

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ МЕТОДОМ ДИСПЕРСИОННОГО АНАЛИЗА

Трушкова М.А., Тютикова А.А.

ФГБОУ ВО «Нижегородский государственный педагогический университет имени Козьмы Минина», Нижний Новгород, e-mail: kaf.bio@mail.ru

Выявлена специфика экологической структуры с применением двухфакторного неравномерного дисперсионного анализа по относительной численности сообществ мелких млекопитающих на примере трех подзон (южнотаежной, смешанных лесов и лесостепной) и четырех биотопов (сосновый бор, смешанный лес, пойма, дубрава) на примере Нижегородской области. Выявлены достоверные отличия по численности видов, представленных в разных биотопах и подзонах области. Рассчитаны индексы, определяющие экологическую структуру сообществ мелких млекопитающих, и представлен их анализ. Было установлено, что сходство сообществ мелких млекопитающих южной тайги и лесостепи ($S=0,720$) конвергентное: обеднённая в видовом отношении лесостепь и заселённая в основном эвритопными видами мелких млекопитающих сходна с тайгой более чем подзоны тайги и смешанных лесов в пределах одной – лесной зоны ($S=0,690$). Контактующая с лесостепью подзона смешанных лесов обладает с лесостепью наибольшим сходством ($S=0,769$).

Ключевые слова: фаунистический комплекс, консументы, дисперсионный анализ, экологическая структура, численность, географические подзоны.

ASSESSMENT OF COMMUNITIES SMALL MAMMALS ECOLOGICAL STRUCTURE OF CENTRAL VOLGA AREA BY METHOD OF DISPERSIVE ANALYSIS

Trushkova M.A., Tyutikova A.A.

Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University, Nizhny Novgorod, e-mail: kaf.bio@mail.ru

Specifics of ecological structure with application of the two-factor uneven dispersive analysis on the relative number of communities of small mammals on the example of three sub bands (South taiga, the mixed woods and forest-steppe) and four biotopes (a pinery, the mixed wood, a flood plain, an oak grove) on the example of the Nizhny Novgorod Region are revealed. Reliable differences on the number of the types presented in different biotopes and sub bands of area are revealed. The indexes defining ecological structure of communities of small mammals are calculated and their analysis is submitted. It has been established that a hodstvo of communities of small mammals of the southern taiga and the forest-steppe ($S=0,720$) convergent: the forest-steppe impoverished in the specific relation and populated, generally evritopny species of small mammals is similar to a taiga more, than sub bands of a taiga and the mixed woods within one – a forest zone ($S=0,690$). The sub band of the mixed woods contacting to the forest-steppe, possesses with the forest-steppe the greatest similarity ($S=0,769$).

Keywords: faunistic complex, konsument, dispersive analysis, ecological structure, number, geographical subbands.

Млекопитающие являются практически значимой группой животных, представленной во всех биотопах, природных зонах и подзонах всего поволжского региона. Являясь консументами в цепях питания, они занимают почти все трофические уровни, кроме первого. В пределах Нижегородского региона к консументам первого порядка (растительноядные) относится 29 видов млекопитающих (41,4 %), среди которых преобладают наиболее многочисленные и широко распространенные виды. К консументам второго порядка (смешанный тип питания) относятся 16 видов (22,9 %), которые малочисленны и распространены локально. Консументы третьего порядка (плотоядные) насчитывают на территории области 25 видов (35,7 %), численность которых, как правило, невелика, и распределены они по территории достаточно равномерно [10].

Немаловажным практическим аспектом млекопитающих является их участие в поддержании зоонозных инфекционных болезней. Особенно это характерно для мелких млекопитающих, доля которых составляет более 60 %. Большинство из них в той или иной степени являются носителями целого ряда инфекционных болезней, в которые может вовлекаться и человек. В частности, из группы протозойных болезней отмечаются пироплазмозы, нутталиозы, анаплазмозы, кокцидозы и саркоспоридиозы. Из группы бактериальных болезней обычны лептоспирозы, сальмонеллезы, риккетсиозы, туляремия, сапронозы и токсоплазмозы. Из группы вирусных болезней отмечены бешенство, ГЛПС, клещевой энцефалит и некоторые другие. И, наконец, практически все млекопитающие являются носителями обширной группы гельминтозов, вызываемых плоскими и круглыми червями.

Териофауна Нижегородской области включает 76 видов млекопитающих из 6 отрядов. Наименьшим числом представителей характеризуются отряды зайцеобразных (2 вид) и парнопалых (4 вида); несколько шире представлены насекомоядные (11 видов), рукокрылые (12 видов) и хищные (16 видов). Наибольшим видовым разнообразием выделяется отряд грызунов (31 вид). Такое соотношение видов и довольно высокое разнообразие териофауны в целом, согласуется с положением региона в двух природных зонах: лесной и степной, а также отражает специфику хозяйственного освоения природных ресурсов [3]. В Нижегородской области представлены две природные зоны (лесная и степная) и три подзоны (южнотаежная, смешанных лесов и лесостепная) [1].

Цель исследования

Цель настоящей работы заключается в развитии методологии дисперсионного подхода к анализу различных жизненных проявлений живых организмов и специфике воздействий на них факторов окружающей среды.

Материалы и методы исследования

Материал по мелким млекопитающим, в упомянутых выше подзонах, был собран и обработан на протяжении 1990–2008 гг. В состав южнотаежной подзоны входит северное Заволжье Нижегородской области на юг до линии: Варнавино – Урень – Шаранга. Здесь распространен таежный фаунистический комплекс млекопитающих из 11 видов. Лесостепная подзона, в значительной степени трансформированная антропогенной деятельностью, включает в свой состав юг и юго-восток Предволжья на север до линии: Дивеево – Арзамас – Лысково. Здесь представлен лесостепной фаунистический комплекс млекопитающих из 8 видов. Остальная территория области представлена подзоной смешанных лесов, в пределах которой распространен соответствующий фаунистический комплекс, насчитывающий 34 вида.

Следует отметить, что во всех трех рассматриваемых подзонах, в той или иной степени представлены широколиственные леса, сильно измененные антропогенной деятельностью с соответствующим фаунистическим комплексом из 9 видов. На примере двухфакторного неравномерного дисперсионного комплекса проанализирована относительная численность сообществ мелких млекопитающих по четырем основным биотопам представленных в трех подзонах Нижегородской области. Отработано около 20 000 ловушко/суток и выловлено 4 000 особей мелких млекопитающих. Численность зверьков определялась по общепринятым методикам [5].

Результаты исследования и их обсуждение

Дисперсионный анализ дает количественную оценку силы воздействия фактора и ее достоверность. При необходимости дисперсионный анализ позволяет в значительной степени расширить и углубить методику корреляционного анализа, выявляя воздействие одного признака на другой [7, 8]. Основная особенность всех приемов дисперсионного анализа заключается в выявлении соотношения между тремя видами разнообразия: внутригрупповым, межгрупповым и общим. При этом межгрупповая (факториальная) дисперсия выявляет сумму взвешенных квадратов центральных отклонений частных средних от общей средней. Внутригрупповая (случайная) дисперсия выявляет сумму квадратов центральных отклонений признаков от частных средних. Общая дисперсия выявляет сумму квадратов центральных отклонений признаков от общей средней величины. Поэтому в любом дисперсионном комплексе имеется возможность определить силу влияния фактора на признак, рассчитав на его основе корреляционное отношение, и, наоборот, любое корреляционное отношение является отношением элементов соответствующего дисперсионного комплекса. Ранее нами было показано применение дисперсионного анализа при оценке специфики размножения, численности и распределения животных и влиянии на них как антропогенного, так и природных факторов окружающей среды [2, 4, 6, 9].

В данном случае основной задачей явилась оценка силы воздействия факторов среды на численность (x_i) сообществ мелких млекопитающих (в % на 100 ловушко/суток) в трех подзонах среднего Поволжья. Количество учетных единиц по биотопам и подзонам различно, поэтому дисперсионный комплекс получился двухфакторный (подзоны и биотопы) неравномерный (разное число учетных единиц). Наиболее простой схемой расчета является анализ однофакторного равномерного дисперсионного комплекса [4]. Так как, в нашем случае, комплекс двухфакторный (три географические подзоны: A_1 – южнотаежная, A_2 – смешанный лес, A_3 – лесостепная; и четыре биотопа: B_1 – сосновый бор, B_2 – смешанный лес, B_3 – пойма, B_4 – дубрава, представленные в каждой из них) и неравномерный (количество проб в биотопах и подзонах неодинаково), мы приводим

достаточно подробный алгоритм расчета. Основная информация для расчета дисперсионного комплекса представлена в таблице 1.

Таблица 1

Схема дисперсионного анализа двухфакторного неравномерного комплекса

x	A ₁				A ₂				A ₃				Сум-ма
	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	
x_i	3,1	3,1-	5,4	10,2	5,3-	18,5	10,9	16,5	5,3	30,1	32,7	10,7-	a=3 b=4
	-	5,4-	-	-8,9-	12,9	-	-8,6-	-	-	-	-	46,5-	
	2,2	25,2	9,2	7,9-	-	29,8	12,5	14,7	6,2	14,2	22,5	57,0-	
	-	-	-	12,0	14,2	-	-	-7,3-	-	-	-	84,5-	
	2,8	28,0	4,0	-9,6	-6,2-	28,0	14,5	8,3-	2,9	12,8	20,2	57,0-	
	-	-	-	-	4,8-	-	-	10,5	-	-9,6-	-	30,0-	
	2,4	14,7	5,0	-	9,1-	19,2	13,2	-	3,5	9,5-	19,9	20,0-	
	-	-	-	-	5,2-	-	-	14,2	-	10,6	-	26,7	
	3,6	-	4,9	-	3,9-	11,3	12,9	-	4,4	-	28,9	-	
	-	-	-	-	2,7-	-	-	15,8	-	12,4	-	-	
	-	-	-	-	6,6	24,0	10,6	-	5,1	-	23,4	-	
	-	-	-	-	-	-9,3-	-	10,1	-	13,8	-	-	
	-	-	-	-	-	15,5	16,5	-9,9-	2,8	-	19,9	-	
	-	-	-	-	-	-	-	12,6	-	16,4	-	-	
	-	-	-	-	-	14,0	13,6	-	5,5	-	26,6	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10,5	-	-	
	-	-	-	-	-	12,5	14,9	-	3,6	-	28,8	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12,3	-	-	
	-	-	-	-	-	10,7	-	-	4,9	-	24,5	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10,6	-	-	
	-	-	-	-	-	38,0	-	-	-	10,7	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	-	21,0	-	-	-	12,4	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	-	12,7	-	-	-	10,9	-	-	
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
n	5	5	5	5	10	15	10	10	10	15	10	8	108
$\sum x_i$	14	76	27	50	71	288	131	121	45	198	249	334	1604
$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$	3	15	5	10	7	19	13	12	5	13	25	42	169
\bar{x}_i^2	8	231	29	100	50	369	172	146	20	174	620	1747	3666
$\frac{(\sum x_i)^2}{n}$	39	115	14	500	504	553	171	146	20	261	620	1394	34016
$\sum x_i^2$	42	166	17	489	631	646	179	156	18	295	642	1808	40469
$\sum \bar{x}_A$	33				52				84				169
$\left(\frac{\sum \bar{x}_A}{b}\right)^2$	68				169				441				678

$\sum \bar{x}_B$	14	48	43	64	169
$\left(\frac{\sum \bar{x}_B}{a}\right)^2$	22	256	205	454	937

На результативный признак, в данном случае численность мелких млекопитающих (x_i), влияют фактор А (специфика условий существования в анализируемых подзонах), фактор В (специфика условий существования в биотопах), фактор АВ (совместное действие вышеупомянутых факторов) и фактор Z (действие прочих случайных факторов). При этом общая девиата (D_y) суммы квадратов отклонений содержит четыре компонента варьирования: $D_y = D_A + D_B + D_{AB} + D_z$ (а не два, как при однофакторном комплексе). Факториальная девиата (D_x) состоит из трех компонентов: $D_x = D_A + D_B + D_{AB}$. В расчете дисперсионного комплекса выделяется два основных этапа.

На первом этапе находим общую девиату суммы квадратов отклонений:

$$D_y = \sum x_i^2 - H = 40469 - 23822 = 16647 \quad (1)$$

Затем определяем общую факториальную девиату:

$$D_x = \sum \frac{(\sum x_i)^2}{n} - H = 34016 - 23822 = 10194 \quad (2)$$

Далее находим остаточную девиату суммы квадратов отклонений:

$$D_z = D_y - D_x = 16647 - 10194 = 6453 \quad (3)$$

В этих расчетах величина (H) определяется по формуле:

$$H = \frac{(\sum x_i)^2}{N} = \frac{2572816}{108} = 23822 \quad (4)$$

Следует помнить, что если в грациях комплекса (табл. 1) разное число вариантов, то n рассчитывается по формуле:

$$n = \frac{1}{ab-1} \left[N - \frac{\sum (n_i^2)}{N} \right] = 0,9 \left[108 - \frac{1114}{108} \right] = 8,8 \quad (5)$$

Затем переходим к выявлению числа степеней свободы:

$$k_y = N - 1 = 107 \quad k_z = N - ab = 96 \quad k_A = a - 1 = 2 \quad k_B = b - 1 = 3 \quad k_{AB} = k_A k_B = 6 \quad (6)$$

Учитывая, что комплексы неравномерные, анализ их имеет свои особенности, связанные с диспропорциональностью в распределении вариантов в грациях факторов (A) и (B), что нарушает равенства $D_x = D_A + D_B + D_{AB}$ и $D_{AB} = D_x - (D_A + D_B)$, сохраняя только равенство $D_y = D_x + D_z$. Поэтому при обработке таких комплексов вычисляются некорректированные

суммы девиат (D'_x D'_A D'_B D'_{AB}) квадратов отклонений:

$$D'_x = N \left(\frac{\sum \bar{x}_i^2}{ab} - \bar{x}_0^2 \right) = 108 \left(\frac{3666}{12} - 199 \right) = 11556 \quad (7)$$

$$D'_A = N \left(\frac{h_A^2}{a} - \bar{x}_0^2 \right) = 108 \left(\frac{678}{3} - 199 \right) = 2916 \quad (8)$$

$$D'_B = N \left(\frac{h_B^2}{b} - \bar{x}_0^2 \right) = 108 \left(\frac{937}{4} - 199 \right) = 3726 \quad (9)$$

$$D'_{AB} = D'_x - (D'_A + D'_B) = 11556 - (2916 + 3726) = 4914 \quad (10)$$

В этих формулах величины \bar{x}_0^2 и h_{AB}^2 определяются соответственно:

$$\bar{x}_0^2 = \left(\frac{\sum \bar{x}_i}{ab} \right)^2 = 199 \quad h_B^2 = \sum \left(\frac{\sum \bar{x}_B}{a} \right)^2 = 937 \quad (11)$$

Затем находим коэффициент поправки и определяем исправленные девиаты сумм квадратов отклонений:

$$K = \frac{D'_x}{D_x} = 0,9 \quad (12)$$

$D_x = D'_x K = 10400$ $D_A = D'_A K = 2624$ $D_B = D'_B K = 3353$ $D_{AB} = D'_{AB} K = 4423$. При этом, можно проверить правильность расчетов: $D_x = D_A + D_B + D_{AB} = 2624 + 3353 + 4423 = 10400$.

На втором этапе анализа дисперсионного комплекса рассчитываем дисперсию (s^2):

$$s_A^2 = \frac{D_A}{a-1} = 1312 \quad s_B^2 = \frac{D_B}{b-1} = 1118 \quad s_{AB}^2 = \frac{D_{AB}}{(a-1)(b-1)} = 737 \quad (13)$$

$$s_y^2 = \frac{D_y}{N-1} = 156 \quad s_z^2 = \frac{D_z}{N-ab} = 67$$

Затем переходим к расчету «исправленных» дисперсий (при $n=8,8$):

$$\hat{s}_A^2 = \frac{s_A^2 - s_z^2}{bn} = 35,4 \quad \hat{s}_B^2 = \frac{s_B^2 - s_z^2}{an} = 39,8 \quad \hat{s}_{AB}^2 = \frac{s_{AB}^2 - s_z^2}{n} = 76,1 \quad (14)$$

$$s_y^2 = \hat{s}_A^2 + \hat{s}_B^2 + \hat{s}_{AB}^2 + s_z^2 = 218,3 \quad s_x^2 = \frac{D_x}{ab-1} = 945,5$$

После этого составляем дисперсионное отношение, т.е. фактическое воздействие факторов на численность мелких млекопитающих:

$$F_{факт.A} = \frac{s_A^2}{s_z^2} = \frac{1312}{67} = 19,6 \quad F_{факт.B} = \frac{s_B^2}{s_z^2} = \frac{1118}{67} = 16,7 \quad F_{факт.AB} = \frac{s_{AB}^2}{s_z^2} = \frac{737}{67} = 11,0 \quad (15)$$

И наконец, определяем силу влияния факторов на численность мелких млекопитающих в зависимости от типов биотопов (фактор B) и природных подзон (фактор

A):

$$h_A^2 = \frac{\widehat{s}_A^2}{s_y^2} = \frac{35,4}{218,3} = 0,16 \quad h_B^2 = \frac{\widehat{s}_B^2}{s_y^2} = \frac{39,8}{218,3} = 0,18 \quad h_{AB}^2 = \frac{\widehat{s}_{AB}^2}{s_y^2} = \frac{76,1}{218,3} = 0,35 \quad (16)$$

В результате проведенного исследования (табл. 2) установлено, что такой экологически значимый показатель, как численность сообществ мелких млекопитающих, определяется действием всех трех составляющих: их приуроченность к разным биотопам, разным природным подзонам и совместное влияние этих факторов. Воздействие этих факторов достаточно велико и достоверно при однопроцентном уровне значимости (табл. 2).

Показатель силы воздействия фактора *A* (зональность) составил 0,16, и достоверность его оказалась максимальной.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа сообществ мелких млекопитающих среднего Поволжья

Вариация	Степень свободы	Девиата	Дисперсия	$F_{факт.}$	$F_{ст.}$	
					5%	1%
Фактор А	2	2624	1312	19,6	3,1	4,8
Фактор В	3	3353	1118	16,7	2,7	3,9
Совместная АВ	6	4423	737	11,0	2,2	3,0
Остаточная	96	6453	67	-	-	-
Общая	107	16647	-	-	-	-

Сила воздействия фактора *B* (биотопическая приуроченность) была еще выше (0,18) и также достоверна при однопроцентном уровне значимости. Максимальной силой воздействия (0,35) на численность сообществ мелких млекопитающих является совместное действие рассматриваемых факторов.

Кроме того, были рассчитаны экологические индексы, характеризующие структуру сообществ мелких млекопитающих среднего Поволжья на примере Нижегородской области (табл. 3). Максимальным биоразнообразием отличались сообщества мелких млекопитающих смешанных лесов, минимальным – лесостепной зоны. В лесных биотопах доминировала рыжая полевка, содоминантом являлась малая лесная мышь. В лугово-степных биотопах доминантом являлась обыкновенная полевка, а содоминантом – полевая мышь [3].

Таблица 3

Экологические индексы сообществ мелких млекопитающих среднего Поволжья

Показатели	Подзона	Природная подзона		
		Южнотаежная	Смешанный лес	Лесостепная
Индекс разнообразия Шеннона – Уивера		2,217	2,417	1,793
Индекс видового богатства Маргалефа		1,880	1,773	1,466

Индекс выровненности Пиелу	0,840	0,892	0,748
Индекс доминирования	0,274	0,220	0,433
Индекс полидоминантности	3,653	4,554	2,309
Индекс разнообразия Животовского	6,715	7,212	5,329
Индекс редких видов Животовского	0,520	0,519	0,516
Доминант лесных сообществ	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>

Сходство сообществ мелких млекопитающих южной тайги и лесостепи ($S=0,720$) конвергентное: обеднённая в видовом отношении лесостепь и заселённая в основном эвритопными видами мелких млекопитающих сходна с тайгой более чем подзоны тайги и смешанных лесов в пределах одной – лесной зоны ($S=0,690$). Это связано с незначительным присутствием представителей аборигенных фаун: таёжной в подзоне тайги и ещё в большей степени степной в лесостепи. Контактирующая с лесостепью подзона смешанных лесов обладает с лесостепью наибольшим сходством ($S=0,769$). В свою очередь подзона тайги обладает своеобразными представителями таёжного фаунистического комплекса – красной и красно-серой полёвками, а также встречалась лесная мышовка и садовая соя, подзона смешанных лесов характеризовалась наличием малой белозубки, водяной куторы, мышималютки, тёмной полёвки и полёвки-экономки. Кроме того, взаимодействию этих подзон препятствует такой мощный изоляционный барьер, как река Волга, что привело к наименьшему совпадению видовых спектров ($S=0,690$). Сходную картину дают и другие индексы общности сообществ мелких млекопитающих Нижегородской области.

Выводы

Таким образом, может быть интерпретирована и использована при экологических исследованиях сообществ позвоночных животных, составлении прогнозов численности и планировании санитарно-профилактических мероприятий в природных очагах зоонозных инфекций.

Список литературы

1. Алехин В.В. Объяснительная записка к геоботаническим картам (современной и восстановленной) Нижегородской губернии. – Л., 1935. – 88 с.
2. Бусарова Н.В. Структурно-функциональная организация сообществ членистоногих полезащитных полос в условиях лесостепной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород, 2006. – 22 с.

3. Дмитриев А.И. Млекопитающие Нижегородской области (прошлое и настоящее) / А.И. Дмитриев, Ж.А. Заморева, Д.М. Кривоногов. – Н.Новгород: Изд-во НГПУ, 2008. – 467 с.
4. Заморева Ж.А. Эколого-популяционный анализ мелких млекопитающих крупного города на примере Нижнего Новгорода: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород, 2005. – 26 с.
5. Карасева Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицына, О.А. Жигальский. – М.: Изд-во ЛКИ, 2008. – 412 с.
6. Кривоногов Д.М. Экология и внутривидовая структура мелких млекопитающих лесной и лесостепной зон Предволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород, 2007. – 24 с.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
8. Плохинский Н.А. Дисперсионный анализ силы влияния // Новое в биометрии. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – С. 31-67.
9. Савенкова Ю.Ю. Внутри- и межвидовые взаимоотношения коллембол подотряда *Poduromorpha* и подотряда *Entomobryomorpha* на основе трофической деятельности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н.Новгород, 2009. – 25 с.
10. Станков С.С. Очерки физической географии Горьковской области. – Горький, 1951. – 269 с.