

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: zozag@yahoo.com*

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

Високий рівень таксономічного багатства локальної фауни підтримуваний завдяки високому рівню біотопної диференціації видів, що утворюють 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 забезпечені існуванням біотопів, що відрізняються складом угруповань і структурою домінування в них. Дослідження виконано на прикладі угруповань дрібних ссавців Провальського степу.

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

Висока таксономічна ємність екосистем визначена як різноманіттям просторового і трофічного ресурсу, так і тонкою диференціацією видів кожної систематичної групи за їхньою належністю до тих чи інших оселищ. У зоології загальноприйнятим для опису оселищ є поняття біотопу. Біотопна диференціація родів і видів особливо яскраво виражена в угрупованнях мезофауни та макрофауни, і її майже нема у видів, що становлять мегафауну. Однією з найпопулярніших у дослідженнях екологічної диференціації серед хребетних є група мікромамалій [4], які є не стільки таксономічною, скільки екологічною та обліковою групою, що в межах нашої фауни охоплює передусім представників двох підрядів епітерій – мідицеподібних (*Soricoidea*) і мишоподібних (*Muroidea*).

Моніторингові та інвентаризаційні дослідження фауни передбачають облікування за двома напрямками: облік видового складу та облік чисельності. Інформація про видовий склад може накопичуватися поступово з різних джерел, проте чисельність видів необхідно обліковувати методами, що дають змогу порівняти дані різних дослідників і різних облікових ділянок.

Універсальним методом, що дає змогу обліковувати одночасно видовий склад і чисельність дрібних ссавців, є застосування пасток. Звичайно як пастки використовують механічні системи (пастки Геро і “живоловки”) та ловчі ями, з яких найвідоміша для лову дрібних ссавців - 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 ми використали, і метою цього дослідження став аналіз результатів обліку мікротеріофауни природного заповідника “Провальський степ” — одного з найбагатших за кількістю видів ссавців заповідних куточків України загалом та її степової зони [7, 9–11].

На території заповідника “Провальський степ”, що належить до складу Луганського природного заповідника як одне з відділень, є сім основних типів біотопів, характерних загалом для регіону Донецько-Донських степів. Головні два типи - степові ділянки, розташовані на підвищеннях, та байрачні ліси, що формують густу мережу вздовж постійних чи сезонних водотоків. Також є низка нетипових для степу біотопів, як-от ниви та лісосмуги.

Таблиця 1

Загальний обсяг матеріалу, отриманого за допомогою пасток Геро і ловчих циліндрів, його видовий склад та акроніми видових назв

Рід та вид	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 laevis</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

Степові ділянки представлені трьома головними варіантами: цілинний, абсолютно заповідний степ (AZS), регулярно або періодично скошуваний степ (KS) та чагарниковий степ (ChS). Лісові ділянки - це байрачні ліси, переважно різні типи

дібров. Серед них можна виділити сухі байрачні ліси (BLS), розташовані по сухих байраках, та вологі (BLV), де є джерела або постійні чи тимчасові водотоки. До нетипових для степу біотопів можна зачислити лісосмуги (LS) та розташовані по берегах дрібних річок вологі луки (VL).

Загальний обсяг облікової роботи - 7955 пастко-діб та 569 канавко-діб. Для обліків використано пастки Геро, виставлені у лінії по 50–100 штук з експозицією дві–п'ять діб, та ловчі канавки по два–п'ять 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.

Є певні відмінності в ефективності виловлювання різних родів, що зайвий раз засвідчує важливість поєднання двох різних способів ловлі. Наприклад, канавками ліпше облікувати землерийок (у 15 разів), мишівок (у 9 разів) та хом'ячків (у 4 рази), пастками — мишей (у 3,7 рази); нориць та вовчків ловлять обома методами майже однаково (рис. 1). З огляду на це подальший виклад матеріалу виконано за всією сумою результатів ловлі ссавців обома методами обліку.

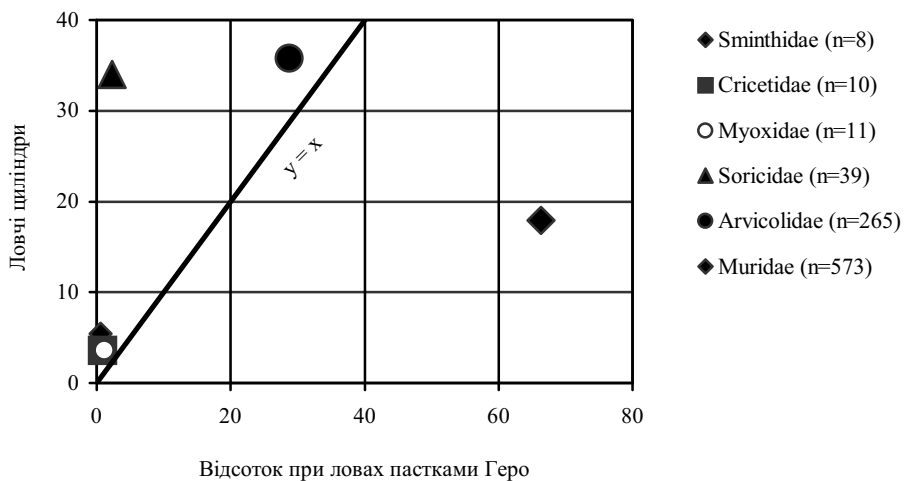


Рис. 1. Порівняння ефективності ловлі різних родин мікромамалій пастками Геро та ловчими циліндрами (за табл. 1). Шкала осей — відсоток групи у загальній вибірці.

Таблиця 2

Розподіл видів мікромамалій за біотопами заповідника “Провальський степ” на підставі обліків пастками Геро і канавками.

Вид	Кількість зразків							Відсоток						
	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL
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-lae	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. У цих двох рядках у правій серії даних зазначено загальний рівень чисельності звірів у перерахунку на 100 пастко-діб та 100 канавко-діб, відповідно. Жирним виділено дані щодо домінантів, темним фоном — усіх видів домінантної групи (≥10 %).

Очевидно, що весь вилонений матеріал – а це 906 особин 15 видів 6 родин – розподілений по дослідженій території дуже нерівномірно. Кожний з біотопів відрізняється видовим багатством та видовим різноманіттям, як це видно з даних, наведених у табл. 2.

У кожному із досліджених біотопів є один вид з часткою понад 30% (див. табл. 2). Найвиразніше домінування у біотопах відкритого типу – скошуваному і чагарниковому степу (частка домінанта > 80 %), в обох випадках домінантом є норця лугова *Microtus laevis* (=rossiaemeridionalis). Подібна ситуація простежується 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, як і в інших степових ділянках, домінує *Microtus laevis* (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 і в лісосмузі, домінує *S. uralensis* (49%).

Очевидно, що ядро домінантів становлять три види гризунів, які здатні за сприятливих умов стрімко збільшувати чисельність. На всіх степових ділянках

домінує типовий землерий-зеленоїд – нориця *Microtus laevis*, а в байрачних лісах – мишак *Sylvaemus tauricus*, у раціоні якого переважають плоди дерев і чагарників. Між ними є 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%).

Водночас жодний із типово степових видів мікромамалій (білозубки, мишівки, хом'ячки, строкатки тощо) не займає панівного положення в структурі жодного з локальних угруповань, хоча в усіх типах степових ділянок види степового ядра є закономірними їхніми 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 чотирьох родин мікромамалій: мідисцевих (0–8,1%), вовчкових (0–3,1%), мишівоків (0–3,2%), хом'якових (0–5,0%).

На підставі наведених у табл. 2 даних розраховано показники видового різноманіття за Шеноном-Уївером (H') та вирівняності за Пієлу (e) [1, 2–3]. Ці розрахунки (табл. 3) дали високі значення показника видового різноманіття для всіх закритих і вологих типів біотопів ($H'=1,73$ – $2,24$), а також для ділянки абсолютно заповідного степу ($H'=2,84$). Біотопам з невисоким видовим різноманіттям, якими є два інші типи степів ($H'=0,87$ – $1,05$), притаманне монодомінування нориці *Microtus laevis*. В абсолютно заповідному степу видове різноманіття помітно високе саме завдяки низькому індексу домінування *Microtus laevis* (лише 30%) та високому ступеню вирівняності всіх інших видів мікромамалій за частотою їхнього трапляння, а також загалом велике видове багатство (11 видів, тобто 73% від усіх зареєстрованих видів дрібних ссавців).

Особливо треба зазначити про положення ділянки абсолютно заповідного степу (AZS) серед інших досліджених нами біотопів. Як видно з рис. 2, ця ділянка “Провальського степу” має найліпші показники в усьому ряду порівнянь (зокрема, велике видове багатство та висока вирівненість видів за частотою 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 характерне для більшості безлісних байраків.

Варто зазначити, що показники різноманіття для абсолютно заповідного степу суттєво відрізняються від інших двох типів степових ділянок, а саме: від чагарникового та скошуваного 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 зафіксовано порівняно низьке видове багатство мікротеріофауни (по п'ять–шість видів).

Таблиця 3

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

Біотоп	Кількість видів	Видове різноманіття, H'	Вирівняність за частотою, e	Індекс домінування, 1/e	Домінант, % у вибірці
AZS	11	2,84	0,82	1,22	<i>Microtus laevis</i> , 30
KS	6	0,87	0,34	2,94	<i>Microtus laevis</i> , 83
ChS	5	1,05	0,45	2,22	<i>Microtus laevis</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

Усе 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.

Результати цього дослідження яскраво засвідчують суттєві відмінності видового складу і складу домінантних 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 отриманого матеріалу: і не тільки від його загального обсягу, а 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 в один і той же час (разом це становить 15 видів). Найбільш представницьким щодо степових угруповань є абсолютно заповідний степ (11 видів). Аналогічний показник, проте завдяки вологолюбним видам (зокрема, і *Neomys* [8]), характерний для іншого типу відкритих біотопів – вологих луків. Порівняно з цими біотопами ділянки скошуваного та чагарникового степу фактично є збідненим варіантом не порушеного степу (AZS), які разом із лісосмугами найбідніші за видовим складом місцезнаходження.

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

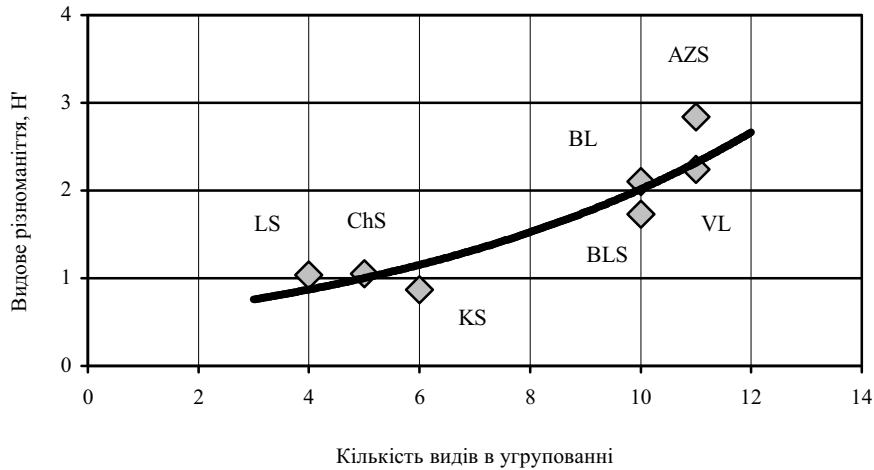


Рис. 2. Співвідношення показників видового багатства та видового різноманіття у семи основних типах біотопів заповідника “Провальський степ”, за даними табл. 2.

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. Наприклад, скошуваний степ — єдине місце реєстрації мишівки *Sicista subtilis* ($n=5$), у лісосмугах обліковано більшість (7 із 10) мишей виду *Sylvaemus sylvaticus*, окрім того, у скошуваному і чагарниковому степу дуже характерними є нориці виду *Microtus laevis*: тут зловлено їх 219 особин із 261 облікованих (див. 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 визначені різноманіттям біотопів та загальним рівнем мозаїчності ландшафту загалом.

Структуру схожості біотопів за видовим складом та схожості видів за спектрами заселених ними біотопів показано на рис. 3. Такий аналіз виконано із застосуванням алгоритму багатовимірного шкалювання, основою для чого стали вихідні дані щодо розподілу видів за біотопами (див. табл. 2). 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).

Таблиця 4

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

Категорія наявності	Відсоток у вибірці	Бал рясноти	Категорія наявності	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

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). Наприклад, усі 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 (див. рис. 3) – порушені, сухі, часто відкриті, а у правому нижньому – незаймані (віргільні), порівняно 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 цікаві результати. В центрі (трохи ліворуч) щільним кластером розміщені дані щодо землерийок, а навколо них – інших нечисленних груп: мишівок, хом'ячків, мишей-крихіток, вовчків. Цей кластер загалом відповідає узлісному типу фауни з явною схильністю до порівняно вологих і напівзакритих біотопів. Осторонь цієї групи широким півколом – дані щодо п'яти видів домінантно-субдомінантної групи: нориці лугової (*Microtus laevis*), трьох видів мишаків (*Sylvaemus uralensis*, *tauricus*, *sylvaticus*) та миші звичайної (*Mus musculus*). Крайове положення останніх п'яти видів може бути пояснене саме їхньою еволюційною поведінкою: вони заселяють різні біотопи і змінюють у них свою чисельність очевидно не узгоджено з іншими видами мікромамалій. Їхні домінантні позиції визначені високим базовим рівнем забезпеченості кормами та оселищами, а також високою фактичною плодючістю.

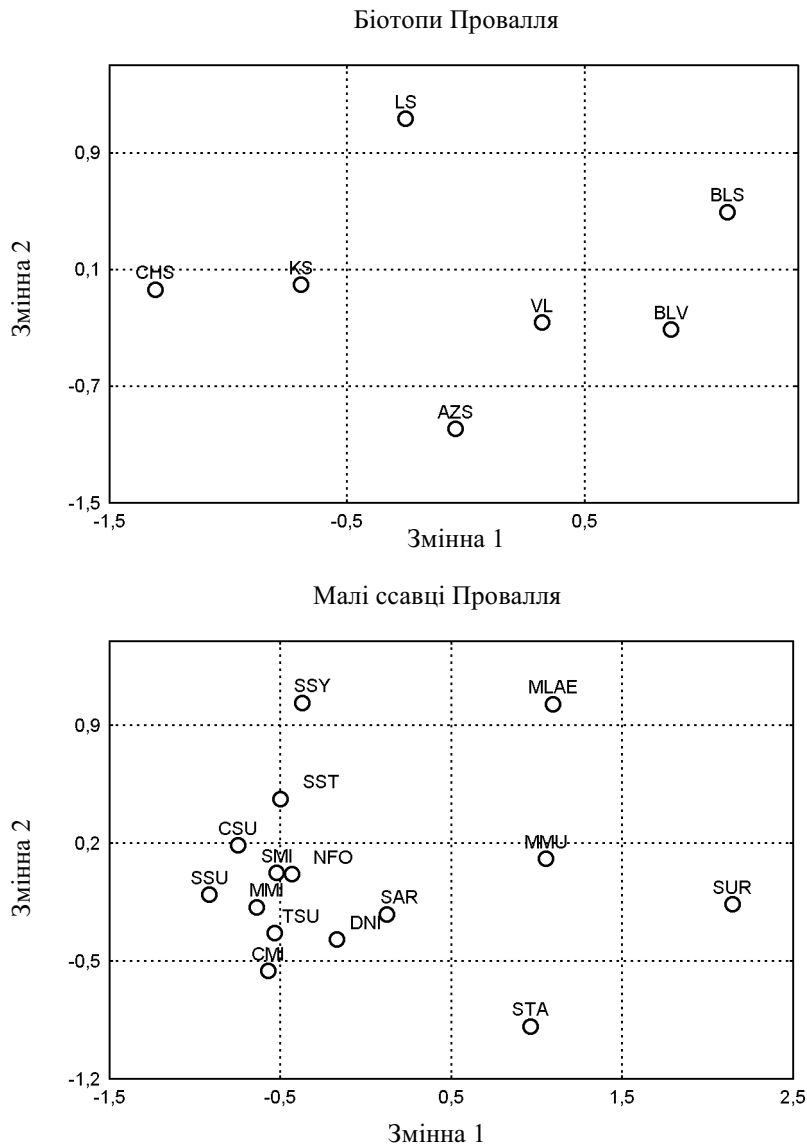


Рис. 3. Схожість досліджених біотопів за їхнім населенням (а) та подібність видів за їхнім біотопним розподілом (б). Багатовимірне шкалювання виконано на підставі матриць евклідових дистанцій за даними із табл. 2, переведеними у бали за табл. 4. Акроніми назв біотопів та видів відповідають наведеному у тексті і табл. 1, відповідно. Евклідова відстань.

За рівнем біотопної притаманності види розрізняють так: деякі з них відомі лише в одному–двох біотопах, інші — у багатьох, а два види (миші *Mus musculus* та *Sylvaemus uralensis*) — у всіх семи досліджених біотопах. Такі дані зведено у табл. 5, де види розміщено у порядку збільшення кількості заселених ними біотопів. Очевидно, що всі види досліджених нами угруповань формують єдиний ряд за кожним із показників рясноти: 1) кількістю заселених біотопів; 2) середній балом чисельності; 3) коефіцієнтом варіації цього бала. Іншими словами, фонові види є численними у більшості місцезнаходжень, натомість види, що мають виражену схильність до оселення в якомусь одному типі біотопу, є нечисленними як загалом у регіоні, так і у своєму біотопі, зокрема.

Таблиця 5

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

Рід та вид	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL	Біо-топів	Серед-ній бал	Коефіцієнт 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 laevis</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. Масним виділено дані щодо видів з балом рясноти 3–5.

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 порівняно великі за загальними розмірами екосистеми, чого не можна говорити про більшість заповідних ділянок степу [2]. Досліджений нами “Провальський степ” складається з двох крихітних ділянок по 200–250 га. Формально високі оцінки багатства його фауни нижче від усякої критики з огляду на ефективні розміри популяцій кожного з видів у межах заповідної території:

більшість з них існують лише як частини більших метапопуляцій, і вони, очевидно не є життєздатними лише на заповідних ділянках.

Важливе значення в оцінках стабільності угруповань має їхня структурна розвиненість. Загальновідомою є позитивна кореляція між видовим багатством та стабільністю угруповань [16, 18]. Монодомінантні угруповання не можуть бути ознакою стабільності екосистем (домінує лише один головний ресурс), і стабільність більша в угруповань із більшим видовим різноманіттям завдяки статистичному вирівнюванню флуктуацій у рясноті окремих видів [16]. Проте така закономірність неоднозначна [20], і, хоча зі збільшенням різноманіття коефіцієнт варіації біомас окремих видів збільшується, варіабельність загальної біомаси угруповання зменшується [21]. Справді, у досліджених нами угрупованнях мікромамалій високодомінантні угруповання (частка домінанту 75–85%) налічує лише чотири–шість видів (див. табл. 3), тоді як в угрупованнях з високим видовим багатством (8–11 видів) вирівненість видів за ряснотою, очевидно, більша.

Хоча найвищі показники видового багатства можна очікувати для угруповань, складених видами різної екологічної спеціалізації (наприклад 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 виявлено зв'язок між їхнім видовим багатством (а отже, і багатством фітофагів) та їхньою загальною біомасою, які, відповідно, прямо залежать від «абіотичного індексу» [15], тобто кількості життєдайних ресурсів. Зрозуміло, що висока продуктивність саме рослинних угруповань і визначає домінування гризунів-фітофагів, темпи розмноження яких не відстають від темпів приросту біомаси рослинних асоціацій, тоді як інші групи мікромамалій мають менш динамічний і більше розпорошений у просторі й часі ресурс.

Врешті, дуже важливий аспект становлять взаємини видів. У моделях досягнення “успішного різноманіття” [17] припущено можливість розвитку угруповань трьома рівнозначними способами: переважно механізмами конкуренції-колонізації, механізмами функціонування ніш, обома ними одночасно. В нашому випадку головною є прив'язка до ніш, характерна, принаймні, для видів домінантної групи, однак 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 мали альтернативні бали чисельності і жодного разу не були у складі однієї домінантної групи. Проте ця проблема виходить за межі нашої теми і є темою окремого дослідження.

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 Бондаренку і

Вадиму Морозу, а також Володимиру Кузнєцову (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 // Экология та ноосферология. 1999. Т. 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 симпозіуму).
3. Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доп. НАН України. 1995. № 7. С. 145–148.
4. Загороднюк И., Зеніна І., Федорченко О. та ін. Школа териологів 1996: "Аналіз фаунистичних угруповань" // Вестн. зоологии. 1997. Т. 31, № 2-3. С. 93–94.
5. Загороднюк И. В., Киселюк О. І. Концепція бальних оцінок чисельності популяцій ссавців // Природа Розточчя: Зб. наук.-техн. праць природного заповідника "Розточчя". Івано-Франкове, 1998. Вип. 1. С. 187–190.
6. Киселюк О. І. Населення дрібних ссавців заповідних екосистем Східних Карпат: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. К., 1998. 16 с.
7. Кондратенко А. В. Териологические исследования в заповеднике «Провальская степь» // Вісник Луган. держ. пед. ун-ту ім. Т. Шевченка. 2002. № 1 С. 19–24.
8. Кондратенко А. В., Загороднюк И. В. Находки *Neomys fodiens* в Провальской степи (Восточная Украина) // Вестник зоологии. 2002. Т. 35. № 4. С. 41–47.
9. Кузнєцов 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. Ч. 3. С. 3–6. (Препринт Ин-та зоол. АН УССР, № 87.8).
11. Марочкина В. В., Тимошенко В. А. Материалы 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, № 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, № 3. P. 436–460.
16. Doak D. F., Bigger D., Harding E. K., et. al. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology // American Naturalist. 1998. Vol. 151, № 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, № 5. P. 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