

УДК 599.3/8:591.5

БУФЕРНАЯ ЕМКОСТЬ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ РЕЗИСТЕНТНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

С.Н. Гашев, Н.А. Сазонова

Предложен индекс буферной емкости (C_b), указывающий на способность сообщества выдержать обилие животных на относительно постоянном уровне в течение промежутка времени, когда действует элиминирующий фактор. Индекс может быть вычислен путем отлова мелких млекопитающих с использованием методов безвозвратного изъятия. Показатель рассчитывается как обратная величина доли пойманных в первый тур отловов зверьков (n_1) от общего числа пойманных зверьков в течение всего времени отловов (N): $C_b = 1/(n_1/N)$.

Ключевые слова: устойчивость, буферная емкость, сообщества мелких млекопитающих.

Ранее мы определили устойчивость сообществ как их внутреннее свойство, обеспечивающее стабильность систем при меняющихся условиях среды (Гашев, 1998, 2000, 2001, 2003 и др.). Общая устойчивость складывается из резистентной и упругой составляющих, каждая из которых рассчитывается в конечном счете на основе показателей биоразнообразия сообщества. А все показатели биоразнообразия в свою очередь базируются фактически на двух эмпирических рядах данных: число видов и число особей, представляющих каждый вид. Обилие видов представляет отдельный интерес.

При полевых методах изучения мелких млекопитающих часто оказывается важным оценить способность их сообществ сохранять численность зверьков на относительно постоянном уровне. Для этого мы предлагаем использовать коэффициент буферной емкости сообщества (C_b) (Гашев и др., 2006; Гашев, Сазонова, 2008). Этот показатель характеризует способность сообщества поддерживать относительно постоянную величину обилия особей в течение некоторого времени действия элиминирующего фактора (например, смертности из-за неблагоприятных антропогенных факторов, хищничества и т.д.). Он может быть получен и в ходе отловов мелких млекопитающих методами безвозвратного изъятия.

Фактически этот показатель будет обратно пропорционален ускорению падения обилия животных. На практике его можно вычислить через скорость падения числа пойманных зверьков в каждый i -й суточный тур отловов в течение t суток отловов. Для простоты мы предлагаем представлять этот показатель как обратную величину доли пойманных в первый тур отловов зверьков (n_1) от общего числа пойманных зверьков в течение всего времени отловов (N): $C_b =$

$1/(n_1/N)$. Этот показатель принимает значения от единицы (при минимальной буферной емкости) до плюс бесконечности, но требует одинакового числа суток отлова для сравнения результатов. Ниже (табл. 1) представлены теоретические значения этого показателя при разной длительности отловов (j) с безвозвратным изъятием. Видно, что при увеличении длительности отловов при прочих равных условиях, величина коэффициента буферности сообществ увеличивается (и не достигает какой-либо фиксированной величины), если все зверьки не были выловлены в первый день. В то же время двухдневные туры отловов, демонстрирующие наименьшую его величину, достаточно распространены на практике. На основании вышесказанного именно показатель C_{b2} представляется нам наиболее удобным при дальнейшем анализе. Для этого показателя мы предлагаем три градации величины буферности: низкая, средняя и высокая.

Рассмотрим применение предложенного нами показателя для конкретных полевых исследований в разных экологических условиях (разные биотопы, разные фазы динамики численности, наличие или отсутствие антропогенных факторов и др.) на территории Тюменской обл.

В табл. 2 представлены значения коэффициента буферной емкости для биотопов с минимальной антропогенной нарушенностью (Гашев, 1992 и др.).

На этом материале удобно рассмотреть биотопические особенности данного коэффициента и влияние на него конкретной фазы динамики численности зверьков. Коэффициент корреляции буферной емкости сообществ мелких млекопитающих с богатством биогеоценоза (в баллах), например, по данным 1988 г., составил +0,74 (при $P < 0,05$) в ряду СЗ – СЗБ – С(К)З – КЗ – КЗБ – КОСЗБ, т.е. при повышении богатства

Т а б л и ц а 1

Теоретические значения буферной емкости (C_b) при разной длительности отловов с безвозвратным изъятием

Длительность отловов, туров (сутки)	Все зверьки выловлены в первый тур	На второй день выловлено вдвое меньше зверьков, чем в первый	В каждом туре выловлено равное количество зверьков	Во втором туре зверьков поймано вдвое больше, чем в первом
Два тура – C_{b_2}	1,00	1,49	2,00	3,03
Три тура – C_{b_3}	1,00	–	3,03	–
Четыре тура – C_{b_4}	1,00	–	4,00	–
Пять туров – C_{b_5}	1,00	–	5,00	–
Десять туров – $C_{b_{10}}$	1,00	–	10,00	–

П р и м е ч а н и е. Градации величины буферности: $C_{b_2} = 1,00-1,49$ (низкая); $C_{b_2} = 1,50-1,99$ (средняя); $C_{b_2} = 2,00$ и выше (высокая).

Т а б л и ц а 2

Коэффициент буферной емкости сообществ мелких млекопитающих (C_{b_j}) разных биотопов с минимальной антропогенной нарушенностью

Место (год)	Биотоп	Число зверьков по турам отлова	C_{b_2}	C_{b_3}	C_{b_4}	C_{b_5}
Мазурово (1980)	ЛипнякТ	1-2-1-5-1	3,03	4,0	9,09	10,0
Мазурово (1986)	ЛипнякТ	2-14	8,33	–	–	–
Мазурово (1986)	ЛипнякРТ	10-8	1,79	–	–	–
Нижнеюганск (1987)	БОсРТ (поросль)	4-6-7-3	2,50	4,17	5,0	–
Р. Пасол (1987)	С(К)ЗБ	20-22	2,08	–	–	–
Р. Вах (1987)	КЗБ	11-7	1,64	–	–	–
Р. Вах (1987)	КЗ	9-5	1,56	–	–	–
Р. Ватинский Еган (1988)	СЗ	8-3-1-2-2	1,37	1,49	1,61	1,89
Нижневартовск (1988)	С(К)З	22-17-12	1,79	2,33	–	–
Аган (1988)	КЗБ	13-10-3	1,75	2,0	–	–
Аган (1988)	КЗ	11-5-1	1,45	1,54	–	–
Р. Ватинский Еган (1988)	КЗБ	8-6-1-3	1,75	1,89	2,27	–
Р. Ватинский Еган (1988)	СЗБ	12-7-3	1,59	1,82	–	–
Аган (1988)	КОсЗБ	3-3-4	2,00	3,33	–	–
Аган (1988)	КОсЗБ-2	6-6	2,00	–	–	–
Нижневартовск (1989)	С(К)З	6-4-2	1,67	2,00	–	–
Аган (1989)	Факел	6-3-3	1,49	2,0	–	–
Аган (1989)	КОсЗБ	7-4-2	1,56	1,85	–	–
Нижневартовск (1990)	С(К)З	5-10-4	3,03	3,84	–	–
Нижневартовск (1990)	БОс (поросль)	20-18-10-14	1,89	2,38	3,13	–
Мыхпай (1990)	КЗБ	2-6-13-8-6	4,0	10,0	14,29	16,67
Аган (1990)	КОсЗБ-3	12-27-18-18	3,23	4,76	6,25	–
Аган (1990)	КЗБ	22-13-8	1,59	1,96	–	–
Аган (1990)	КЗ-2	18-6-8	1,33	1,79	–	–
Аган (1991)	КЗБ	13-9	1,81	–	–	–
Аган (1991)	КОсЗБ-4	16-11	1,69	–	–	–
Надцы (1994)	Остепненный луг	14-11	1,79	–	–	–
Тюмень (1996)	Суходольный луг	1-7-3	8,0	11,11	–	–
Тюмень (1996)	ТопМал	5-3-5	1,59	2,63	–	–
Тюмень (1996)	СМал	3-5-5	2,63	4,35	–	–

О б о з н а ч е н и я: Б – береза, Ос – осина, С – сосна, К – кедр, З – зеленомошный, ЗБ – зеленомошно-багульниковый, Мал – малиновый, Топ – тополь, РТ – разнотравный, Т – травяной.

П р и м е ч а н и е. Величина и фаза динамики численности ММ в разные годы исследований: 1980 – низкая (депрессия), 1986 – высокая (подъем), 1987 – высокая (пик), 1988 – высокая (спад), 1989 – низкая (депрессия), 1990 – высокая (подъем), 1991 – высокая (пик), 1994 – высокая (подъем), 1996 – низкая (депрессия), 1997 – низкая (подъем).

биогеоценоза растет и буферность сообщества мелких млекопитающих – вполне ожидаемый результат.

Анализ величины показателя буферности сообществ мелких млекопитающих на разных фазах их динамики численности (рис. 1) свидетельствует о ее больших величинах в годы высокой численности (особенно на пике или подъеме) по сравнению с годами снижения численности или депрессии. Это просматривается в различных биотопах.

В табл. 3 представлены значения коэффициента буферной емкости сообществ мелких млекопитающих для биотопов с разной степенью антропогенной нарушенности: от целины к полям (Гашев, Сазонова, 2002).

В некоторых нарушенных сообществах (залежи разного срока давности, поля) может наблюдаться отклонение от отмеченной нами выше закономерности по фазам динамики численности (рис. 2).

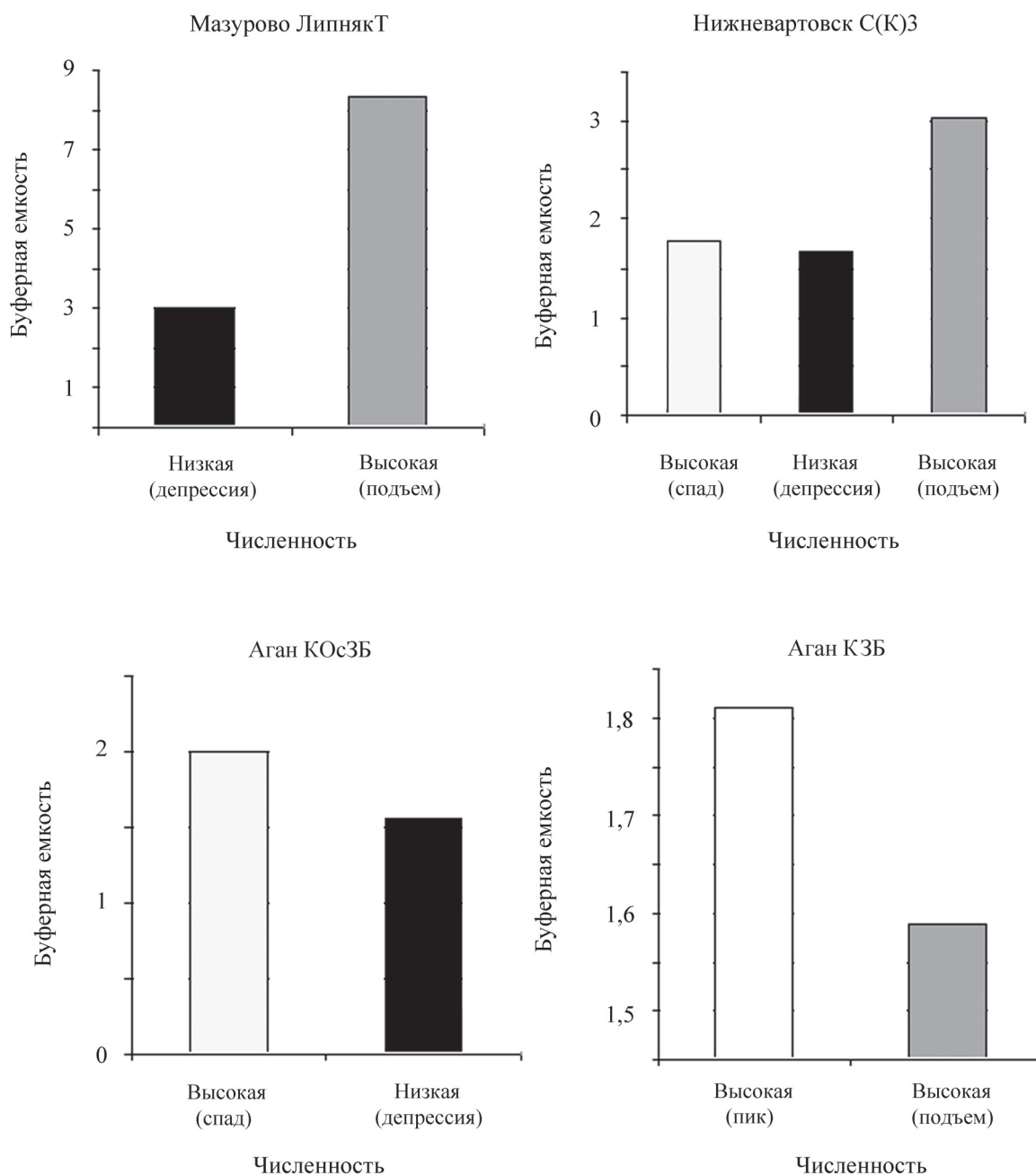


Рис. 1. Соотношение величин буферной емкости на разных фазах динамики численности мелких млекопитающих в ненарушенных условиях среды

Т а б л и ц а 3

Расчет буферной емкости сообществ ММ (Cb_j) разных биотопов (с разной степенью антропогенной нарушенности)

Место (год)	Биотоп	Число зверьков по турам отлова	Cb ₂	Cb ₃	Cb ₄	Cb ₅
Ишим (1998)	М31	5-2	1,41	–	–	–
Ишим (1999)	М31	5-8-12-3-5	2,63	5,00	5,56	6,67
Ишим (2002)	М31	12-5-11	1,41	2,33	–	–
Ишимский бор (1998)	М32	2-3	2,50	–	–	–
Ишимский бор (1999)	М32	2-2-1	2,00	2,5	–	–
Сладково (2001)	М35	3-6	3,03	–	–	–
Сладково (2002)	М35	1-1-2	2,00	4,00	–	–
Сладково (2003)	М35	3-5-8	2,63	5,26	–	–
Ишимский бор (1999)	М38	3-1	1,33	–	–	–
Тюмень, Решетниково (2002)	М39	1-3	4,00	–	–	–
Сладково (2003)	М310	7-8-5	2,13	2,86	–	–
Ишим (2003)	М311	5-2	1,41	–	–	–
Ишим (1998)	С31	5-5-8	2,00	3,57	–	–
Ишим (1999, июнь)	С31	5-9-14-6	2,78	5,56	6,67	–
Ишим (1999, июль)	С31	12-7-11	1,59	2,50	–	–
Ишим (1999, август)	С31	10-13-15	2,33	3,85	–	–
Ишим (2001)	С31	18-24-27	2,33	3,85	–	–
Ишим (2002)	С31	20-13-6	1,64	1,96	–	–
Ишим (2003)	С31	27-26	1,96	–	–	–
Ишим (2002)	С31-1	17-10	1,59	–	–	–
Тюмень (2001)	С35	3-2	1,67	–	–	–
Мяги (2001)	С36	4-1	1,25	–	–	–
Сладково (2001)	С37	2-2	2,00	–	–	–
Сладково (2002)	С37	1-8	9,09	–	–	–
Сладково (2003)	С37	1-8-10	9,09	–	–	–
Сладково (2002)	С38	2-11	20,00	–	–	–
Тюмень, Решетниково (2002)	С39	5-4-5	1,79	2,78	–	–
Мяги (2003)	С310	6-9-12	2,50	2,86	–	–
Ишим (1998)	Ц1	1-4	5,00	–	–	–
Ишим (1999)	Ц1	3-4-5-8-5	2,33	4,00	6,67	8,33
Ишим (2001)	Ц1	5-13-14	3,57	6,25	–	–
Ишим (2002)	Ц1	2-9-8	5,56	9,09	–	–
Ишим (2002)	Ц1-1	9-5-11	1,56	2,78	–	–
Ишимский бор (1998)	Ц3	1-3-5	4,00	9,09	–	–
Ишимский бор (1999)	Ц3	7-12-10-22-13	2,70	4,17	7,14	9,09

Окончание табл. 3

Ишимский бор (1999)	Ц4	1-3	4,00	–	–	–
Ишим, р.Дятел (1999)	Ц5	6-4-6-1	1,67	2,63	2,86	–
Ишимский бор (1999)	Ц5-2	6-11-9-18-13	2,86	4,35	7,14	9,09
Ишимский бор (1999)	Ц6	5-5-7-1-2	2,00	3,45	3,57	4,00
Мяги (2001)	Ц9	1-1	2,00	–	–	–
Сладково (2002)	Ц10	14-14	2,00	–	–	–
Сладково (2003)	Ц10	11-11	2,00	–	–	–
Ишим (1999)	П1	6-6-4-6	2,00	2,63	3,70	–
Ишим (2001)	П1	2-1-1	1,49	2,00	–	–
Ишим (2002)	П1	2-4-7	3,03	6,67	–	–
Журавли (1999)	П7	1-2-1	3,03	4,00	–	–
Сладково (2001)	П8	4-2	1,49	–	–	–
Сладково (2002)	П10	3-1	1,33	–	–	–
Сладково (2003)	П10	2-4	3,03	–	–	–
Тюмень (2002)	П11	4-4-6	2,00	3,45	–	–
Ишим (2003)	П12	10-7	1,69	–	–	–

Обозначения: МЗ – молодая залежь; СЗ – старая залежь; Ц – целина; П – поле; цифры – порядковые номера пробных площадей.

Примечание. Величина и фаза динамики численности ММ в разные годы исследований: 1998 – высокая (пик), 1999 – высокая (спад), 2000 – низкая (депрессия), 2001 – низкая (депрессия, на подъем!), 2002 – низкая (подъем), 2003 – высокая (подъем), 2004 – высокая (пик).

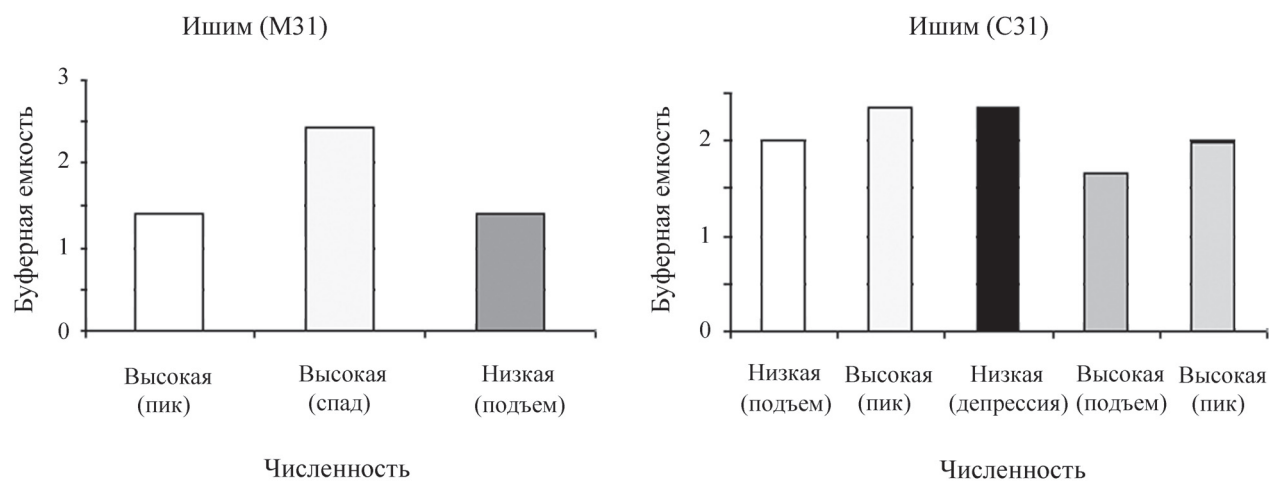


Рис. 2. Соотношение величин буферной емкости на разных фазах динамики численности мелких млекопитающих в нарушенных сообществах

Проведем статистический анализ по средним значениям величины коэффициента буферной емкости сообществ мелких млекопитающих разной степени нарушенности, сравнив их по t -критерию Стьюдена

та (значение по Сладково (2002) – СЗ8, где $Sb_2 = 20$, убрано как артефакт). Результаты расчетов приведены в табл. 4 (порядок групп такой же, как в табл. 3: 1 – МЗ, 2 – СЗ, 3 – Ц, 4 – П).

Т а б л и ц а 4

Основные статистические показатели Sb_2 сообществ мелких млекопитающих с разной степенью антропогенной нарушенности

Номер группы	N	X_{cp}	Ошибка S_x	Дисперсия	Сигма	C_v	C_s	Доверительный интервал
1	12	2,207	0,232	0,646	0,804	36,41	10,51	0,455
2	15	2,907	0,656	6,460	2,542	87,43	22,57	1,286
3	14	2,946	0,342	1,634	1,278	43,38	11,59	0,670
4	9	2,121	0,239	0,514	0,717	33,82	11,27	0,469
Сравнение								
Группы	Среднее		Сигма	Коэффициент вариации	Дисперсия	Уровень достоверности		
	критерий t			критерий F				
1 и 2	0,916		3,532	2,897	10,006	–		
1 и 3	1,730		1,626	0,630	2,530	при $P < 0,10$		
1 и 4	0,253		0,366	0,238	1,255	–		
2 и 3	0,052		2,415	2,455	3,954	–		
2 и 4	0,899		3,694	3,005	12,557	–		
3 и 4	1,758		1,902	0,837	3,176	при $P < 0,10$		

Анализ данных показывает (табл. 4), что статистически значимые различия по Sb_2 отмечаются только между молодой залежью и целиной (на целине показатель выше), а также между полем и целиной (на поле он минимален). Старая залежь по величине средней Sb_2 занимает промежуточное положение и ближе всего к целине.

Подобный анализ, проведенный не по всей сборной группе мелких млекопитающих, а отдельно по насекомоядному (обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L., 1758) и грызунам (а там в свою очередь по разным систематическим группам на примере полевой мыши *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) и узкочерепной полевки *Microtus gregalis* (Pallas, 1779)), показал те же закономерности.

Мы не приводим здесь специальной оценки половозрастного состава выборок из популяций, изъятых в разные туры отловов, однако следует указать на то, что хорошо известно из литературы, – более 90% сеголеток вылавливается на площадке не в первые, а в последующие сутки. Таким образом, в первые сутки отлова в ловушки попадает лишь небольшая часть из присутствующих в популяции молодых полевок, недавно приступивших к самостоятельной жизни, вне зависимости от типа ловушек и способа их рас-

становки. Это может быть связано как с небольшой массой и меньшей подвижностью таких зверьков, так и с их повышенной осторожностью по отношению к новым предметам, лишенным знакомого запаха. В первые сутки, как в давилки, так и в живоловки, чаще попадают «доминирующие» особи: крупные зрелые зверьки имеют преимущество перед молодыми, недавно вышедшими из гнезда, а территориальные самки с выводками – перед всеми остальными (Бернштейн и др., 1995 и др.). В.С. Смирнов (1998), полемизируя со сторонниками оценки доли мигрантов через «остаток» после длительного безвозвратного изъятия зверьков с исследуемой территории (Щипанов, 1990, 1991; Щипанов и др., 1992 и др., с которыми мы в целом солидаризируемся), также отмечает, что в популяциях мелких млекопитающих разные демографические группировки имеют разную вероятность попадания и убывают с разной интенсивностью. Так, взрослые самки рыжих полевок убывают вдвое интенсивнее, чем молодняк; взрослые самцы занимают промежуточное положение.

Таким образом, дальнейшее изучение структуры популяций и сообществ животных, в том числе и с помощью предлагаемого нами коэффициента буферной емкости сообщества (Sb), представляется

чрезвычайно интересным и перспективным, как с методической (адекватная оценка населения мелких млекопитающих), так и с академической (изучение адаптивных механизмов устойчивости и стабильности сообществ) точек зрения. Предлагается использовать его в системе экологического мониторинга, в том числе и при сравнении импактных сообществ с фоновыми.

Работа выполнена в рамках базовой части государственного задания Министерства образования и науки РФ № 01201460003»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Анекина Н.С.* Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 119–127.
- Гашев С.Н.* Влияние нефтяных разливов на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья // Экология. 1992. № 2. С. 44–48.
- Гашев С.Н.* Устойчивость экологических систем // Региональные проблемы прикладной экологии. Белгород, 1998. С. 132–134.
- Гашев С.Н.* Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень, 2000. 220 с.
- Гашев С.Н.* Упругая устойчивость экологических систем // Сибирский экологический журнал. 2001. № 5. С. 645.
- Гашев С.Н.* Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Дис. ... докт. биол. наук. Тюмень, 2003. 396 с.
- Гашев С.Н., Жигилева О.Н., Сазонова Н.А. и др.* Зооиндикаторы в системе регионального экологического мониторинга Тюменской области: методика использования. Тюмень, 2006. 132 с.
- Гашев С.Н., Сазонова Н.А.* Интегральные показатели состояния и устойчивости сообществ млекопитающих для оценки степени антропогенного воздействия // Вестн. Тюм. гос. ун-та. 2002. № 4. С. 71–77.
- Гашев С.Н., Сазонова Н.А.* Буферная емкость сообществ мелких млекопитающих // Экология животных и фаунистика. Сб. науч. тр. Вып. 8. Тюмень, 2008. С. 11–19.
- Смирнов В.С.* Ошибка в определении числа мигрантов при отлове мелких млекопитающих линиями давилок // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 4. С. 438–447.
- Щипанов Н.А.* Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 5. С. 113–124.
- Щипанов Н.А.* Оценка состояния и динамика экосистем с использованием данных о структуре популяций мелких млекопитающих // Биоиндикаторы и биомониторинг. Мат-лы. Междунар. симпоз. Загорск, 1991. С. 307–308.
- Щипанов Н.А., Олейниченко В.Ю., Касаткин М.В.* Функции внутривидовых пространственных структур и синантропизм мелких млекопитающих // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 88–110.

Поступила в редакцию 13.10.13

BUFFER CAPACITY OF COMMUNITIES OF ANIMALS, AS INDICATOR OF THEIR RESISTANT STABILITY

S.N. Gashev, N.F. Sazonova

The authors suggest an index of buffer capacity (Cb), which indicates a community's ability to sustain the abundance of animals on a relatively constant level within a period of time when an eliminating factor is at works. The index can be calculated when capturing small mammals using the methods of permanent removal. It constitutes the reciprocal value of the percentage of the animals captured during the first round of trappings (n_1) in the overall number of animals captured during the whole period of trappings (N): $C_b = 1/(n_1/N)$.

Key words: stability, buffer capacity, communities of small mammals.

Сведения об авторах: *Гашев Сергей Николаевич* – зав. кафедрой зоологии и эволюционной экологии животных Тюменского государственного университета, докт. биол. наук, профессор (gsn-61@mail.ru); *Сазонова Наталья Александровна* – доцент Югорского государственного университета, канд. биол. наук (N_Sazonova@ugrasu.ru).