

УДК 599.3+591.5(47)

БІОТОПНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ВИДІВ ЯК ОСНОВА ПІДТРИМАННЯ ВИСОКОГО РІВНЯ ВИДОВОГО РІЗНОМАНІТТЯ ФАУНИ

І. Загороднюк, О. Кондратенко*

*Інститут зоології ім. Івана Шмальгаузена НАН України,
вул. Хмельницького 15, Київ–30, Україна, e-mail: zoozag@yahoo.com;*

** Луганський природний заповідник НАН України,
вул. Рубіжна 95, Станично-Луганське–2, Україна*

Високий рівень таксономічного багатства локальної фауни підтримується за рахунок високого рівня біотопної диференціації видів, що складають локальне угруповання. Найбагатші за видовим складом фауни біотопи фактично забезпечують існування не більше 60–80 % видів. Високі показники сумарного видового багатства і таксономічного різноманіття локальної фауни забезпечуються існуванням біотопів, що відрізняються складом угруповань і структурою домінування в них. Дослідження проведено на прикладі угруповань дрібних ссавців Провальського степу.

Ключові слова: біотопна диференціація, видове різноманіття, дрібні ссавці.

Висока таксономічна ємність екосистем визначається як різноманіттям просторового і трофічного ресурсу, так і тонкою диференціацією видів кожної систематичної групи за їх притаманністю до тих чи інших оселищ. В зоології загальноприйнятим при описі оселищ є поняття біотопу. Біотопна диференціація родів і видів особливо яскраво виражена в угрупованнях мезофауни та макрофауни, і майже відсутня у видів, що складають мегафауну. Однією з найбільш популярних у дослідженнях екологічної диференціації серед хребетних є група мікромамалій [4]. Останні є не стільки таксономічною, скільки екологічною та обліковою групою, що в межах нашої фауни обіймає, насамперед, представників двох підрядів епітерій — мідичеподібних (Soricoidae) і мишоподібних (Muroidea).

Моніторингові та інвентаризаційні дослідження фауни передбачають проведення обліків за двома напрямками: обліків видового складу та обліків чисельності. Інформація про видовий склад може накопичуватися поступово з різних джерел, проте чисельність видів необхідно обліковувати методами, що дають можливість порівняння даних різних дослідників і різних облікових ділянок.

Універсальним методом, що дозволяє обліковувати одночасно видовий склад і чисельність дрібних ссавців, є їх лови пастками. Звичайно в якості пасток викорис-

товують механічні системи (пастки Геро і “живоловки”) та ловчі ями, з яких найвідомішою для лову дрібних ссавців є система ловчих циліндрів, з’єднаних канавками (глибиною і шириною до 20 см), що спрямовують рух тварин у циліндр, який і є пасткою. Саме ці методи обліку використано нами, і метою цього дослідження став аналіз результатів обліку мікротеріофауни природного заповідника “Провальський степ” — одного з найбагатших за числом видів ссавців заповідних куточків України загалом та її степової зони [7, 9–11].

Характеристика території та обсяг дослідження

На території заповідника “Провальський степ”, що входить до складу Луганського природного заповідника як одне з його відділень, представлено 7 основних типів біотопів, характерних загалом для регіону Донецько-Донських степів. Основними двома їх типами є степові ділянки, розташовані на підвищеннях, та байрачні ліси, що формують густу мережу вздовж постійних чи сезонних водотоків. Також існує низка нетипових для степу біотопів, як-от ниви та лісосмуги.

Степові ділянки представлені трьома основними варіантами: (а) цілинний, абсолютно заповідний степ (AZS), регулярно або періодично косимий степ (KS) та чагарниковий степ (ChS). Лісові ділянки представлені байрачними лісами, переважно різними типами дібров. Серед них можна виділити сухі байрачні ліси (BLS), розташовані по сухим байракам, та вологі (BLV), де є джерела або постійні чи тимчасові водотоки. До нетипових для степу біотопів можна віднести лісосмуги (LS) та розташовані по берегам дрібних річок вологі луки (VL).

Загальний обсяг облікової роботи склав 7955 пастко-діб та 569 канавко-діб.

При обліках використано пастки Геро, виставлені у лінії по 50–100 штук з експозицією 2–5 діб, та ловчі канавки по 2–5 циліндрів у кожній. Пастки і циліндри були виставлені в межах одного біотопу через кожні 5 м, за елементарну канавку прийнято 5-метровий сегмент з одним циліндром. Загалом протягом літніх місяців 1998–2001 років зловлено 906 особин дрібних ссавців 15 видів (табл. 1). Оцінки ефективності роботи двох типів ловчих систем подібні: 850 особин на 7955 пастко-діб та 56 особин на 569 канавко-діб, тобто 10,69 та 9,84 %, відповідно.

Існують певні відмінності у ефективності лову різних родів, що зайвий раз засвідчує важливість поєднання двох різних способів лову. Так, канавками краще облікуються землерийки (у 15 разів), мишівки (у 9 разів) та хом’ячки (у 4 рази), пастками — миші (у 3,7 рази); нориці та вовчки ловляться обома методами майже однаково (рис. 1). У зв’язку з цим подальший виклад матеріалу проводиться за всією сумою результатів лову ссавців обома методами обліку.

Розподіл видів за біотопами та структура домінування

Очевидно, що весь виловлений матеріал — а це 906 особин 15 видів шести родин — розподіляється по дослідженій території дуже нерівномірно.

Таблиця 1

Загальний обсяг здобутого матеріалу при ловах пастками Геро і ловчими циліндрами, його видовий склад та акроніми видових назв

Назва роду та виду	Акронім	Пастки Геро		Ловчі циліндри		Сума	
		екз.	%	екз.	%	екз.	%
<i>Crocidura suaveolens</i>	Cr-sua	—	—	3	5,4	3	0,3
<i>Neomys fodiens</i>	Ne-fod	6	0,7	1	1,8	7	0,8
<i>Sorex minutus</i>	So-min	1	0,1	3	5,4	4	0,4
<i>Sorex araneus</i>	So-ara	13	1,5	12	21,4	25	2,8
<i>Dryomys nitedula</i>	Dr-nit	9	1,1	2	3,6	11	1,2
<i>Sicista subtilis</i>	Si-sub	5	0,6	—	—	5	0,6
<i>Sicista strandi</i>	Si-str	—	—	3	5,4	3	0,3
<i>Micromys minutus</i>	Mi-min	1	0,1	2	3,6	3	0,3
<i>Mus musculus</i>	Mu-mus	49	5,8	1	1,8	50	5,5
<i>Sylvaemus tauricus</i>	Sy-tau	214	25,2	1	1,8	215	23,7
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	Sy-syl	10	1,2	—	—	10	1,1
<i>Sylvaemus uralensis</i>	Sy-ura	289	34,0	6	10,7	295	32,6
<i>Cricetulus migratorius</i>	Cr-mig	8	0,9	2	3,6	10	1,1
<i>Terricola subterraneus</i>	Te-sub	1	0,1	3	5,4	4	0,4
<i>Microtus levis</i>	Mi-lae	244	28,7	17	30,4	261	28,8
Разом особин	—	850	100	56	100	906	100
Разом видів	—	13	13	13	13	15	15

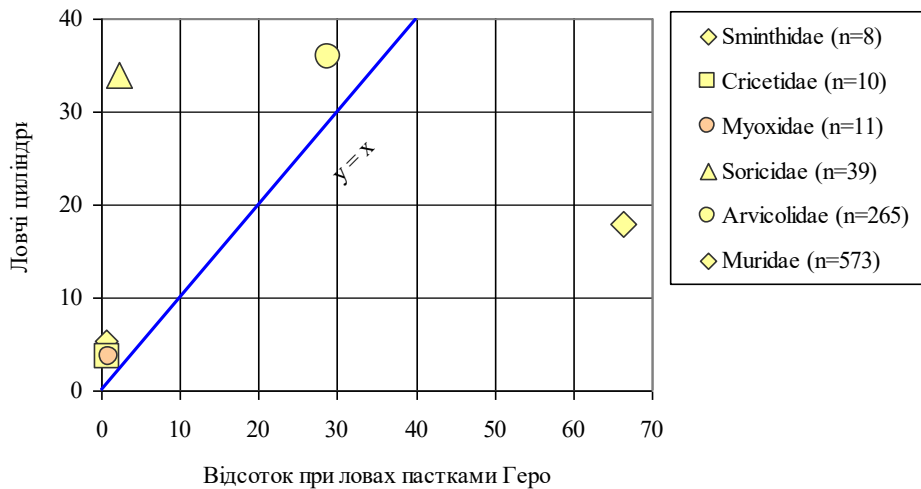


Рис. 1. Порівняння ефективності лову різних родин мікромамалій пастками Геро та ловчими циліндрами (за табл. 1). Шкала осей — відсоток групи у загальній вибірці.

Таблиця 2

Розподіл видів мікромамалій за біотопами заповідника “Провальський степ” на підставі обліків пастками Геро і канавками (ліворуч — число зразків, праворуч — їх частка)

Вид (акронім)	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL
	екз.	екз.	екз.	екз.	екз.	екз.	екз.	%	%	%	%	%	%	%
Cr-sua	3	—	—	—	—	—	—	8,1	—	—	—	—	—	—
Ne-fod	1	—	—	—	—	1	5	2,7	—	—	—	—	0,6	2,3
So-min	1	—	—	—	1	—	2	2,7	—	—	—	0,6	—	0,9
So-ara	3	—	—	—	1	8	13	8,1	—	—	—	0,6	4,5	6,0
Dr-nit	1	—	—	—	5	3	2	2,7	—	—	—	3,1	1,7	0,9
Si-sub	—	5	—	—	—	—	—	—	2,1	—	—	—	—	—
Si-str	1	—	1	—	—	—	1	2,7	—	3,2	—	—	—	0,5
Mi-min	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	0,6	0,9
Mu-mus	5	3	1	3	3	19	16	13,5	1,3	3,2	6,1	1,9	10,6	7,4
Sy-tau	1	1	—	1	80	82	50	2,7	0,4	—	2,0	49,7	45,8	23,3
Sy-syl	1	—	1	7	1	—	—	2,7	—	3,2	14,3	0,6	—	—
Sy-ura	9	30	3	38	60	53	102	24,3	12,8	9,7	77,6	37,3	29,6	47,4
Cr-mig	—	1	—	—	8	1	—	—	0,4	—	—	5,0	0,6	—
Te-sub	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	0,6	1,1	0,5
Mi-lev	11	194	25	—	1	9	21	29,7	82,9	80,6	—	0,6	5,0	9,8
Σ особин	37	234	31	49	161	179	215	100	100	100	100	100	100	100
Σ видів	11	6	5	4	10	10	11	11	6	5	4	10	10	11
Пастко-діб*	400	2950	300	260	1230	1895	920	5,0	7,7	9,7	18,8	12,5	8,8	22,2
Канавко-діб*	160	112	80	—	60	88	69	10,6	5,4	2,5	—	11,7	14,8	15,9

Примітка. В цих двох рядках у правій серії даних вказано загальний рівень чисельності звірів у перерахунку на 100 пастко-діб та 100 канавко-діб, відповідно. Масним виділено дані щодо домінантів, темним фоном — всіх видів домінантної групи (≥10 %).

Кожний з біотопів відрізняється своїм видовим багатством та видовим різноманіттям, як це видно з даних, наведених у табл. 2. У кожному з біотопів є один вид з часткою понад 30 %. Найбільш виразне домінування у біотопах відкритого типу — косимому і чагарниковому степу (частка домінанта > 80 %), при цьому в обох випадках домінантом є нориця лугова, *Microtus levis* (=rossiaemeridionalis). Подібна ситуація має місце у лісосмугах, де виразне домінування мишей виду *Sylvaemus uralensis* (78 %). В інших типах оселищ домінантний вид має частку в межах 30–50 %.

В абсолютно заповідному степу знову, як і в інших степових ділянках, домінує *Microtus levis* (30 %), а в обох типах байрачного лісу — і сухому (BLS), і вологому (BLV) — монодомінантом є інший вид мишей — *Sylvaemus tauricus* (46–50 %). На вологому лузі, як і у лісосмузі, домінує *S. uralensis* (49 %).

Очевидно, що ядро домінантів складають три види гризунів, які здібні за сприятливих умов стрімко підвищувати свою чисельність. При цьому на всіх степових ділянках домінує типовий землерий-зеленоїд — нориця *Microtus levis*, а в байрачних

лісах — мишак *Sylvaemus tauricus*, в раціоні якого переважають плоди дерев і чагарників. Між ними знаходяться напіввідкриті біотопи лісосмуг і вологих лук, де домінує інший вид мишаків — *S. uralensis*. Він живиться як насінням, так і зеленими частинами рослин, і завжди є конкурентом двох попередніх видів, займаючи місце субдомінанта в усіх інших угрупованнях (9,7–37,3 %).

В той же час жодний із типово степових видів мікромамалій (білозубки, мишівки, хом'ячки, строкатки тощо) не займає домінуючого положення в структурі жодного з локальних угруповань, хоча в усіх типах степових ділянок види степового ядра є закономірними їх мешканцями. В усіх випадках “фауністичне обличчя” локальних угруповань формують види двох родин: мишачих та норицевих. Серед домінантів або субдомінантів хоча б одного з типів угруповань жодного разу не зареєстровано представників 4-х родин мікромамалій: мідичевих (0–8,1 %), вовчкових (0–3,1 %), мишівкових (0–3,2 %), хом'якових (0–5,0 %).

Видове багатство та різноманіття

На підставі наведених в табл. 2 даних розраховано показники видового різноманіття за Шеноном-Уївером (H') та вирівненості за Пієлу (e) [1, 2–3]. Ці розрахунки (див. табл. 3) показали високі значення показника видового різноманіття для всіх закритих і вологих типів біотопів ($H'=1,73$ – $2,24$), а також для ділянки “абсолютно заповідний степ” ($H'=2,84$). Для біотопів з невисоким видовим різноманіттям, якими є два інші типи степових ділянок ($H'=0,87$ – $1,05$), притаманне монодомінування нориці *Microtus levis*. В абсолютно заповідному степу видове різноманіття виявляється помітно високим саме через низький індекс домінування *M. levis* (лише 30 %) та високий ступінь вирівненості всіх інших видів мікромамалій за частотою їх трапляння, а також загалом велике видове багатство (11 видів, тобто 73 % від всіх зареєстрованих видів дрібних ссавців).

Таблиця 3

Показники видового різноманіття основних типів угруповань дрібних ссавців у основних біотопах заповідника “Провальський степ” (за даними із табл. 2)

Біотоп	Число видів	Видове різноманіття, H'	Вирівненість за частотою, e	Індекс домінування, $1/e$	Домінант (% у вибірці)
AZS	11	2,84	0,82	1,22	<i>Microtus levis</i> (30 %)
KS	6	0,87	0,34	2,94	<i>Microtus levis</i> (83 %)
ChS	5	1,05	0,45	2,22	<i>Microtus levis</i> (81 %)
LS	4	1,04	0,52	1,92	<i>Sylvaemus uralensis</i> (78 %)
BLS	10	1,73	0,52	1,92	<i>Sylvaemus tauricus</i> (50 %)
BLV	10	2,10	0,63	1,59	<i>Sylvaemus tauricus</i> (46 %)
VL	11	2,24	0,65	1,54	<i>Sylvaemus uralensis</i> (47 %)
Разом	15	2,37	0,61	1,64	<i>Sylvaemus uralensis</i> (33 %)

Особливо треба підкреслити положення ділянки абсолютно заповідного степу (AZS) в ряду інших досліджених нами біотопів. Як видно з наведених на рис. 2 даних, ця ділянка “Провальського степу” характеризується найкращими показниками в усьому ряду порівнянь (зокрема, велике видове багатство та висока вирівненість видів за часткою їх трапляння). Поєднання цих двох параметрів і визначає найбільший показник видового різноманіття серед усіх досліджених нами біотопів. Близькими за цими показниками до AZS є всі три типи байрачних оселищ: вологого байрачного лісу (BLV), сухого байрачного лісу (BLS) та вологих луків (VL), що є характерними для більшості безлісних байраків.

Варто зазначити, що показники різноманіття для абсолютно заповідного степу суттєво відрізняються (в кращу сторону) від інших двох типів степових ділянок, а саме від чагарникового та косимого степу (ChS, KS). Це, на нашу думку, пов’язано з наявністю у складі двох останніх угруповань (фактично угруповань порушеного степу) яскраво виражених монодомінантів (понад 80 % від загальної чисельності дрібних ссавців); для цих же двох ділянок відмічено відносно низьке видове багатство мікротеріофауни (по 5–6 видів).

Все це свідчить, з одного боку, про високий вплив на структуру угруповань антропогенних змін степу, а, з іншого, — про високий ступінь збереженості фауністичних комплексів на ділянках незайманого заповідного степу та важливу роль ділянок AZS (створених практично у всіх степових заповідниках) у збереженні біорізноманіття степових екосистем дослідженого нами регіону загалом¹.

Порівняння біотопів за багатством їх фауни

Результати цього дослідження яскраво свідчать про суттєві відмінності видового складу і складу домінуючих груп дрібних ссавців між різними типами угруповань, що формуються в різних біотопах. Очевидно, що формально видове різноманіття дрібних ссавців локальної фауни (в нашому випадку — заповідника “Провальський степ”) залежить не стільки від загального розміру заповідної ділянки, скільки від її мозаїчності, зокрема, від мозаїчності біотопів, тобто місць оселення фауни. Окрім того, як видно з наведених вище даних (див. табл. 1 та рис. 1), отримана нами оцінка видового багатства окремих місцезнаходжень залежить також від якості здобутого матеріалу: і не тільки від його загального обсягу, але й від різноманіття застосованих методів обліку фауни.

Щодо першої тези: очевидно, що найбагатші за видовим складом біотопи (у нашому випадку таких — два, по 11 видів у кожному) репрезентують лише 73 % загального видового багатства, зареєстрованого одними і тими ж методами і один і той самий час (разом це становить 15 видів). Найбільш представницьким щодо степових угруповань є абсолютно заповідний степ (11 видів).

¹ Проблема фактично лише в одному: у край смішній з огляду на вимоги дикої теріофауни (та всієї макрофауни регіону) площі таких заповідних ділянок.

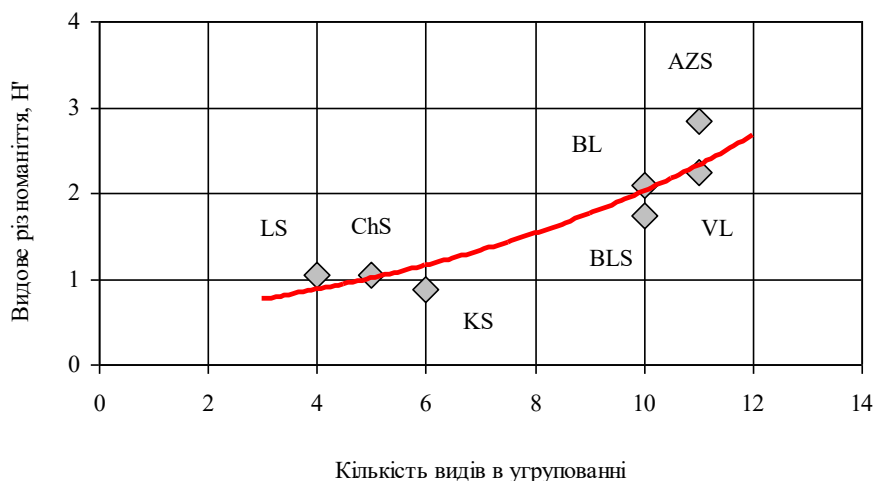


Рис. 2. Співвідношення показників видового багатства та видового різноманіття у семи основних типах біотопів заповідника “Провальський степ” (за даними табл. 2).

Аналогічний показник, проте за рахунок більш вологолюбних видів (зокрема, і *Neomys* [8]), характерний для іншого типу відкритих біотопів — вологих луків.

Порівняно з цими біотопами, ділянки косимого та чагарникового степу фактично являють собою збіднений варіант не порушеного степу (AZS), які разом із лісосмугами є найбільш бідними за видовим складом місцезнаходженнями.

На всіх трьох зазначених ділянках під час обліків не зловлено жодної землерийки, вовчка, миші-крихітки і чагарникової нориці. Проте, деякі види зареєстровані саме або переважно в цих місцях. Так, у косимий степ — єдине місце реєстрації мишівки *Sicista subtilis* ($n = 5$), в лісосмугах обліковано більшість (7 із 10) мишей виду *Sylvaemus sylvaticus*, окрім того, в косимому і чагарниковому степу дуже характерними є нориці виду *Microtus levis*: тут зловлено 219 їх особин із 261 облікованих (табл. 2). З цього випливає, що навіть такі бідні за видовим складом угруповання є важливими з огляду на загальний спектр видів регіону та структуру населення кожної конкретної заповідної території. Очевидно, що загальні високі оцінки різноманіття регіональної фауни визначаються різноманіттям біотопів та загальним рівнем мозаїчності ландшафту загалом.

Структура схожості угруповань

Структуру схожості біотопів за видовим складом та схожості видів за спектрами заселених ними біотопів показано на рис. 3. Аналіз проведено із застосуванням алгоритму багатовимірного шкалювання, основою для чого послужили дані щодо розподілу видів за біотопами (табл. 2, права частина).

Таблиця 4

Узгодження оцінок відносної чисельності виду та система балів рясноти (0–5), використана у цьому дослідженні для оцінки схожості видів і біотопів (рис. 3)

Категорія присутності	Відсоток у вибірці	Бал рясноти	Категорія присутності	Відсоток у вибірці	Бал рясноти
відсутній	0	0	звичайний	<10 (3–10)	3
випадковий	<1 (0–1)	1	чисельний	<30 (10–30)	4
рідкісний	<3 (1–3)	2	фоновий	<100 (30–100)	5

Метрикою для порівнянь обрано евклідову дистанцію, і для зменшення впливу загальної чисельності на кінцевий результат всі дані переведено у бальні оцінки чисельності. Ці перерахунки зроблено за логарифмічним мірилом на підставі схеми узгодження трьох різних критеріїв рясноти виду (табл. 4): словесно-категорійного, частки трапляння у вибірці та формального балу рясноти (за [5], зі змінами).

Оцінки схожості біотопів свідчать про закономірний розподіл даних у багатовимірному просторі, що збігається з градієнтом вологості (вздовж осі dim-1), відкритості (dim-2) та віргільності (за лівою діагоналлю).

Так, всі дані закономірно розмістилися у рядах від степу (ChS, KS) до лісу (BLV, BLS), від сухих до вологих (майже те саме), від заповідних ділянок (AZS) до порушених (LS). Загалом біотопи, розміщені у лівому верхньому секторі діаграми (рис. 3) — порушені, сухі, часто відкриті, а у правому нижньому — незаймані (віргільні), відносно вологі, часто з деревами. Перші з них — з низьким різноманіття, другі — з високим. Біотопи не формують щільних кластерів. Це відрізняє степовий комплекс від лісового [6], для якого характерним є центральне положення одного зонального типу біотопів (мішаного лісу) і крайове положення всіх інших.

Порівняння видів дало не менш важливі дані.

В центрі (трохи ліворуч) щільним кластером розміщені дані щодо землерийок, а навколо них — інших мало чисельних груп: мишівок, хом'ячків, мишей-крихіток, вовчків. Цей кластер загалом відповідає "узлісному" типу фауни з явною схильністю до відносно вологих і напівзакритих біотопів. Осторонь цієї групи широким півколом — дані щодо п'яти видів домінантно-субдомінантної групи: нориці лугової (*Microtus levis*), трьох видів мишаків (*Sylvaemus uralensis*, *tauricus*, *sylvaticus*) та миші звичайної (*Mus musculus*).

Крайове положення останніх 5 видів може бути пояснене саме їх еволюційною поведінкою: вони заселяють різні біотопи і змінюють в них свою чисельність очевидно не узгоджено з іншими видами мікромамалій. Їхні домінантні позиції визначаються високим базовим рівнем забезпеченості кормами та оселищами, а також високою фактичною плодючістю цих видів.

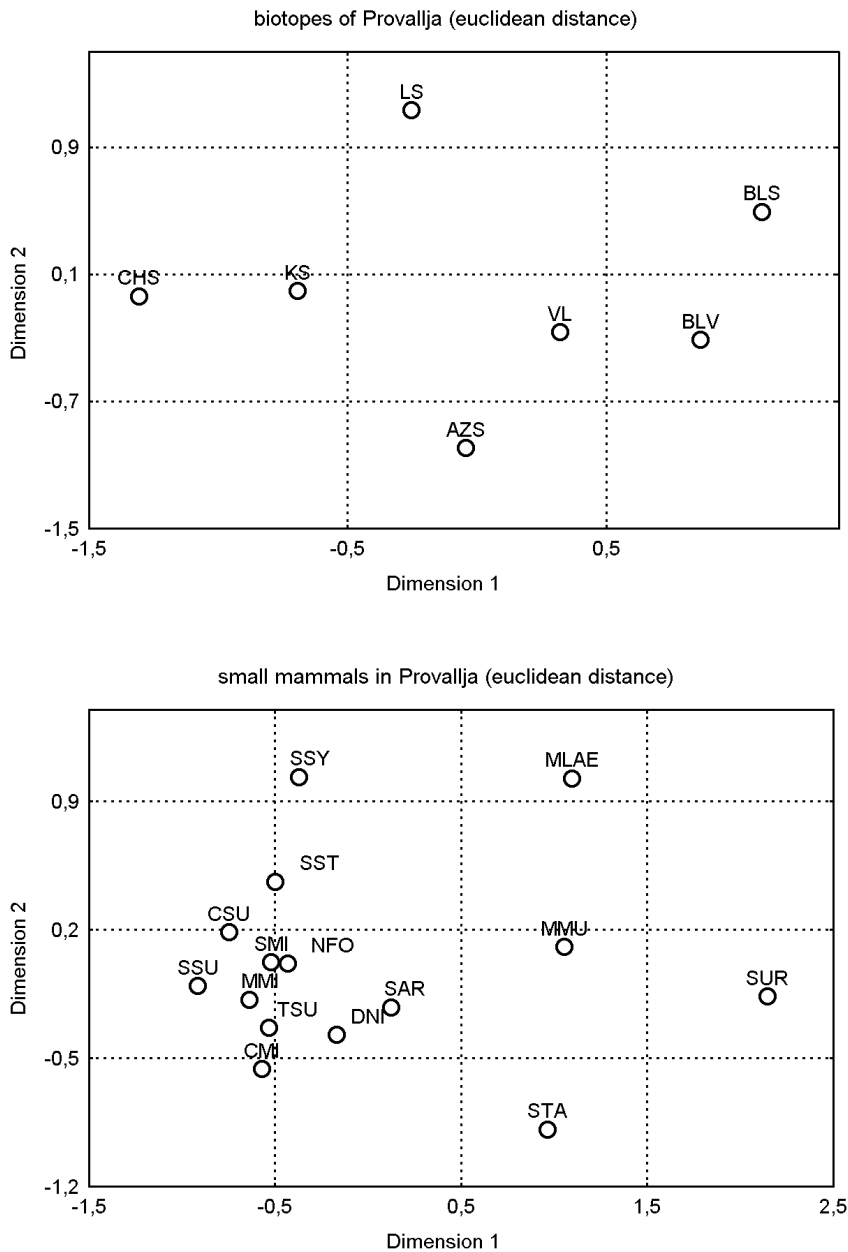


Рис. 3. Схожість досліджених біотопів за їх населенням (зверху) та схожість видів за їх біотопним розподілом (знизу). Багатовимірне шкалювання проведено на підставі матриць евклідових дистанцій за даними із табл. 2, переведеними у бали за табл. 4. Акроніми назв біотопів та видів відповідають наведеним в тексті і табл. 1, відповідно.

Рейтинг видів

За рівнем біотопної притаманності види розрізняються дуже сильно: одні з них відомі лише в 1–2 біотопах, інші — у багатьох, а два види (миші *Mus musculus* та *Sylvaemus uralensis*) — у всіх 7-ми досліджених біотопах.

Такі дані зведено у таблиці 5, в якій види розміщено у порядку зростання числа заселених ними біотопів. Очевидно, що всі види досліджених нами угруповань формують єдиний ряд за кожним із показників рясноти: (1) числом заселених біотопів, (2) середній балом чисельності, (3) коефіцієнтом варіації цього балу. Іншими словами, фонові види є високо чисельними у більшості місцезнаходжень, натомість види, що демонструють виразну схильність до оселення в якомусь одному типі біотопу, є мало чисельними як загалом у регіоні, так і у своєму біотопі, зокрема.

Проблеми збереження біорізноманіття у малих заповідниках

На сьогодні накопичено величезний масив публікацій про механізми підтримання стабільності екосистем та процеси збіднення угруповань в умовах фрагментації ландшафтів. Відомо, що заповідні ділянки по суті є моделями острівних систем, а фрагментована система веде до вимирання видів швидше, ніж нефрагментована того ж розміру [12–14, 19]. Тобто стабільними є угруповання, що населяють відносно великі за своїми загальними розмірами екосистеми, чого не можна говорити про більшість заповідних ділянок степу [2].

Таблиця 5

Бальні оцінки рясноти видів у досліджених біотопах за сумою всіх даних (за табл. 2), число заселених видом біотопів та коефіцієнт варіації балів рясноти

Рід та вид	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL	Біо-топів	Серед-ній бал	Коеф. варіації
<i>Sicista subtilis</i>	0	2	0	0	0	0	0	1	0.3	264.6
<i>Crocidura suaveolens</i>	3	0	0	0	0	0	0	1	0.4	264.6
<i>Micromys minutus</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	0.3	170.8
<i>Sorex minutus</i>	2	0	0	0	1	0	1	3	0.6	137.7
<i>Neomys fodiens</i>	2	0	0	0	0	1	2	3	0.7	133.2
<i>Sicista strandi</i>	2	0	3	0	0	0	1	3	0.9	141.7
<i>Cricetulus migratorius</i>	0	1	0	0	3	1	0	3	0.7	155.8
<i>Terricola subterraneus</i>	0	0	0	0	1	2	1	3	0.6	137.7
<i>Dryomys nitedula</i>	2	0	0	0	3	2	1	4	1.1	106.3
<i>Sorex araneus</i>	3	0	0	0	1	3	3	4	1.4	105.8
<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	2	0	3	4	1	0	0	4	1.4	113.3
<i>Sylvaemus tauricus</i>	2	1	0	2	5	5	4	6	2.7	72.8
<i>Microtus levis</i>	4	5	5	0	1	3	3	6	3.0	63.8
<i>Mus musculus</i>	4	2	3	3	2	4	3	7	3.0	27.2
<i>Sylvaemus uralensis</i>	4	4	3	5	5	4	5	7	4.3	17.6

Примітка. Виділено дані щодо видів з балом рясноти 3–5.

Досліджений нами “Провальський степ” складається з двох крихітних ділянок по 200–250 га. Формально високі оцінки багатства його фауни не витримують ніякої критики з огляду на ефективні розміри популяцій кожного з видів в межах заповідної території: більшість з них існують лише як частини більших метапопуляцій, і вони очевидно не є життєздатними в межах лише заповідних ділянок.

Велике значення в оцінках стабільності угруповань є їхня структурна розвиненість. Загальновідомою є позитивна кореляція між видовим багатством та стабільністю угруповань [16, 18]. Монодомінантні угруповання не можуть виступати ознакою стабільності екосистем (домінує лише один ресурс), і стабільність є більшою в угруповань із більшим видовим різноманіттям через статистичне вирівнювання флуктуацій у рясноті окремих видів [16]. Проте така закономірність не однозначна [20], і, хоча із ростом різноманіття коефіцієнт варіації біомас окремих видів зростає, варіабельність загальної біомаси угруповання зменшується [21]. Дійсно, у досліджених нами угрупованнях мікромамалій високо домінантні угруповання (частка домінанта 75–85 %) включають лише 4–6 видів (табл. 3), тоді як в угрупованнях з високим видовим багатством (8–11 видів) вирівненість видів за ряснотою явно більша.

Хоча найвищі показники видового багатства можна очікувати для угруповань, складених видами різної екологічної спеціалізації (напр., по одному комахоїду, зеленоїду і насіннеїду [3]), фактична картина в досліджених нами угрупованнях є іншою. Фоновими видами в усіх угрупованнях виявились гризуни-фітофаги: зеленоїдні нориці (*Microtus*) на лучно-степових ділянках, та насіннеїдні мишаки (*Sylvaemus*) в чагарниково-деревних асоціаціях. Для рослинних асоціацій показано зв'язок між їх видовим багатством (а отже, і багатством фітофагів) та їх загальною біомасою, які, у свою чергу, прямо залежать від величини «абіотичного індексу» [15], тобто кількості життєдайних ресурсів. Ясно, що висока продуктивність саме рослинних угруповань і визначає домінування гризуні-фітофагів, темпи розмноження яких не відстають від темпів приросту біомаси рослинних асоціацій, тоді як інші групи мікромамалій мають менш динамічний і більш розпорошений у просторі й часі ресурс.

Врешті, дуже важливий аспект становлять взаємини видів. У моделях досягнення “успішного різноманіття” [17] припускається можливість розвитку угруповань трьома рівнозначними способами: (1) переважно механізмами конкуренції-колонізації, (2) механізмами функціонування ніш, (3) обома ними одночасно.

В нашому випадку основною є прив'язка до ніш, характерна, принаймні, для видів домінантної групи, але для інших видів більш імовірною, хоча і не доведеною, є модель “конкуренції-колонізації”. Принаймні, в усіх досліджених нами угрупованнях види одного роду і навіть однієї родини (зокрема, миші, нориці, мідичі) завжди демонстрували альтернативні бали чисельності і жодного разу не виступали у складі однієї домінантної групи. Проте, ця проблема виходить за межі нашої теми і є предметом окремого дослідження.

Подяка. Автори щиро вдячні співробітникам Інституту зоології НАН України Оресту Михалевичу, Ігорю Ємельянову та Володимирі Хоменку за допомогу у плануванні дослідження та розробці алгоритму аналізу угруповань, співробітникам Луганського заповідника Віталію Форощуку, Олегу Ушакову, Андрію Бондаренко і Вадиму Морозу, а також Володимирі Кузнецову (Луганська обласна санепідемстанція) за велику допомогу у проведенні польових досліджень.

1. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // *Екологія та ноосферологія*. 1999. Том 8, № 4. С. 6–18.
2. Загороднюк И. В. Зміни фауни унгулят України в історичні часи // *Вестник зоологии Supplement*. Київ, 1999. № 11. С. 91–97. (Кінь Пржевальського: проблеми збереження та повернення в природу. Матеріали VI Міжнародного симпозиуму).
3. Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // *Доповіді НАН України*. 1995. № 7. С. 145–148.
4. Загороднюк И., Зеніна І., Федорченко О., Селюніна З., Киселюк О., Поліщук І., Вобленко О. Школа теріологів 1996: “Аналіз фауністичних угруповань” // *Вестник зоологии*. 1997. 31, № 2-3. С. 93–94.
5. Загороднюк И. В., Киселюк О. І. Концепція бальних оцінок чисельності популяцій ссавців // *Природа Розточчя: Збірник науково-технічних праць природного заповідника "Розточчя"*. Івано-Франкове, 1998. Випуск 1. С. 187–190.
6. Киселюк О. І. Населення дрібних ссавців заповідних екосистем Східних Карпат: Автореферат дис. ... канд. біол. наук. Київ: Ін-т зоології НАН України, 1998. 16 с.
7. Кондратенко А. В. Теріологіческие исследования в заповеднике «Провальская степь» // *Вісник Луганського державного педагогічного університету імені Тараса Шевченка*. 2002. № 1 (січень). С. 19–24.
8. Кондратенко А. В., Загороднюк И. В. Находки *Neotus fodiens* в «Провальской степи» (Восточная Украина) // *Вестник зоологии*. 2002. Т. 36, № 4. С. 78.
9. Кузнецов В., Кондратенко О. Мікротеріофауна заповідних територій Луганщини за аналізом погадок хижих птахів // *Заповідна справа в Україні*. 1999. № 2. С. 28–29.
10. Марочкина В. В. Видовой состав и численность хомяковых в степных заповедниках юго-востока Украины // *Хомяковые фауны Украины: фаунистика, систематика, экология и практическое значение*. Киев, 1987. Часть 3. С. 3–6. (Препринт Ин-та зоол. АН УССР, № 87.8).
11. Марочкина В. В., Тимошенко В. А. Матеріали по численности и распространению грызунов юго-востока Украины // *Динамика численности грызунов в некоторых регионах Украины*. Киев, 1990. С. 10–16. (Препринт Ин-та зоол. АН УССР, № 90.15).
12. Brown J. H., Kodric-Brown A. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction // *Ecology*. 1977. Vol. 58. P. 445–449.
13. Burkey T. V. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments // *Oikos*. 1989. Vol. 55. P. 75–81.
14. Burkey T. V. Metapopulation extinction in fragmented landscapes: using bacteria and protozoa communities as model ecosystem // *American Naturalist*. 1997. Vol. 150, N 5. P. 568–591.
15. Grace J. D., Pugsek B. H. A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland // *The American Naturalist*. 1997. Vol. 149, N 3. P. 436–460.

16. Doak D. F., Bigger D., Harding E. K., Marvier M. A., O'Malley R. E., Thomson D. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology // *American Naturalist*. 1998. Vol. **151**, No 3. P. 264–276.
17. Pacala S. W., Rees M. Models suggesting field experiment to test two hypotheses explaining successional diversity // *American Naturalist*. 1998. Vol. **152**, No 5. 729–737.
18. Pimm S. L. The complexity and stability of ecosystem // *Nature (London)*. 1984. Vol. **307**. P. 321–326.
19. Quinn J. F., Harrison S. P. Effect of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns // *Oecologia (Berlin)*. 1988. Vol. **75**. P. 132–140.
20. Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability // *Ecology*. 1996. Vol. **77**. P. 350–363.
21. Tilman D., Lehman C. L., Bristow C. E. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence // *American Naturalist*. 1998. Vol. **151**, No 3. P. 277–282.

**BIOTOPE DIFFERENTIATION OF SPECIES
AS A BASIS FOR EXISTENCE OF HIGH LEVEL
OF SPECIES DIVERSITY OF FAUNA**

I. Zagorodniuk, O. Kondratenko

*Ivan Schmalhausen Institute of zoology, 15 Bogdan Khmelnytsky str.,
Kyiv, 01030, Ukraine, e-mail: zoozag@yahoo.com*

High level of taxonomic richness in local fauna are supported due to high level of biotope differentiation of species composed such local community. Biotopes, which are the most riches on species composition of fauna, really can support the existence of not more than 60–80 % of available species. High degrees of total species richness and taxonomic diversity of the local fauna are possible through the existence of some biotopes, that differs in species composition of communities and pattern of species dominance. Study was carried out on the small mammal fauna of the Provalsky steppe natural reserve.

Key words: biotope differentiation, species diversity, small mammals.

Стаття надійшла до редколегії 11.09.2002

Прийнята до друку 13.09.2002