

УДК 599.323.4 (477)

Сообщества мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины¹

Владимир Наглов, Александр Кондратенко, Владимир Кузнецов

Угруповання дрібних ссавців в заплавах річок східної України. — **Наглов В., Кондратенко О., Кузнецов В.** — На підставі багаторічних обліків чисельності дрібних ссавців у заплавах річок Східної України показано відмінності у структурі їхніх угруповань в заплаві Сіверського Дінця та заплавах інших річок, а також характер змін структури цих угруповань при переході з лісостепової зони у степову.

Ключові слова: угруповання, дрібні ссавці, обліки, заплава, Східна Україна.

Small mammal communities of river floodplains in Eastern Ukraine. — **Naglov V., Kondratenko A., Kuznetsov V.** — Small mammal fauna of river floodplains in Eastern Ukraine is of mixed character: a considerable share of forest and eurytopic species is represent along with floodplain species. The revealed significant differences in the structure of small mammal communities in the Siversky Donets and some other river floodplains are related to specific landscape features of them. The pattern of structural changes, when passing from the forest steppe to the steppe zone, is shown.

Key words: communities, small mammals, census, floodplain, Eastern Ukraine.

Введение

Вопрос о зональности или азональности пойменных биоценозов издавна привлекал внимание исследователей (обзор литературы см.: Максимов, 1974). Флора и фауна речных долин по видовому составу, заметно отличаясь от водораздельных местностей (зональный элемент), сохраняет свое единство на протяжении всей долины, пересекающей ряд зон. При этом на пойменную биоту оказывают влияние зональные элементы флоры и фауны окружающих долину междуречий. Максимов (1974) подчеркивает, что биоценозы долин гетерогенны и ассимилируют многие формы зонального и эвризонального комплексов. Известно также, что долины рек являются своеобразными проводниками, по которым зональные виды распространяются в несвойственные им зоны. Как отмечает Максимов, влияние зональных элементов в долинных геобиоценозах нарастает в направлении от крупных рек к малым.

Обращает на себя внимание то, что эти вопросы рассматриваются, как правило, на видовом уровне (флора и фауна), в то время меньшее внимание уделяется возможным различиям в структуре сообществ организмов в речных долинах разных зон. В задачу данного исследования входит рассмотрение изменений в структуре сообществ мелких млекопитающих пойменных биотопов, происходящих при переходе из лесостепной зоны в степную.

Материал и методы работы

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты ежегодных учетов численности мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины.

¹ Стаття первинно підготовлена для журналу «Вестник зоологии», проте була відхилена опонентами і за півроку без змін надрукована у виданні «Зоологический журнал» (2003. Том 82. № 5. С. 639–647). Тут в текст внесено деякі зміни в оформленні резюме, рисунків і бібліографії. — *Прим. ред.*

Учеты проведены Харьковской и Луганской областными СЭС, а также Луганским природным заповедником НАН Украины в 1954–1999 гг. методом ловушко-суток на трансектах, в основном по 50–100 давилок Геро в линии. Ловушки выставляли на 1–3 суток. Обследованием охвачены поймы Северского Донца в среднем и нижнем течении, поймы его притоков 1 и 2 порядка, а также некоторые реки Днепровского бассейна (Орель, Мерла и др.).

В качестве показателя относительной численности видов использован процент попадания их в ловушки. Ранжирование сообществ проведено по доле каждого вида в этих сообществах. В ряде случаев использован принцип разделения видов на группы численности (для более многочисленных видов), основанный на получении достоверной разницы в численности между первым видом и последующими (Максимов и др., 1981). Для сравнения структуры сообществ использован индекс сходства фаун по обилию Чекановского-Сьеренсена I_{cs} в форме b (Песенко, 1982). По своим основным биотопическим привязанностям виды разбиты на 4 группы: пойменные, эвритопные, лесные и полевые. Две последние группы относятся к видам, предпочитающим междуречья.

Учитывая, что в разных зонах характер распределения вида по биотопам меняется, степень предпочтения того или иного местообитания, послужившая основанием для отнесения вида к конкретной группе, рассчитана по материалам учетов численности на территории Харьковской области (Наглов, 1996). Для этого использована формула степени относительной биотопической приуроченности F_{ij} (Песенко, 1982). Достоверность полученных показателей и разницы между ними проверена статистически (Рокитский, 1964; Урбах, 1964).

Выделены три зональных участка: лесостепной (северо-западная часть Харьковской обл.), степной «степь-1» (юго-восточная часть Харьковской обл.) и степной «степь-2» участки (Луганская обл.). Граница ландшафтно-климатических зон принята по линии Красноград — Нижний Бишкин и далее на Оскол (Маринич и др., 1982). Особенности пойменных сообществ мелких млекопитающих проанализированы отдельно для поймы Донца и пойм совокупности прочих более мелких рек по трем выделенным участкам. Всего отработано 173310 ловушко-суток, отловлено 23285 мелких млекопитающих, в т. ч. в пойме Донца — 88165 ловушко-суток, отловлено 11710 особей, в поймах прочих рек, соответственно, 85545 и 11575, в лесостепи — 52930, «степи-1» — 82710 и 10974, «степи-2» — 38070 и 3899.

Характеристика региона

Северский Донец — самая крупная река Восточной Украины. Ее протяженность превышает 1000 км, бассейн охватывает 75% площади Харьковской обл. и 92,3% Луганской (Демченко, 1971; Фисуненко, Жадан, 1994). Она имеет наиболее развитую пойму шириной от 300 м до 3–3,5 км (Демченко, 1971). Пойма занята лугами, лесами, имеет много старичных озер. Лесная растительность присутствует на всем протяжении поймы, занимая около 40% ее площади. Лишь в низовьях она встречается реже, составляя 6 % всех пойменных лесов долины Донца (Ткаченко, 1967). Леса относятся к средне- и краткопоемным с нерегулярным режимом затопления (Данько, 1964). Преобладают пойменные дубравы (до 90% лесопокрытой площади), реже встречаются ольховники (в притеррасных понижениях) и мелколиственные леса из белой ивы с примесью ольхи и осины. По берегам стариц и заболоченностей широко распространены (особенно в Харьковской обл.) заросли кустарниковых ив с болотным разнотравьем и сорной растительностью. В Луганской обл. ивняки распространены меньше (Алексеенко, 1971; Данько, 1964).

Из лугов преобладают настоящие, остепненные и болотистые, причем первые и последние более свойственны северу региона, остепненные — югу (Білик, 1949; Фисуненко, Жадан, 1994). Используются они как сенокосные угодья, пастбища, под огороды и посевы сельскохозяйственных культур. Распаханность поймы составляет около 25 %, больше в нижнем течении (Данько, 1964). Большинство притоков Донца имеет длину менее 50 км, долины балочного типа или со слабо развитой поймой. Длина лишь семи рек в изученном регионе превышает 100 км, из них только р. Уда расположена в лесостепной части.

Самый крупный приток Донца — Оскол (436 км, Демченко, 1971). Нижнее его течение находится в степной зоне, по среднему проходит граница степи и лесостепи. Эти реки имеют хорошо развитые поймы шириной в низовьях до 3 км. Поймы преимущественно луговые. Леса (в основном ольховники) распространены в поймах лесостепных речек (Уды, Мжа и др.). Степные реки, как правило, лишены древесной растительности. Небольшие участки леса есть в среднем и нижнем течении Оскола, а также в низовьях Красной, Айдара, Деркула, Лугани. Реки Днепровского бассейна в Харьковской обл. представлены своими верховьями. Характер растительности в поймах этих рек в общем схож с таковым притоков Донца: леса в поймах речек в лесостепной части встречаются чаще, чем в степной.

Результаты и обсуждение

Общая характеристика сообществ мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины. В анализ структуры пойменных сообществ мелких млекопитающих включены 18 видов: бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*) и малая (*S. minutus*), кутора водяная (*Neomys fodiens*), белозубка малая (*Crocidura suaveolens*), соня лесная (*Dryomys nitedula*), мышовка степная (*Sicista subtilis* s. l.), мышь домовая (*Mus musculus*), курганчиковая (*M. spicilegus*), мышь-малютка (*Micromys minutus*), полевая (*Apodemus agrarius*), лесная (*Sylvaemus sylvaticus*), малая (*S. uralensis*), желтогорлая (*S. tauricus*), хомячок серый (*Cricetulus migratorius*), полевки экономка (*Microtus oeconomus*), обыкновенная (*M. arvalis* s. l.), подземная (*Terricola subterraneus*) и рыжая (*Clethrionomys glareolus*). Нами определение видов-двойников *S. subtilis* и *M. arvalis* не проводилось, но в Меловском р-не Луганской обл., где были отловлены мышовки, обитает *S. severtzovi* (Загороднюк, Кондратенко, 2000), а на всей территории наших исследований — *M. rossiaemeridionalis* (Загороднюк, 1993а).

Из перечисленных видов к эндемикам поймы относится только кутора, к облигатным ее обитателям — обе бурозубки, полевки экономка и обыкновенная, полевая и лесная мыши, остальные — к ее факультативным обитателям (Туров, 1958). Судя по региону, где проводил исследования Туров (Поволжье), «лесную» мышь, видимо, следует отождествлять с видом *S. uralensis*, а не *S. sylvaticus* (Межжерин, Загороднюк, 1989; Загороднюк, 1993б). По нашим данным, *S. uralensis* в исследованном нами регионе является типичным эвритопным видом, не отдающим особого предпочтения пойменным биотопам. Исследования 1989–1999 гг. показали, что соотношение численности лесной и малой мыши в поймах Харьковской обл. составляет 1:57,8, а степень биотопической приуроченности лесной мыши к поймам рек отрицательна (Наглов, 1989). Мышь-малютку, по нашим данным, следует отнести к облигатным пойменным обитателям.

В общем, в поймах рек Харьковской и Луганской областей наиболее многочисленны три вида, составляющие первую группу численности: рыжая полевка, полевая и малая мыши, на долю которых приходится 67,3 % отловленных мелких млекопитающих. Значительно уступают им по обилию обыкновенная бурозубка и восточноевропейская полевка (18,9 %). В третью группу могут быть отнесены еще четыре вида, попадание в ловушки которых составляет 0,2–0,5 %, а доля в общем населении мелких млекопитающих пойм каждого из этих видов не превышает 2,0 %. Это желтогорлая, домовая мыши и мышь-малютка, а также малая бурозубка. Суммарно на их долю приходится 11,7 %. Остальные виды в силу тех или иных причин в поймах немногочисленны.

Как видно, среди наиболее обычных видов, определяющих структуру пойменных сообществ мелких млекопитающих, есть виды различной биотопической приуроченности. Так, в доминирующей группе один вид предпочитает пойменные местообитания (степень приуроченности полевой мыши к поймам рек в исследованном регионе составляет +0,526), один лесной (полевка рыжая) и один эвритопный (мышь малая). Во вторую группу входят предпочитающая пойменные биотопы бурозубка обыкновенная и эвритопная полевка обыкновенная, тяготеющая к безлесным биотопам, в частности к пойменным лугам. В третьей группе, кроме одного лесного и двух пойменных видов, присутствует мышь домовая, поселяющаяся преимущественно на посевах сельскохозяйственных культур.

Таким образом, фауна мелких млекопитающих пойм рек Восточной Украины сформирована из видов, представляющих разные фаунистические комплексы: наряду с видами, характерными для влажных местообитаний, существенную роль играют эвритопные виды, а также виды, характерные для водораздельных местностей. Доля пойменных видов составляет 37,7 %, эвритопных — 30,1 %, свойственных в основном водораздельным местностям (лесных и полевых) — 32,2 %.

Различия структуры сообществ мелких млекопитающих поймы Донца и других рек.

Относительное обилие мелких млекопитающих в пойме Донца и поймах остальных рек региона практически одинаково (соответственно $13,28 \pm 0,11$ и $13,53 \pm 0,12$ процента попадания в ловушки). Практически не различаются и видовой состав (исключение составляют степная мышовка и курганчиковая мышь, изредка отлавливаемые в поймах рек степной зоны). В то же время структура сообществ мелких млекопитающих в пойме Донца существенно отличается от таковой остальных рек ($I_{cs} = 0,728 \pm 0,07$, $t = 38,8$).

В пойме Донца абсолютным доминантом является полевка рыжая, на долю которой приходится 34,5 % добытых мелких млекопитающих. Значительно уступают ей по численности мыши полевая и особенно малая, хотя в отдельные годы они могут быть более многочисленными, чем рыжая полевка. Доля этих видов составляет в среднем 21,3 и 18,1 %, соответственно. Достаточно обычны бурозубка обыкновенная, мышь желтогорлая и полевка обыкновенная, занимающие в структуре сообществ 4–6 места. Их доля колеблется от 4,7 до 9,9 %. Гораздо реже встречаются мышь домовая и мышь-малютка. Попадаемость в ловушки остальных шести видов не превышала 0,1 %, а их суммарная доля — 0,8 %. Из последней группы чаще других встречалась бурозубка малая (0,08 % попадания в ловушки).

В поймах остальных рек самый многочисленный вид — мышь малая, которая встречается здесь в 1,5 раза чаще, чем в пойме Донца. На ее долю приходится 26,6 % отловленных мелких млекопитающих. Второе место по численности, как и в пойме Донца, занимает мышь полевая, лишь немногим уступающая мышам малой. Относительное обилие мыши полевой здесь незначительно отличается от этого показателя в пойме Донца, что свидетельствует о примерно равных условиях существования ее как в пойме Донца, так и в поймах остальных рек, где ее доля составляет 23,6 %. Во вторую группу численности входят обыкновенная бурозубка, рыжая и обыкновенная полевки, доля которых в общем населении мелких млекопитающих составляет 12,2–10,9 %. Но, если численность бурозубки и полевки обыкновенной в поймах этих рек превышает их относительное обилие в пойме Донца в 2,3–2,8 раза, то полевка рыжая, наоборот, встречается здесь гораздо реже (попадание в ловушки в пойме Донца $4,58 \pm 0,07$ %, в поймах остальных рек — $1,87 \pm 0,04$ %). В результате из доминанта, каковым она является в пойме Донца, в структуре сообществ пойм прочих рек она оттесняется на четвертое место. Подобным образом изменяется численность мыши желтогорлой и других лесных видов. В то же время относительно чаще, чем в пойме Донца, встречаются полевка-экономка, мышь-малютка, бурозубка обыкновенная, кутора, мышь домовая и хомячок серый. Нетрудно заметить, что эти виды относятся либо к группе пойменных, либо к группе полевых видов.

Сравнение сообществ мелких млекопитающих поймы Донца и пойм остальных рек Восточной Украины показывает, что положение практически всех видов в их структуре различно. Если в пойме Донца преобладают лесные виды, на долю которых приходится 41,8 % добытых мелких млекопитающих, то для пойм остальных рек характерно преобладание пойменных, доля которых составляет 42,9 %, увеличение доли эвритопных (с 22,8 % в пойме Донца до 37,5 %), чаще встречаются и обитатели полей. Виды лесного комплекса в поймах этих рек составляют всего 14,3 % общего населения мелких млекопитающих (рис. 1).

Эти различия определяются, прежде всего, ландшафтными особенностями рек Восточной Украины: в отличие от поймы Донца в поймах небольших рек, как указывалось выше, лесов гораздо меньше, представлены они преимущественно небольшими куртинами или редколесьем, преобладают луга, что ухудшает условия существования здесь лесных видов, но способствует проникновению в них эвритопных и полевых.

Изменение структуры сообществ поймы при переходе из лесостепной зоны в степную. В лесостепной части поймы Донца в доминантную группу входят полевка рыжая и полевая мышь. Каждый из них в тот или иной год становился доминантом примерно в равном числе случаев. Их относительное обилие одинаково, а суммарная доля составляет 53,5 %. Во вторую группу численности входят также два вида, значительно уступающие двум первым: мышь малая и бурозубка обыкновенная, с преобладанием первой. На долю этих двух видов приходится 32,4 %. Достаточно обычны, хотя встречаются гораздо реже предыдущих, полевка обыкновенная и мышь желтогорлая, занимающие в структуре сообщества, соответственно, 5 и 6 места. Их доля составляет 8,3 %. Доля каждого из следующих трех видов (мышь домовая, мышь-малютка и бурозубка малая) не превышает 2,0 %, а попадание в ловушки в среднем составляет от $0,17 \pm 0,02$ % у бурозубки малой до $0,25 \pm 0,03$ % у мыши-малютки. Остальные 5 видов в пойме редки и попадают не ежегодно. Суммарно на них приходится лишь 1,2 % отловленных мелких млекопитающих. Из их числа следует упомянуть полевку-экономку, которая обитает только на этом участке поймы (Наглов, Зоря, 1999).

На степном участке долины Донца в пределах Харьковской обл. («степь-1») ранговая структура сообщества почти не претерпевает изменений: виды располагаются примерно в том же порядке, что и в лесостепной части. В видовом составе отсутствует только полевка-экономка, а мыши желтогорлая и домовая меняются местами, соответственно, с полевкой обыкновенной и мышью-малюткой. Более существенны изменения в частотном распределении видов (понятия ранговой и частотной структуры приняты по: Песенко, 1982).

Безусловным доминантом на этом отрезке поймы является рыжая полевка, попадание в ловушки которой в среднем увеличивается с $3,74 \pm 0,11$ % в лесостепной части до $5,88 \pm 0,11$ % в степной, а доля ее в населении сообщества поднимается до 40,2 %. Полевая мышь здесь, наоборот, встречается реже (попадание в ловушки $3,14 \pm 0,08$ % против $3,74 \pm 0,11$ %) и хотя в ранговой структуре она занимает второе место, но значительно уступает рыжей полевке. Вдвое ниже на этом участке поймы численность обыкновенной бурозубки и мыши-малютки, редка малая бурозубка. В то же время в 2 раза чаще встречается желтогорлая мышь, а численность малой мыши, обыкновенной полевки и домовой мыши остается примерно на том же уровне, что и в лесостепной части поймы. В целом численность мелких млекопитающих на этом участке не намного, хотя и достоверно, превышает численность их в лесостепной части поймы (соответственно $14,64 \pm 0,16$ % и $13,97 \pm 0,19$ %). Индекс общности сообществ поймы Донца в лесостепи и «степи-1» составляет $0,815 \pm 0,011$ ($t = 16,8$).

Более значительные отличия наблюдаются в структуре сообщества в пойме Донца в пределах Луганской обл. («степь-2»), причем не только в частотном, но и в ранговом распределении видов. Прежде всего, следует отметить более низкую, по сравнению с численностью на предыдущих участках, численность мелких млекопитающих ($8,23 \pm 0,22$ % попадания). В доминирующую группу, которая здесь состоит из двух видов, как и на других участках, входит рыжая полевка, однако численность ее гораздо ниже, чем на двух предыдущих ($2,75 \pm 0,13$ % попадания в ловушки), а доля снижается до 33,4 %. Наряду с ней в доминирующую группу входит малая мышь. Хотя численность ее находится примерно на том же уровне, что и на двух предыдущих участках, но доля ее в общем населении из-за более низкой численности мелких млекопитающих увеличивается до 30,6 %.

На третье место в структуре сообщества (вторая группа численности) поднимается мышь желтогорлая, попадание которой в ловушки даже по сравнению со «степью-1» увеличивается в 2 раза ($1,84 \pm 0,11$ %). Бурозубка обыкновенная на всех участках поймы Донца в структуре сообществ занимает четвертую позицию, однако в пределах Луганской обл. попадание ее в ловушки составляет лишь $0,47 \pm 0,06$ %, т. е. в 2,2 раза меньше, чем в «степи-1» и в 4,5 раза меньше, чем в лесостепи. Снижается численность и таких видов, как обыкновенная полевка, мышь-малютка, малая бурозубка. Особенно резкое падение численности отмечено у полевой мыши. Если в лесостепи она входит в доминирующую группу, в «степи-1» является субдоминантом, то в «степи-2» она становится редкой (в среднем попадание в ловушки составляет $0,16 \pm 0,03$ %) и в структуре сообщества занимает лишь седьмое место.

Приуроченность ее к различным участкам поймы Донца меняется от +0,381 в лесостепи (Харьковская обл.) до -0,852 в степи (Луганская обл.). В то же время численность таких видов, как домовая мышь и других, менее многочисленных, сохраняется на том же уровне, что и на предыдущем участке, хотя приуроченность домовой мыши к пойме Донца возрастает от лесостепи к степи Луганской обл. (F_{ij} в лесостепи — 0,490, в «степи-2» — +0,410). Только в степи Луганской обл. в пойме Донца отмечен серый хомячок.

Всем этим объясняются существенные различия в ранговой структуре сообщества мелких млекопитающих в «степи-2» даже по сравнению со «степью-1». Следствием этого является снижение индекса сходства этих сообществ ($I_{cs} = 0,684 + 0,018$). Особенно резкая разница в структуре сообществ отмечается между крайними участками обследованной поймы Донца (I_{cs} между лесостепью и «степью-2» $0,595 \pm 0,013$). Различается и соотношение групп мелких млекопитающих, что связано с падением численности пойменных видов и увеличением численности лесных, при относительно постоянной численности эвритопных и полевых. При этом происходит смена доминирующих групп видов: в лесостепи наиболее многочисленны пойменные виды, в степи — лесные (рис. 2). Необходимо заметить, что увеличение доли эвритопных видов в структуре пойменного сообщества в Луганской обл. связано не столько с ростом их численности (здесь она даже несколько ниже, чем в пойме лесостепи и «степи-1»: соответственно 2,97 и 3,23 % попадания), сколько с общим снижением численности мелких млекопитающих на этом участке поймы.

Зональные различия структуры сообществ в поймах остальных рек Восточной Украины. В поймах лесостепных рек наиболее многочисленным видом является полевая мышь. На ее долю приходится 32 % отловленных мелких млекопитающих. Значительно уступают ей по численности обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, образующие вторую группу численности, суммарная доля их составляет 32,7 %. В третью группу численности можно объединить малую мышь и обыкновенную полевку, занимающих, соответственно, четвертую и пятую позиции. Суммарно на их долю приходится 22,5 %. Достаточно обычны также малая бурозубка и мышь-малютка (6–7-е места в структуре, процент попадания в ловушки, соответственно $0,79 \pm 0,06$ и $0,7 \pm 0,06$).

На долю остальных 8 видов приходится всего 5 % общей численности. Из этой группы наиболее обычны домовая мышь (0,26 % попадания в ловушки) и полевка-экономка. Последняя имеет ограниченное распространение даже в пределах лесостепной зоны (пока обнаружена только на севере Харьковской обл. в бассейнах рек Лопань и Харьков). Однако в местах обитания в отдельные годы численность полевки-экономки может быть довольно высокой (до 6 % попадания в ловушки) и она может занимать 2–4-е места в структуре сообщества. В среднем же по зоне значение ее в пойменных сообществах невелико.

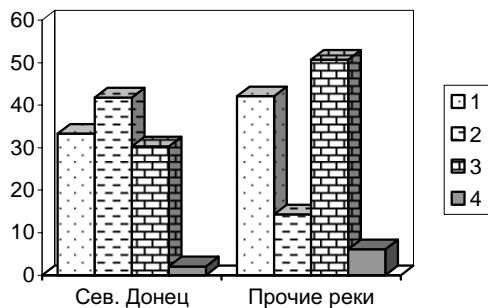


Рис. 1. Соотношение групп видов по их биотопической приуроченности в пойме Донца и остальных рек Восточной Украины. Группы видов: 1 – пойменные, 2 – лесные, 3 – эвритопные, 4 – полевые.

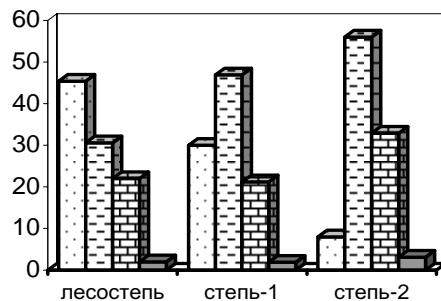


Рис. 2. Изменение доли групп видов на разных зональных участках поймы Северского Донца. Обозначения те же, что на рис. 1.

Структура сообществ мелких млекопитающих в поймах рек на зональном участке «степь-1» (Харьковская обл.) заметно отличается от таковой в лесостепи. Ранговая групповая структура та же¹, но на видовом уровне частотное и ранговое распределение иное. Несмотря на снижение численности, первую позицию удерживает мышь полевая, однако здесь она не является абсолютным доминантом. Почти столь же многочисленна мышь малая, образующая с мышью полевой первую группу численности. На долю этих двух видов приходится 55,5 % общей численности. Вторую группу численности составляют бурозубка обыкновенная и полевка обыкновенная. Численность этих видов, особенно первой, в поймах «степи-1» ниже, чем в лесостепи (процент попадания обоих видов в лесостепи 4,99, в «степи-1» — 2,61). Особенно резко изменяется численность рыжей полевки (с $2,9 \pm 0,115$ % попадания в ловушки в лесостепи до $1,04 \pm 0,05$ % в «степи-1»), в результате чего она с третьей позиции, занимаемой ею в структуре сообществ лесостепных речек, опускается на пятую в «степи-1». Кроме названных выше видов более низкая, чем в лесостепи, численность характерна для малой бурозубки и мыши-малютки. В противоположность этому, мыши домовая и желтогорлая в поймах «степи-1» встречались чаще, чем в лесостепи. В видовой структуре исчезает полевка-экономка, но появляется полевка подземная. Уровень численности мелких млекопитающих в поймах степных речек ниже, чем в лесостепи ($11,87 \pm 0,16$ % попадания в ловушки против $18,61 \pm 0,26$ %), а индекс общности сообществ составляет $0,795 \pm 0,012$ ($t = 16,7$).

Не менее резкие различия в структуре сообществ, по сравнению с предыдущим зональным участком, отмечаются в поймах рек Луганской обл. («степь-2»), причем эти различия проявляются уже на уровне ранговой структуры групп видов: наиболее многочисленной здесь становится группа эвритопных видов, в то время как пойменные уступают по численности даже обитателям полей. Абсолютным доминантом в поймах рек «степи-2» становится малая мышь, процент попадания в ловушки которой увеличивается с $3,23 \pm 0,09$ в «степи-1» до $5,27 \pm 0,15$ в «степи-2», а доля в общем населении мелких млекопитающих составляет 40,6 %. На второе место в структуре сообществ поднимается обыкновенная полевка, которая вместе с рыжей полевкой входит во вторую группу численности. Процент попадания этих двух видов, хотя и выше, чем в «степи-1», но незначительно. На их долю приходится 24,4 % отловленных мелких млекопитающих. Третью группу численности составляют домовая и желтогорлая мыши, а также обыкновенная бурозубка, но, если первые два вида в поймах рек этого зонального участка встречаются чаще, чем предыдущего, то численность обыкновенной бурозубки снижается в два раза (с $1,37 \pm 0,06$ % попадания в ловушки до $0,68 \pm 0,06$ %). В результате из субдоминанта, каковым она является в поймах речек лесостепной зоны, она опускается на шестое место. Еще более резко меняется положение полевой мыши, которая в поймах степных речек Луганщины не играет заметной роли в структуре сообществ мелких млекопитающих, занимая лишь седьмую позицию (попадание в ловушки $0,26 \pm 0,03$ %). Изменяется положение и других, менее многочисленных видов, к чему приводит дальнейшее снижение численности мыши-малютки и малой бурозубки и увеличение частоты встречаемости белозубки, сони и хомячка. Из видовых отличий можно отметить, что только на этом участке были отловлены степная мышовка и курганчиковая мышь.

Учитывая то, что уровень численности мелких млекопитающих в поймах рек на обоих степных зональных участках примерно одинаков ($11,87 \pm 0,06$ и $11,61 \pm 0,21$ % попадания в ловушки), различие в численности видов приводит к существенной перестройке и частотной, и ранговой структуры сообществ, индекс сходства которых составляет $0,66 \pm 0,011$. Общий характер изменений структуры сообществ в поймах остальных рек Восточной Украины показан на рис. 3. Как видно из рисунка, он заключается в том, что при переходе из лесостепной зоны в степную уменьшается численность и доля видов, предпочитающих пойменные местообитания, но увеличивается роль эвритопных и полевых видов, при относительной устойчивости доли лесных, в результате чего вместо доминировавших в лесостепной зоне пойменных видов в степной наиболее многочисленной становится группа эвритопных.

¹ Как и в лесостепи, здесь наиболее многочисленны пойменные виды, обычны эвритопные, реже встречаются лесные и полевые, хотя численность последних и увеличивается.

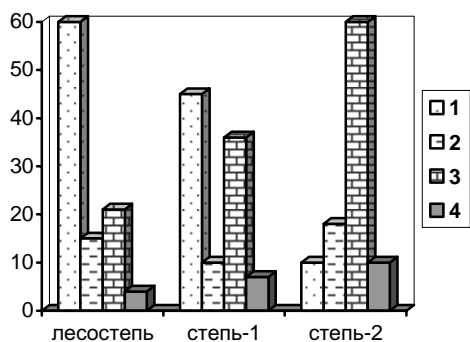


Рис. 3. Изменение доли групп видов на разных зональных участках в поймах остальных рек. Группы видов: 1 – пойменные, 2 – лесные, 3 – эвритопные, 4 – полевые.

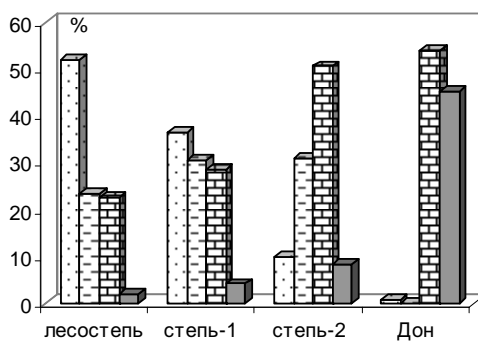


Рис. 4. Общий характер изменения доли групп видов мелких млекопитающих в поймах рек Восточной Украины и в низовьях Дона. Обозначения те же, что на рис. 3.

Рассмотренная группа пойменных обитателей состоит из видов двух зональных фаунистических комплексов: лесного и степного. Представители первого имеют оптимумы ареалов в зоне европейских широколиственных лесов, однако далеко проникают в степную зону, преимущественно по долинам рек. В степной зоне, особенно на ее юге, проходит граница их распространения. Лишь полевка-экономка не выходит за пределы лесостепи. Широко распространена в степи эвритопная мышь малая. Распространение вторых связано преимущественно со степной (включая лесостепь) зоной. Из них мышь домовая и полевка обыкновенная заселили открытые пространства лесной и даже таежной зон. Выходят за пределы степной зоны и другие виды (Виноградов, 1950 и др.). Взаимопроникновение элементов лесной и степной фаун и их соотношение определяют особенности структуры сообществ конкретных местностей.

Как показано выше, заметные структурные изменения в пойменных сообществах мелких млекопитающих выражены уже на границе лесостепи и степи. Общее направление этих изменений заключается в снижении численности и соответственно роли в сообществе видов, предпочитающих пойменные местообитания, увеличении доли эвритопных и полевых, при незначительных изменениях доли лесных обитателей. В бассейне Северского Донца и Дона намечившиеся при переходе из лесостепной зоны в степную структурные изменения свое крайнее выражение находят в низовьях Дона (Дона-Аксайское займище). При общем обеднении видового состава (отсутствуют лесные и некоторые пойменные виды), из рассматриваемой группы мелких млекопитающих наиболее многочисленны здесь домовая мышь, *S. sylvaticus* s. l. и *Microtus arvalis* s. l. (Благовещенская и др., 1961; 1963; Кондратенко, 1965). По данным Кондратенко, в соответствии с принятым нами делением, мы рассчитали доли групп видов в Дона-Аксайском займище. Оказалось, что на долю эвритопных видов пришлось 53,9 % мелких млекопитающих, полевых — 45,2 % и лишь 0,9 % — на долю пойменных (бурозубка обыкновенная и мышь малютка) (рис. 4).

Приуроченность отдельных видов к разным зональным участкам пойм рек Восточной Украины отражена в таблице 1. Как видно из таблицы, пойменные виды наиболее приурочены к лесостепным участкам пойм, приуроченность эвритопных и полевых видов нарастает от лесостепи к «степи-2». Требуется комментарий факт изменения численности и доли группы лесных видов. Из таблицы следует, что для большинства из них характерно увеличение степени приуроченности к поймам от лесостепи к «степи-2». Исключение составляет рыжая полевка, наиболее приуроченная к поймам «степи-1». Здесь же максимальна и ее доля в сообществе мелких млекопитающих, хотя численность ее в поймах рек лесостепи и «степи-1» находится на одном уровне. И лишь в поймах рек Луганщины, как уже отмечалось выше, численность ее значительно ниже.

Таблица 1. Приуроченность отдельных видов мелких млекопитающих к разным зональным участкам пойм рек Восточной Украины, F_{jj}

Вид	Лесостепь	«Степь-1»	«Степь-2»
Бурозубка обыкновенная	0,326	-0,174	-0,353
Бурозубка малая	0,486	0,294	-0,370
Кутора водяная	0,155	-0,136	-0,029
Белозубка малая	-0,220	-0,179	0,459
Соня лесная	-0,316	-0,699	0,794
Мышовка степная	-1,000	-1,000	1,000
Мышь домовая	-0,490	0,084	0,410
Мышь курганчиковая	-1,000	-1,000	1,000
Мышь малютка	0,508	-0,098	-0,431
Мышь полевая	0,285	0,085	-0,853
Мышь лесная	-0,697	-0,917	0,942
Мышь малая	-0,246	-0,033	0,341
Мышь желтогорлая	-0,589	-0,090	0,572
Хомячок серый	-1,000	-0,696	0,938
Полевка-экономка	1,000	-1,000	-1,000
Полевка обыкновенная	-0,062	-0,041	0,509
Полевка подземная	-0,025	-0,247	0,367
Полевка рыжая	-0,061	0,129	-0,146

На наш взгляд, первопричиной большей приуроченности лесных видов к поймам рек степной зоны является снижение лесопокрытой площади на плакорах и ухудшение условий существования в редких и небольших по размеру байрачных лесах степной зоны. Как нами было показано ранее (Наглов, 1988), в лесостепной зоне лесные виды больше всего приурочены к нагорным дубравам. К байракам степной зоны их приуроченность уменьшается, но увеличивается приуроченность к поймам рек. Однако этот процесс концентрации лесных видов в поймах рек имеет свой оптимум, после которого идет снижение численности до полного исчезновения и в долинах. Это хорошо видно на примере распространения рыжей полевки в Нижнем Поволжье: в северных и западных районах она обитает в основном в водораздельных лесах, южнее и до границы ареала основной, а затем и единственной стацией становятся пойменные леса (Щепотьев, Спицын, 1965). У рыжей полевки этот процесс, видимо, начинается несколько раньше, чем у других лесных видов. Так, она не обнаружена нами в некоторых южных районах Харьковской обл., нет ее в низовьях Донца и Дона в пределах Ростовской обл. (Критская, 1962, Кондратенко, 1965), в то время как желтогорлая мышь проникает и южнее, хотя в низовьях Дона отсутствует и она (Кондратенко, 1965).

Изменение структуры сообществ при переходе из лесостепной зоны в степную в пойме Донца и в поймах остальных рек Восточной Украины, в общем, идет в одном направлении: уменьшение роли видов, предпочитающих пойменные биотопы, и увеличение доли эвритопных. Однако имеются и различия. Если в пойме Донца по мере углубления в степную зону заметно возрастает роль лесных видов, а доля полевых изменяется в меньшей степени, то в поймах остальных рек региона при более низком уровне численности заметных изменений доли лесных видов не происходит, но довольно значительно увеличивается доля обитателей полей. Эти различия определяются, прежде всего, тем, что леса в пойме Донца (в изученном регионе) распространены по всему его течению, причем здесь создаются благоприятные условия для обитания лесных видов. В то же время как в поймах остальных рек (особенно в степной зоне) распространены преимущественно луга, что сближает эти поймы с безлесными пространствами плакоров и способствует проникновению в них полевых видов.

Эти особенности в ходе перестройки структуры сообществ мелких млекопитающих первоначально ведут к нарастанию различий между сообществами поймы Донца и пойм остальных рек Восточной Украины.

Если в лесостепи индекс сходства сообществ составляет $0,825 \pm 0,018$ ($t = 13,7$), то в степи Луганской обл. — всего $0,619 \pm 0,018$ ($t = 20,9$). Но на юге степной зоны эти различия в значительной степени нивелируются из-за общего остепнения долин рек. Таким образом, по мере исчезновения из пойм ряда видов, предпочитающих пойменные местообитания, а позднее и лесных видов, освободившиеся ниши занимают эвритопные виды, а затем и обитатели полей. В конечном счете, это приводит к сближению структуры сообществ мелких млекопитающих в долинах рек и на плакорах.

Благодарности

Авторы благодарны зоологам Харьковской и Луганской областных санэпидстанций В. Сивкову, Н. Качканову, А. Зоре, Г. Ткачу и их помощникам, проводившим в разные годы учеты численности мелких млекопитающих, за возможность использования их материалов.

Литература

- Алексеевко М. И. Растительность Харьковской области // Харьковская область. Природа и хозяйство. — Харьков: Изд-во Харьков, ун-та, 1971. — С. 80–94.
- Білік Г. І. Заплавні луки р. Північного Дінця // Ботанічний журнал АН УРСР. — 1949. — Том 6, вип. 4. — С. 10–31.
- Благовещенская Н. М., Зарубина Л. В., Кондратенко В. Ф. и др. Природный очаг лептоспироза *Hebdomadis* в Ростовской области // Зоологический журнал. — 1961. — Том 40, вып. 10. — С. 1457–1460.
- Благовещенская Н. М., Кондратенко В. Ф., Зарубина Л. В. Природный очаг лептоспироза серологической группы *Hebdomadis* в Ростовской области // Зоологический журнал. — 1963. — Том 42, вып. 10. — С. 1561–1566.
- Виноградов Б. С. Млекопитающие — Mammalia // Животный мир СССР. — Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. — Том 3 («Зона степей»). — С. 26–77.
- Данько В. Н. Типы пойменных лесов Донецкой и Луганской областей // Лесоведение и лесоводство. Харьков: Изд-во Харьков, ун-та, 1964. — С. 81–89.
- Демченко М. А. Гидрография Харьковской области // Харьковская область. Природа и хозяйство. — Харьков: Изд-во Харьков, ун-та, 1971. — С. 51–65.
- Загороднюк И. В. Таксономия и распространение серых полевок (Rodentiformes, Arvicolini) фауны Украины // Млекопитающие Украины: Сборник научных трудов. — Киев: Наукова думка, 1993а. — С. 63–76.
- Загороднюк И. В. Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестник зоологии. — 1993б. — № 6. — С. 37–46.
- Загороднюк І. В., Кондратенко О. В. *Sicista severtzovi* та близькі до неї форми гризунів в Україні: цитогенетичний та біогеографічний аналіз // Вестник зоологии. — 2000. — Suppl. 15. — С. 101–107.
- Кондратенко В. Ф. Экологические факторы очаговости лептоспироза серологической группы *Hebdomadis* в пойме реки Дона // Зоологический журнал. — 1965. — Том 44, вып. 9. — С. 1309–1316.
- Критская Т. Н. О нахождении рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus ictericus* Mull.) в Ростовской области // Зоологический журнал. — 1962. — Том 41, вып. 8. — С. 956–957.
- Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. — Новосибирск: Наука, 1974. — 260 с.
- Максимов А. А., Ердаков Л. Н., Сергеев В. Е., Салтыков В. В. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 5–63.
- Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Шищенко П. І. Фізична географія Української РСР. — Київ: Вища школа, 1982. — 280 с.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. — 1989. — № 4. — С. 55–59.
- Наглов В. А. Зональные отличия в структуре сообществ мышевидных грызунов в лесостепи и степи // Грызуны: Тезисы докладов VII Всесоюзного совещания (Нальчик, 27 сент. — 1 окт., 1988 г.). — Свердловск: УрО АН СССР, 1988. — Том 1. — С. 100–101.
- Наглов В. А. Распространение и численность *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) в Харьковской области // Вестник зоологии. — 1989. — № 4. — С. 87–89.

- Наглов В. А. Сообщества мелких млекопитающих суходольных дубрав Восточной Украины. Сообщение 1. Видовой состав и структура сообществ // Вестник зоологии. — 1996. — № 4–5. — С. 46–52.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — Москва: Наука, 1982. — 287 с.
- Рокитский П. Ф. Биологическая статистика. — Минск: Высшая школа, 1964. — 327 с.
- Ткаченко В. С. Лісова рослинність заплави Сіверського Дінця // Український ботанічний журнал. — 1967. — Том 24, вип. 2. — С. 55–60.
- Туров И. С. Биологические группы наземных позвоночных обитателей речных пойм // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. — 1958. — № 2. — С. 62–65.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). — Москва: Наука, 1964. — 415 с.
- Фисуненко О. П., Жадан В. И. Природа Луганской области. — Луганск, 1994. — 233 с.
- Щепотьев Н. В., Спицын Н. А. Опыт картирования размещения и численности вида на границе ареала [рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) в Нижнем Поволжье] // Зоологический журнал. — 1965. — Том 44, вып. 1. — С. 142–145.