вида, %)

Вид	Район		
	равнинный	предгорный	горный
<i>Sorex araneus</i>	14.4/35.2	33.2/29.5	31.1/22.5
<i>S. isodon</i>	0.2/0.5	4.3/3.8	16.8/12.2
<i>S. tundrensis</i>	0.4/1.0	0.8/0.7	2.7/1.9
<i>S. caecutiens</i>	7.2/17.6	22.0/19.5	10.3/7.4
<i>S. minutus</i>	3.2/7.8	2.3/2.0	2.6/1.9
<i>S. minutissimus</i>	0.4/1.0	0.1/0.1	0.3/0.2
<i>Neomys fodiens</i>	0.2/0.5	0.2/0.2	0.8/0.5
<i>Talpa europaea</i>	0.4/1.0	1.1/1.0	5.4/3.9
<i>Sicista betulina</i>	0.6/1.5	2.2/2.0	9.6/7.0
<i>Micromys minutus</i>	0.07/0.2	0.02/0.02	0/0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	0.05/0.1	0.8/0.7	1.6/1.1
<i>Cl. glareolus</i>	2.7/6.6	9.3/8.3	7.8/5.7
<i>Cl. rutilus</i>	5.7/13.9	14.4/12.8	12.2/8.8
<i>Myopus schisticolor</i>	1.7/4.2	13.3/11.8	5.9/4.3
<i>Arvicola terrestris</i>	0/0	0.03/0.03	10.5/7.6
<i>Microtus oeconomus</i>	0.2/0.5	3.8/3.4	8.7/6.3
<i>M. agrestis</i>	3.5/8.6	4.7/4.1	12.2/8.8
Итого	40.9/100.0	112.6/100.0	138.5/100.0
Число зверьков	3154	6490	3653
Число канавко-суток	1006	577	264

сятся к отряду насекомоядных, а 9 – к грызунам (табл. 1). Большинство из них широко распространенные виды, поэтому по видовому составу сообщества *Micromammalia* разных ландшафтных районов очень сходны. Некоторые различия придают им такие виды, как мышь-малютка (*Micromys minutus*), тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*). Мышь-малютка относительно обычна в равнинных районах, расположенных западнее заповедника. В заповеднике она крайне редка, отмечена в единичном числе в равнинной и предгорной частях. Территория заповедника является северным пределом распространения этого вида на крайнем востоке Русской равнины. Тундряная бурозубка, напротив, обычна в горном и предгорном районах. В пределах равнинной таежной зоны Северо-Востока европейской части она зарегистрирована лишь в равнинной части заповедника. Водяная полевка не встречается на равнинном участке заповедника, не-

многочисленна в предгорьях, но достигает высокой численности в горном лесном сообществе.

Численность мелких млекопитающих. В большинстве равнинных районов Европейского Севера она относительно невысока. Средние показатели обычно не превышают 40 экз. на 10 канавко-суток (Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, Недосекина, 1986), что характерно и для равнинного участка заповедника. В предгорьях Северного Урала они резко повышаются и достигают 112.6 экз. на 10 канавко-суток. Максимальный уровень численности насекомоядных и грызунов отмечен на западных склонах гор (138.5 экз. на 10 канавко-суток). В годы подъема численности животных он зачастую превышал 220 экз. на 10 канавко-суток.

Основу населения горно-лесных сообществ *Micromammalia* составляют землеройки-бурозубки (рис. 1), что, впрочем, характерно и для всего таежного Европейского Севера (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1984). Различия заключаются в том, что в горах их доля существенно понижается. Если в равнинных сообществах удельный вес этой группы достигает в среднем 63%, то на Северном Урале – всего 46%. Доминирует в уловах обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). Ее участие в сообществах по направлению к горам падает: на равнине она составляет 35.2%, в предгорьях – 29.5%, в горах – 22.5% (см. табл. 1). Второе место в равнинных сообществах обычно приходится на среднюю бурозубку (*Sorex caecutiens*). В равнинном и предгорном районах заповедника ее доля достигает 17.6% и 19.5% соответственно. Средняя бурозубка отдает явное предпочтение темнохвойным лесам с хорошо развитым моховым покровом. В горах, где площадь этих типов леса в целом незначительна, удельный вес вида снижается (7.4%), и он уступает по численности равнозубой бурозубке (*Sorex isodon*), которая занимает в уловах среди бурозубок второе место (12.2%).

Высокое обилие равнозубой бурозубки на западном макросклоне Северного Урала (Бобрецов, 1996) – уникальное явление как для севера Русской равнины, так и для Уральского региона. В равнинных районах ее доля обычно не превышает 2% (Куприянова, Наумов, 1983; Куприянова, Недосекина, 1986). Значительный долевым вклад этого вида в уловах землероек, но при меньшем уровне численности отмечен только для горы Ирмель на Южном Урале (Садыков и др., 1986). По-видимому, условия среды западных склонов Северного Урала соответствуют оптимальным требованиям вида. Горные пихтово-еловые леса в какой-то степени являются аналогами черневой тайги наветренных склонов Алтая и Саян (Оленев, 1965), где зарегистрированы одни из самых высоких показателей обилия равно-

зубой бурозубки в ареале (Юдин и др., 1979). В этой связи следует отметить, что отнесение этого вида Е.А. Шварцем (1989) к алтайскому, а не к восточно-сибирскому фауно-генетическому комплексу кажется нам оправданным с точки зрения современной географии вида. Тогда высокую численность на Северном Урале можно объяснить ее тесными связями с исторически более древними типами биотопов. Там, где имеются подобные рефугиумы, плотность вида возрастает. В некоторые годы (1989) численность равнозубой бурозубки на Яныпупунер достигала 41.3 экз. на 10 канавко-суток. Она доминировала в уловах среди землероек (48.4%) и занимала первое место среди мелких млекопитающих.

На западных склонах Северного Урала высока численность тундряной бурозубки – в 7 раз выше аналогичных показателей для равнинного района заповедника (см. табл. 1). Максимальные показатели численности отмечены для подгольцовых березняков, где в некоторые годы (1991) на 10 канавко-суток отлавливалось до 11.2 экз. Доля вида в населении землероек данного биотопа повышалась при этом до 19.2%, и он занимал второе место после обыкновенной бурозубки. Интересно, что на восточных склонах Северного Урала тундряная бурозубка, имеющая сибирское происхождение, встречается крайне редко (Шарова, 1992).

Относительно высока в горах численность европейского крота (*Talpa europaea*). В равнинных сообществах на его долю приходится не более 1.0%, в горно-лесных – почти 4.0% среди мелких млекопитающих (см. табл. 1). Его численность с высотой повышается, что обусловлено закономерной сменой растительных сообществ. В горно-лесном поясе эти показатели составляют 5.4 экз. на 10 канавко-суток. Обилие этого вида тесно связано с кормовыми ресурсами, прежде всего с запасами дождевых червей, которые сильно различаются по ландшафтным районам. В равнинных еловых лесах заповедника биомасса червей, по нашим данным, достигает всего 1.3 г/м², в травянистых горных лесах – более 2.5 г/м².

Еще одной примечательной особенностью сообществ *Micromammalia* горного района является высокое обилие лесной мышовки (*Sicista betulina*). Средняя численность составляет 9.6 экз., тогда как для равнинных районов обычно не превышала 1 экз. на 10 канавко-суток. В некоторые годы отмечены явные всплески численности. Так, в 1996 г. в период относительно низкой плотности многих видов мелких млекопитающих численность лесной мышовки достигла 31.5 экз. на 10 канавко-суток, а ее удельный вес в общих сборах поднялся до 50.1%, причем она доминировала во всех местообитаниях. Наиболее многочисленной была в травянистых пихтово-еловых лесах,

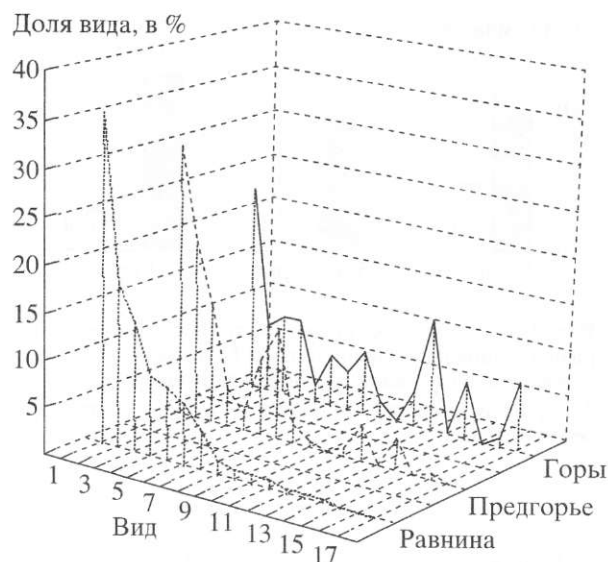


Рис. 1. Распределение видов мелких млекопитающих по их обилию в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (ранжировано по равнинному району):

1 – *Sorex araneus*; 2 – *S. caecutiens*; 3 – *Clethrionomys rutilus*; 4 – *Microtus agrestis*; 5 – *Sorex minutus*; 6 – *Clethrionomys glareolus*; 7 – *Myopus schisticolor*; 8 – *Sicista betulina*; 9 – *Talpa europaea*; 10 – *Sorex tundrensis*; 11 – *S. minutissimus*; 12 – *Microtus oeconomus*; 13 – *Sorex isodon*; 14 – *Neomys fodiens*; 15 – *Micromys minutus*; 16 – *Clethrionomys rufocanus*; 17 – *Arvicola terrestris*.

где ее относительное обилие составило 50.0 экз. на 10 канавко-суток (64.7% в уловах).

Суммарная численность лесных полевок в горах почти в три раза превышает аналогичные показатели для равнины. При этом их доля в уловах мелких млекопитающих уменьшается. Если в равнинном районе их вклад в сообщество по отловам в канавки составляет 20.6%, в предгорном – 21.8%, то в горном – 15.6%. Первое место в населении полевок Печоро-Илычского заповедника, как и в восточных районах Русской равнины (Бобрецов, Куприянова, 2002), занимает красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), второе – рыжая полевка (*Cl. glareolus*). Красно-серая полевка (*Cl. rufocanus*) в западной части своего ареала является типично петрофильным видом (Большаков, 1969; Бердюгин, 1984), поэтому ее распространение здесь связано с каменистыми россыпями гор. По результатам отлова в ловушки доля этого вида в равнинном и предгорном районах заповедника не превышала 0.2%, тогда как в горном районе его удельный вес достигал 16.7% (рис. 2). На горе Яныпупунер красно-серая полевка в большом количестве концентрировалась в каменистых россыпях, покрывающих склоны гольцов (54.2%). В травянистых лесах в верхней части горно-лесного пояса была довольно редкой (4.6%). Численность вида вновь возрастала в зеленомош-

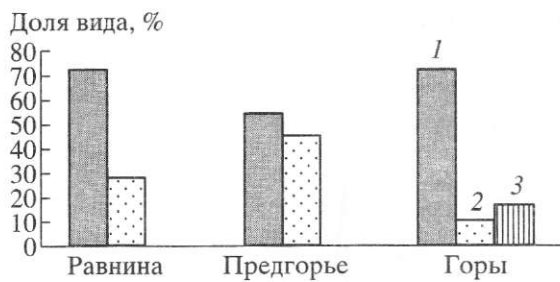


Рис. 2. Соотношение численности лесных полевок в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника (по данным отлова в ловушки):

1 – красная полевка; 2 – рыжая полевка; 3 – красно-серая полевка

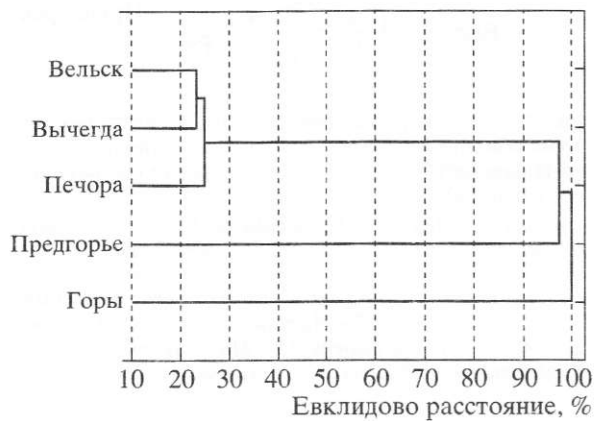


Рис. 3. Уровень различий сообществ мелких млекопитающих разных районов Русской равнины и Северного Урала. По равнинным районам использованы следующие опубликованные материалы: Вельск – Куприянова, Наумов (1983), Вычегда – Куприянова, Недосекина (1986).

ных лесах в средней части лесного пояса (16.7%), в которой нередки выходы скальных пород.

Для рыжей полевки характерно “слоистое” распределение вдоль высотного градиента, отмеченное К.И. Бердюгиным (1999) для восточного макросклона Северного Урала. Однако на западных склонах характер этого размещения несколько иной. В горно-лесном поясе доля рыжей полевки по отловам в ловушки составляет 28.0%, в подгольцовом поясе она более многочисленна – 43.4%. Такое распределение и относительно высокая плотность этого вида в горах, как и ряда других видов, объясняется тем, что в результате температурной инверсии растительные сообщества, имеющие черты неморальных сообществ, наиболее оптимальные для ряда видов животных (западных палеарктов), оказались расположенными выше лесных экосистем бореального типа (Бердюгин, 1999).

Характерная особенность горно-лесных местообитаний – высокая численность в них серых полевок (см. табл.1). Их обилие здесь более чем в 1.5 раза выше, чем на равнинном участке заповедника, и более чем втрое превышает аналогичные показатели для других северных регионов Русской равнины (Куприянова, Наумов, 1984). Судя по материалам В.В. Турьевой (1977), данная закономерность присуща западным склонам всей северной половины Урала.

Из серых полевок в горном районе доминирует темная полевка (*Microtus agrestis*). По уровню численности (8.8%) она уступает только обыкновенной и равнозубой бурозубкам, деля при этом третье-четвертое место с красной полевкой. В горно-лесном поясе относительная численность темной полевки достигает 12.2 экз., в лесных сообществах подгольцового пояса – 14.8 экз. на 10 канавко-суток. В последних местообитаниях отмечено в 1999 г. и максимальное обилие полевок – 32.2 экз. на 10 канавко-суток (37.0% в общих сборах). Численность полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) в горах также выше, чем на равнине. Однако спектр занимаемых ею биотопов по сравнению с темной полевкой значительно уже. Она приурочена главным образом к увлажненным лесным ассоциациям подгольцового пояса. Здесь ее средняя численность составляет 13.6 экз. на 10 канавко-суток и 9.9% в суммарных уловах. В местообитаниях горно-лесного пояса эти показатели соответственно равняются 8.7 экз. на 10 канавко-суток и 6.3% (см. табл. 1).

Относительно велика в горах плотность водяной полевки. На Яныпунер она обитает практически во всех высотных поясах. Если в нижней части горно-лесного пояса водяная полевка живет в поймах ручьев, то в верхней его части и в подгольцовом поясе связь вида с водоемами ослабевает, и она встречается часто в удалении от них. Относительная численность водяной полевки в горно-лесном поясе составляет 10.5 экз. на 10 канавко-суток (7.6% в уловах) (см. табл. 1). Численность данного вида в горах в отличие от равнинных популяций подвержена заметным колебаниям. В течение периода наблюдений она изменялась от 0.7 до 25.1 экз. на 10 канавко-суток. Максимальная плотность полевок отмечена в 2002 г., когда в подгольцовых березняках на 10 канавко-суток ловилось 36.3 экз., а ее доля в общих сборах составила 63.3%.

Особенности организации горно-лесных сообществ мелких млекопитающих. На севере таежной части Русской равнины в сообществах *Microtammalia* в целом преобладают насекомоядные животные (табл. 2). Их суммарная доля в равнинных районах обычно превышает 64%, однако уже в предгорьях Урала она уменьшается до 56.8%. На западных склонах гор соотношение насекомо-

ядных и грызунов выравнивается – первые в уловах занимают 50.4%.

Основу равнинных сообществ мелких млекопитающих составляют один-два доминирующих вида (Ивантер, 1975; Куприянова, Наумов, 1984), которые и определяют общий уровень численности. Чаще всего это обыкновенная и средняя бурозубка. Их суммарная доля в уловах обычно превышает 50%. В лесных горных сообществах средняя бурозубка выбывает из числа господствующих видов, соответственно доля данной группы понижается до 22.5%. В восточной части Русской равнины группу обычных видов составляют четыре вида: красная и рыжая полевки, темная полевка и малая бурозубка. Их удельный вес в разных районах колеблется от 34 до 37%. В предгорных сообществах в этой группе остаются только красная и рыжая полевки, но к ним присоединяется лесной лемминг. Доля обычных видов составляет почти 33%. В лесных сообществах западного макросклона Северного Урала состав этой группы расширяется вдвое (до 8 видов). В их число входят такие редкие на равнине виды, как равнозубая бурозубка, водяная полевка, лесная мышовка и полевка-экономка. Удельный вес обычных видов достигает здесь значительной величины (63.8%). Группа редких видов в равнинном и предгорном районах насчитывает по 8 видов, в горном – 6.

Проведенное при помощи кластерного анализа сравнение сообществ *Micro mammalia* разных регионов позволило выявить ряд различий между ними (рис. 3). На дендрограмме, построенной на основе показателей обилия, равнинные сообщества образовали довольно компактную группу. Эти территориальные группировки мелких млекопитающих характеризуются низкой суммарной численностью и высоким удельным весом доминирующих видов. При этом население зверьков равнинного района заповедника незначительно отличается от других районов Русской равнины, расположенных западнее Печоры. На значительном расстоянии к ним примыкают предгорные сообщества. Явно отличаясь по уровню численности, они сходны с равнинными группировками по структуре доминирования. Самостоятельную группу образуют лесные сообщества западного склона Северного Урала. Они отличаются высокой суммарной численностью, низкими показателями удельного веса группы господствующих видов и значительной долей обычных видов.

Показатели видового разнообразия сообществ увеличиваются в направлении от равнинных к горным районам (табл. 3). Максимальной величины они достигают на западных склонах Северного Урала. При этом число видов остается практически везде одинаковым и варьирует от 16 до 17. Полученные результаты согласуются с выводами

Таблица 2. Доминантная структура равнинных и горных сообществ мелких млекопитающих

Параметр	Русская равнина		Уральская горная страна	
	Средняя Вычегда*	Печора	Предгорье	Западные склоны
Доля насекомоядных, %	65.9	64.6	56.8	50.4
Доля грызунов, %	34.1	35.5	43.2	49.6
Виды-доминанты **	1,3	1,3	1,3	1
Их доля в сообществе, %	50.8	52.8	49.0	22.5
Обычные виды **	11,4, 6,7	7,11, 4,6	7,8, 6	2,7, 11,9, 3,5, 10,6
Их доля в сообществе, %	33.9	36.9	32.9	63.8

* Материалы И.Ф. Куприяновой и И.Б. Недосекиной (1986).

** Виды: 1 – *Sorex araneus*; 2 – *S. isodon*; 3 – *S. caecutiens*; 4 – *S. minutus*; 5 – *Sicista betulina*; 6 – *Clethrionomys glareolus*; 7 – *Cl. rutilus*; 8 – *Myopus schisticolor*; 9 – *Arvicola terrestris*; 10 – *Microtus oeconomus*; 11 – *M. agrestis*.

Таблица 3. Структурные показатели сообществ мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Илычского заповедника

Показатель	Равнина	Предгорье	Горы
Число видов	17	17	16
Индекс обилия, экз. на 10 канавко-суток	40.9	112.6	138.4
Показатель разнообразия (μ)	9.79 ± 1.21	10.33 ± 0.09	13.10 ± 0.12
Показатель выравниваемости (h)	0.39 ± 0.08	0.38 ± 0.04	0.18 ± 0.03

уральских зоологов (Большаков и др., 1996), сделанными ими ранее на землеройках в отношении этих типов сообществ.

Увеличение показателей разнообразия тесно связано как с общей численностью мелких млекопитающих ($r = +0.94$), так и с равномерностью (выравненностью) распределения видов в сообществах ($r = -0.98$). Суммарная численность животных в горных лесах увеличивается по сравнению с равнинным участком заповедника в 3.5 раза, а показатели выравниваемости при этом различаются в 2 раза. В горных сообществах они понижаются, что свидетельствует о более равномерном распределении видов в них. Вместе с тем по этому индексу равнинные и предгорные груп-

пировки мелких млекопитающих очень близки. Соответственно и показатели видового разнообразия населения *Micromammalia* в этих районах практически тождественны. Следовательно, специфику сообществ определяют не только доминанты, повсеместно представленные одними и теми же видами, но и широко представленные в сообществах обычные виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Население мелких млекопитающих лесных экосистем западного склона Северного Урала по своим структурным параметрам существенно отличается от сообществ прилегающих равнин. Оно характеризуется высокой численностью и своеобразным соотношением видов. Отличительные особенности лесных горных сообществ *Micromammalia* связаны с широко представленной здесь группой обычных видов, соответственно и долевой вклад этих видов в сообщества значителен. Наряду с красной и рыжей полевками – видами, обычными и на равнине, в горных лесах увеличена численность равнозубой бурозубки, темной полевки, водяной полевки и лесной мышовки.

Такая структура животного населения обусловлена экологическими особенностями горно-лесных биогеоценозов. Значительную часть территории здесь занимают высокотравные (папоротниковые, аконитовые и др.) разреженные пихтово-еловые леса. В этих лесах травянистые участки чередуются с пятнами таежной растительности, состоящими из собственно лесных трав, кустарничков и мхов. Они довольно равномерно пространственно распределены, что, безусловно, увеличивает общее разнообразие микроместообитаний животных. Хорошие защитные условия обусловлены не только множеством упавших и полусгнивших деревьев, но и близким залеганием скальных пород, в результате чего образуется большое число естественных ниш. Их особенно много в зеленомошных лесах. Лесные участки в горно-лесном поясе перемежаются с пятнами гидрофильной растительности, формирующейся в местах выхода ключей, которыми изобилуют западные склоны гор.

Таким образом, в горных лесах вследствие высокого общего разнообразия микростаций и относительно равномерного их распределения происходит увеличение структурной сложности среды. Это приводит к расширению диапазона имеющихся кормовых и защитных ресурсов, что позволяет различным по своим экологическим особенностям видам сосуществовать вместе в горных экосистемах, увеличивая свою численность. Так, численность типичного таежного вида – красной полевки – в горных папоротниковых пихтоельниках оказалась выше, чем в зеленомошных ельниках равнины и предгорий. В данном случае

проявляется хорошо известная закономерность – “разнообразие порождает разнообразие” (Уиттекер, 1980). В результате роста численности большего числа видов происходит выравнивание их количественных соотношений в сообществах. Благодаря увеличению выравненности, видовое разнообразие населения горно-лесных сообществ мелких млекопитающих достигает на западном макросклоне Северного Урала максимального уровня.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-96100p2004урал).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердюгин К.И.* Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 87–102.
- Бердюгин К.И.* Сообщества грызунов в горах Северного Урала // Экология. 1999. № 2. С. 138–144.
- Бигон М., Харпер Д., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Бобрецов А.В.* Равнозубая бурозубка в фауне Северного Урала // Проблемы заповедного дела: Мат-лы науч. конф. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. С. 139–141.
- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф.* Динамика популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) на Европейском Севере // Экология. 2002. № 3. С. 220–227.
- Большаков В.Н.* К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 28–36.
- Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П.* Фауна и популяционная экология землероек Урала (*Mammalia*, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. 268 с.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорий Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
- Дюран Б., Одед П.* Кластерный анализ. М.: Статистика, 1977. 128 с.
- Животовский Л.А.* Показатель внутривидовой популяционной разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Колоскова Н.И.* Численность мелких млекопитающих Северо-Востока европейской части СССР // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М., 1983. С. 154–158.
- Куликова И.Л., Большаков В.Н.* Мелкие млекопитающие техногенных территорий Урала // Фауна Урала и прилегающих территорий. Свердловск, 1984. С. 3–19.

- Куприянова И.Ф.* Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках и в лесах средней тайги европейской части СССР // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 49–64.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П.* Сравнение путей эволюции некоторых особенностей экологии землероек (*Sorex*) и лесных полевок (*Clethrionomys*) // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 375–380.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П.* Особенности структуры населения мелких млекопитающих европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 11. С. 1682–1693.
- Куприянова И.Ф., Недосекина И.Б.* Численность мелких млекопитающих и способы ее оценки в средней тайге Европейского Севера СССР // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. М., 1986. Ч. 2. С. 327–328.
- Кучерук В.В.* Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Оленев А.М.* Урал и Новая Земля. Очерк природы. М.: Мысль, 1965. 215 с.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Садыхов О.Ф., Тюрина Н.А., Хантемиров Р.М.* Мелкие млекопитающие гор Южного Урала // Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск, 1986. С. 17–36.
- Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г., Чернов Ю.И.* Фундаментальные положения экологии в связи с задачами биосферных заповедников // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пушино, 1982. С. 5–35.
- Турьева В.В.* Эколога-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. С. 30–43.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 461 с.
- Шарова Л.П.* Фауна землероек Урала и прилегающих территорий // Млекопитающие Уральских гор. Екатеринбург, 1992. С. 3–51.
- Шварц Е.А.* Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1989. Вып. 17. С. 115–143.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, 1979. 296 с.
- MacArthur R.H., MacArthur Z.W.* On bird species diversity // Ecology. 1961. V. 42. № 3. P. 594–598.
- Pankakoski E.* The cone trap – a useful tool for index trapping of small mammals // Ann. zool. fenn. 1979. V. 16. № 2. P. 144–150.
- Rosenzweig M.L., Smigel B., Kraft A.* Patterns of food, space and diversity // Monogr. Biol. 1975. V. 28. P. 241–268.