

Динамика численности мышевидных грызунов и структура их сообществ на о-ве Сахалин

В. А. НЕСТЕРЕНКО¹, О. А. БУРКОВСКИЙ²

¹ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: vanester@mail.ru

²Компания “Сахалин Энерджи”
693020, Южно-Сахалинск, ул. Дзержинского, 35

Статья поступила 15.11.2018

После доработки 17.12.2018

Принята к печати 17.12.2018

АННОТАЦИЯ

На основе многолетнего сравнительного изучения двух сходных по видовому составу лесных сообществ грызунов о-ва Сахалин рассмотрены закономерности трансформации их структуры. Анализ динамики видового обилия и структуры доминирования показал, что однодоминантная структура сообщества на Северном Сахалине характеризуется отсутствием межгодовых перестроек и очень устойчива, а формирование общей численности сообществ грызунов происходит только в зависимости от уровня обилия красной полевки, тогда как для южной части острова характерно два типа структуры: однодоминантная – с преобладанием либо красной, либо красно-серой полевки, или двухдоминантная, когда оба вида выступают как содоминанты. Численность второстепенных видов изменяется независимо от численности доминантов. Обилие красной и красно-серой полевки в пределах одного сообщества меняется синхронно, тогда как сопряженность популяционных циклов этих видов в южных и северных сообществах отсутствует.

Ключевые слова: грызуны, структура сообщества, численность, Сахалин.

Изучение закономерностей функционирования биотических сообществ остается фундаментальным направлением экологии. Несмотря на огромный массив накопившихся данных по этой теме прорыва в решении проблемы организации сообществ до сих пор не произошло, и ученые говорят о затяжном кризисе этого направления [Гиляров, 2007; McGill et al., 2007]. В значительной степени это обусловлено размытием содержания термина “сообщество”, под которым понимают как весь комплекс организмов от простейших до млекопитающих субъективно выделенного рай-

она, так и удобные для обработки выборки, представляющие собой искусственные видовые компоновки. Представляется, что наиболее продуктивным для выявления общих закономерностей функционирования сообществ может оказаться таксоценологический подход [Нестеренко и др., 2016], когда изучаются корректно выделенные фрагменты сложных сообществ (гильдии, ассоциации, таксоцены). В силу массовости видового богатства и специфичности реакций на изменения в экосистемах главными объектами в исследованиях сообществ животных традиционно являются землеройки и грызуны. Но если для

землероек характерно обитание в составе таксонов, то сообщества грызунов – это скорее симпатрические ассоциации [Литвинов, 2010], которые рассматриваются как биосистемы с определенными принципами пространственной и временной организации [Роговин, 1999; Литвинов, 2001].

При изучении сообществ грызунов анализу традиционно подвергаются географически удаленные и различающиеся по видовому составу сообщества, тогда как особое внимание должно уделяться сопоставлению особенностей динамики разных сообществ со сходной видовой структурой. Такую возможность представляет о-в Сахалин, который, с одной стороны, из-за изолированности гарантирует долговременное сохранение по всей территории структурно близких по видовому составу сообществ мелких млекопитающих, с другой стороны, из-за своих размеров и географического положения обеспечивает достоверные различия сообществ южных и северных районов острова. Цель настоящей работы – изучение особенностей динамики численности фоновых видов грызунов и сравнительный анализ закономерностей динамики структуры двух модельных сообществ мышевидных грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществляли в августе – сентябре 2008–2014 гг. и контрольном учете в 2016 г. в двух районах о-ва Сахалин, дистанция между которыми составляла около 500 км. Северный участок расположен между заливами Набильский и Луньский (51°24' с. ш.; 143°20' в. д.) в 40 км от пос. Ноглики (рис. 1, а), южный участок – вблизи побережья зал. Анива (46°38' с. ш.; 142°54' в. д.) в 10 км восточнее г. Корсаков (см. рис. 1, б). На каждом участке заложено по шесть станций, удаленных одна от другой на расстоянии от 0,5 до 6 км.

Климат о-ва Сахалин, сформированный под влиянием муссонов и системы морских течений, характеризуется холодной сухой зимой и теплым влажным летом. Разнообразие погодно-климатических условий предопределено большой протяженностью острова. По данным наблюдений на метеостанциях в г. Корсаков и пос. Ноглики (материалы предоставлены ФГБУ “Сахалинское управление по гидрометеорологии и мониторингу окру-

жающей среды”) в южных районах средняя годовая температура воздуха за период исследований составила 4,2 °С (+18 °С за август и –9 °С – за январь), а образование устойчивого снежного покрова высотой от 41 до 74 см происходило в конце ноября – начале декабря и сохранялось 140–160 дней. На севере острова средняя температура воздуха за август составила +15,6 °С, за январь –16,5 °С (–0,4 °С в среднем за год), а постоянный снежный покров высотой от 55 до 132 см устанавливался в начале ноября и разрушался в начале мая.

На севере острова преобладают елово-пихтовые леса с присутствием лиственницы или переходящие в багульниковые лиственничники темнохвойные леса, тогда как на южном участке лесные формации представляют собой возобновления хвойных и лиственных пород на месте темнохвойников, сведенных рубками и пожарами более 30 лет назад.

Отлов животных проводили ловушками Геро, которые выставляли в линии по 50 шт. через 5 м друг от друга. Данные по отловам пересчитывали на 100 ловушек, относительную численность (обилие) для каждого вида выражали в особях на 100 ловушко-суток (л.-с.) (особей/100 л.-с.), что соответствует показателю уловистости (%). На каждой станции отработывали не менее 200 л.-с. (таблица).

Суммарно за период исследований отработали 34 750 л.-с. и отловили 6557 особей грызунов шести видов: полевку красно-серую (*Myodes rufocanus* Sundevall, 1846), полевку красную (*Myodes rutilus* Pallas, 1779), полевку шикотанскую (*Myodes rex* Imaizumi, 1971), мышшь восточноазиатскую (*Apodemus peninsulae* Thomas, 1907), мышшовку длиннохвостую (*Sicista caudata* Thomas, 1907) и лемминга лесного (*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844).

На о-ве Сахалин выявлено обитание 15 видов грызунов, из которых мышевидные грызуны (подотряд Мышеобразные *Muomorpha*) представлены 11 видами [Костенко, Бурковский, 2011]. За период исследований на учетных станциях не отловлены серые полевки. Сахалинская полевка *Microtus (Alexandromys) sachalinensis* на юге острова не встречается, а на севере придерживается открытых долин рек с переувлажненными лугами, тогда как проведенные исследования приурочены преимущественно к лесной зоне. Дальневосточная полевка *Microtus (Alexandromys) fortis*,

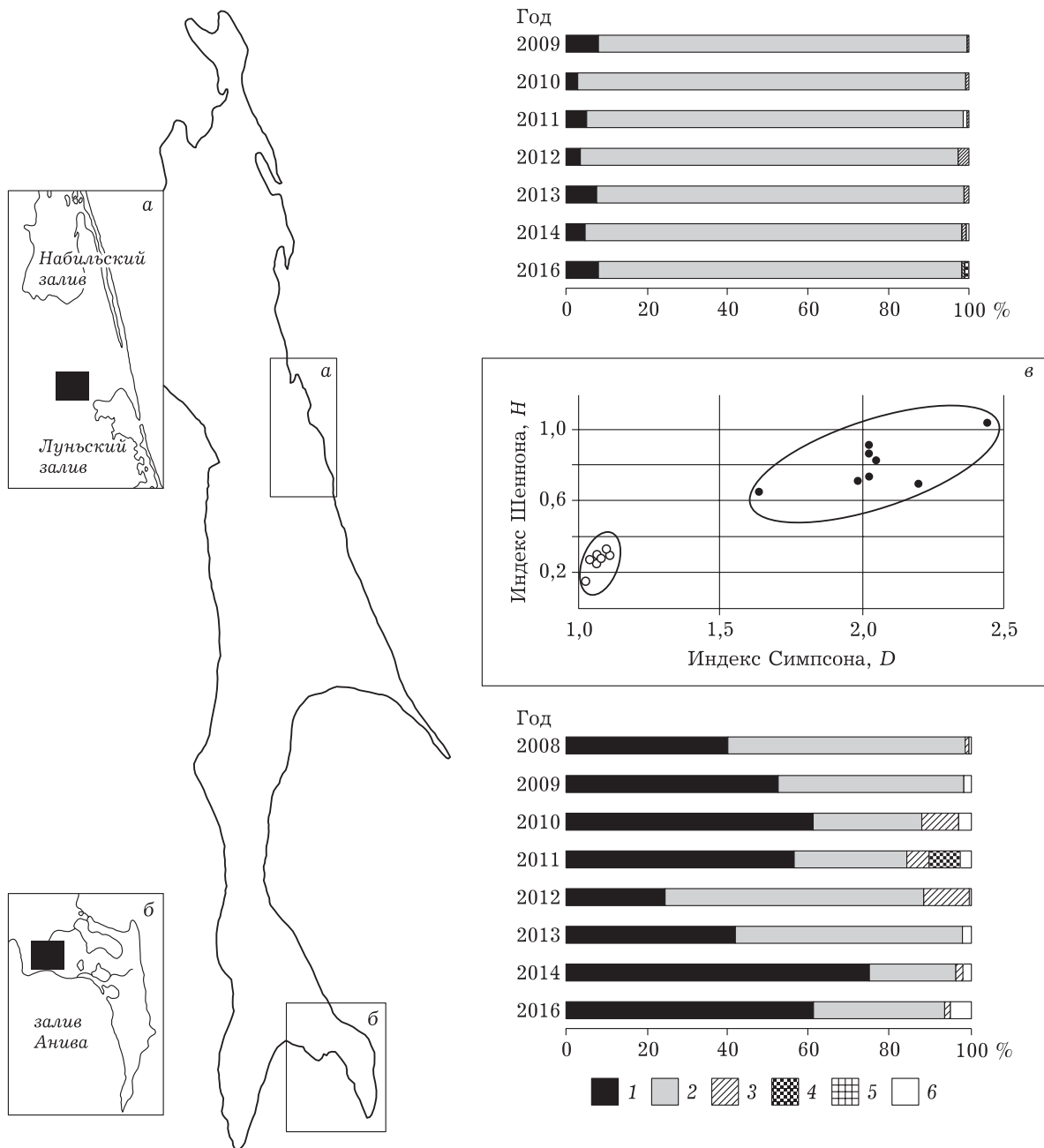


Рис. 1. Расположение участков сбора материала (заштрихованные квадраты) и структура доминирования в сообществах грызунов на юге (а) и севере (б) Сахалина в 2008–2016 гг.: 1 – красно-серая полевка, 2 – красная полевка, 3 – восточноазиатская мышь, 4 – шикотанская полевка, 5 – лесной лемминг, 6 – длиннохвостая мышовка. На врезке (в) – сравнение индексов разнообразия южного (черные кружки) и северного (светлые кружки) сообществ грызунов

обитание которой на Сахалине недавно доказано [Тиунов и др., 2009], в небольшой численности отмечена только на северо-западном побережье острова. Из анализа сообществ мышевидных грызунов исключена ондатра *Ondatra zibethicus*, численность которой нельзя установить применяемым ме-

тодом. Хотя серые крысы *Rattus norvegicus* на Сахалине регулярно выселяются в природные биотопы [Сурков, 1973; Костенко, Бурковский, 2011], группа синантропных видов, включающая также черную крысу *Rattus rattus* и домовую мышь *Mus musculus*, в данной статье не рассматривается.

Анализ изменений в сообществах грызунов осуществляли с учетом числа видов, их относительной численности и структуры доминирования, которую оценивали с помощью выраженного в процентах индекса доминирования (и. д.), который отражает долю конкретного вида в сообществе и рассчитывается как отношение числа особей каждого вида к общему числу всех отловленных грызунов. Использовали следующую шкалу доминирования: абсолютный доминант – доля участия в выборке 50 % и более, доминант – 30–49 %, субдоминант – 10–29 %, второстепенный – менее 10 %.

Для сравнения структурных вариантов сообществ грызунов применяли индексы Маргаллефа, Шеннона (H) и Симпсона (D). Индекс Шеннона характеризует весь видовой

состав с учетом обилия редких видов, почти не зависит от величины пробы и характеризуется нормальным распределением, что позволяет использовать для проверки значимости различий t -критерий Стьюдента. Индекс Симпсона более чувствителен к доминирующей группе, и, соответственно, его величина тем больше, чем сильнее доминирование одного или нескольких видов. Для выяснения степени значимости связи динамики численности разных видов грызунов использовали коэффициент корреляции Пирсона (r); исходные значения обилия при этом нормировали с помощью трансформации по уравнению $x_{\text{нор}} = \ln(1 + x_{\text{исх}})$. Для статистической обработки данных использовали пакеты программы Species Diversity & Richness 2.5. и Statistica 10.0.

Относительная численность (особей/100 л.-с.), количество отловленных особей (в скобках) и индекс доминирования мышевидных грызунов на юге и севере о-ва Сахалин в 2008–2016 гг.

Район	Вид	Год							
		2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2016
		1500*	2050	2450	3150	1800	3250	1800	1500
Юг	Ruf	12,3 (185) 39,9	5,1 (105) 52,2	2,5 (62) 61,4	2,8 (89) 56,3	12,8 (231) 24,5	0,7 (24) 41,8	11,3 (204) 75,0	3,3 (49) 61,2
	Rut	18,2 (273) 58,9	4,5 (92) 46,0	1,1 (27) 26,7	1,4 (44) 27,9	33,5 (603) 63,9	0,9 (31) 56,4	3,2 (58) 21,4	1,7 (26) 32,5
	Rex	0,1 (1) 0,2	–	–	0,4 (12) 7,6	0,1 (1) 0,1	–	–	–
	Apo	0,2 (3) 0,6	–	0,4 (9) 8,9	0,3 (9) 5,7	5,9 (107) 11,4	–	0,3 (5) 1,8	0,1 (1) 1,3
	Sic	0,1 (2) 0,4	0,1 (3) 1,5	0,1 (3) 3,0	0,1 (4) 2,5	0,1 (1) 0,1	0,1 (1) 1,8	0,3 (5) 1,8	0,3 (4) 5,0
		–	1700*	3200	3150	2150	3000	2250	1800
Север	Ruf	–	2,8 (48) 8,0	0,5 (16) 2,9	0,2 (7) 5,0	1,7 (36) 3,5	2,6 (79) 7,7	0,4 (9) 4,5	3,4 (61) 8,1
	Rut	–	32,4 (552) 91,8	16,8 (637) 96,2	3,7 (130) 92,9	44,2 (952) 93,7	30,9 (927) 91,0	8,3 (187) 94,0	37,8 (681) 90,8
	Rex	–	–	0,05 (1) 0,2	0,05 (1) 0,7	–	–	–	0,3 (5) 0,7
	Apo	–	–	0,1 (3) 0,5	–	1,3 (28) 2,8	0,4 (11) 1,1	0,05 (1) 0,5	0,2 (3) 0,4
	Sic	–	0,1 (1) 0,2	–	0,05 (1) 0,7	–	0,05 (1) 0,1	0,05 (1) 0,5	–
Lem	–	–	0,05 (1) 0,2	0,05 (1) 0,7	–	0,05 (1) 0,1	0,05 (1) 0,5	–	

Примечание. Ruf – красно-серая полевка; Rut – красная полевка; Rex – шикотанская полевка; Apo – восточноазиатская мышь; Sic – длиннохвостая мышовка; Lem – лесной лемминг; прочерк – вид отсутствует.
* Количество отработанных в данном году ловушко-суток.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика численности. За период исследований на юге о-ва Сахалин выявлены все фазы цикла красно-серой полевки – пик (2008, 2012 и 2014 гг.), депрессия (2010 и 2013 гг.), спад (2009 г.) и подъем (2011 г.). Интересно, что в цикле 2010–2013 гг. выпала фаза снижения численности: после пика, который наблюдался в 2012 г., в 2013 г. произошло резкое падение обилия этого вида до минимального значения (см. таблицу). За время мониторинга наблюдался всего один полный цикл. Например, если за точку отсчета принимать депрессию, то период 2008–2009 гг. явился заключительной стадией предыдущего цикла, а 2014 г. – началом нового. Таким образом, от депрессии до депрессии прошло три года, а между пиками в первый раз прошло четыре года, а во второй – всего два.

Для красной полевки на Южном Сахалине также характерно наличие резких колебаний обилия. Фазы пика зарегистрированы в 2008

и 2012 гг. В 2009 г. наблюдался спад, а депрессии отмечены в 2010 и 2013 гг. Фаза подъема в 2011 г. выражена слабо, тогда как в 2014 г. подъем оказался более резким, превысившим показатель уровня депрессии в 3,5 раза.

В первом полном цикле численность красной и красно-серой полевки изменялась синхронно, хотя амплитуда колебаний различалась (рис. 2). Падение численности красной полевки в 2009 г. было более резким, а возрастание в 2011 г. не столь заметным, как у красно-серой полевки. В 2012 г. у обоих видов наблюдался подъем, но с более выраженной амплитудой у красной полевки. На первом этапе второго цикла у обоих видов произошло синхронное выпадение фазы спада и численность в 2013 г. снизилась до минимума. Однако уже в 2014 г. амплитуда роста численности у красно-серой полевки оказалась выше, чем у красной, и, возможно, достигла пиковой величины.

Из-за очень низкой численности второстепенных видов трудно анализировать особен-

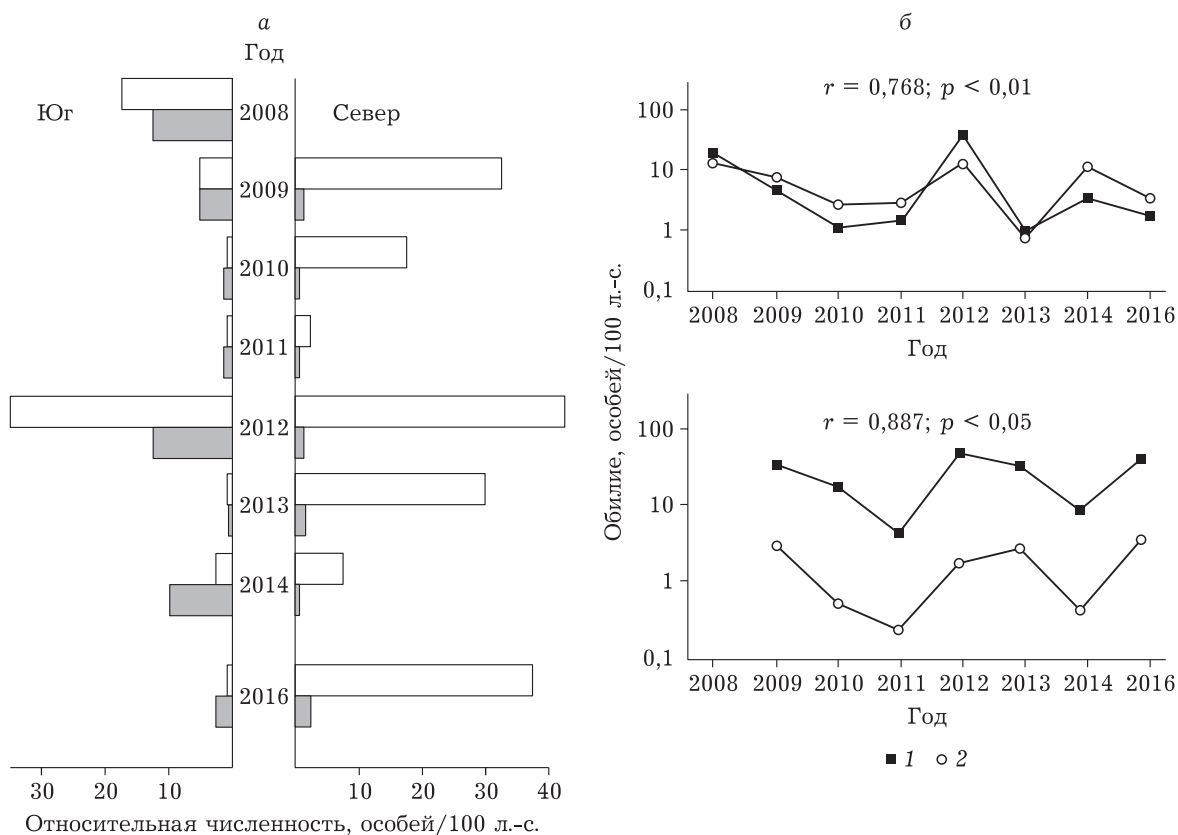


Рис. 2. Относительная численность красной (светлые столбики) и красно-серой (темные столбики) полевки на юге и севере Сахалина (а); динамика обилия (по оси ординат – логарифмическая шкала) красной (1) и красно-серой (2) полевки на юге (вверху) и севере (внизу) Сахалина (б) в 2008–2016 гг.

ности их динамики. Обилие длиннохвостой мышовки оставалось примерно на одном уровне, и в пределах мониторингового участка особи этого вида отлавливались на всех станциях. Численность шикотанской полевки оказалась повышенной только в 2011 г., когда было отловлено 12 особей (0,4 особи/100 л.-с.), и в этом году наблюдалась фаза медленного роста популяции других лесных полевок после глубокой депрессии 2010 г. Резкий подъем обилия восточноазиатской мыши совпал с пиком численности лесных полевок (см. таблицу): в 2012 г. относительная численность этого вида составила 5,9 особей/100 л.-с.

На Северном Сахалине динамика численности красно-серой полевки отличалась от таковой на юге острова (см. таблицу, рис. 2). После популяционного пика, который наблюдался в 2009 г., в 2010 г. произошел спад численности, а на последовавшей в 2011 г. фазе депрессии снизился до минимального за весь период исследований значения 0,2 особи/100 л.-с. Начавшаяся в 2012 г. фаза популяционного роста завершилась в 2013 г. пиком и закономерно последовавшей депрессией 2014 г. Таким образом, полный популяционный цикл (от пика 2009 г. до пика 2013 г.) составил четыре года. Даже с учетом неизвестной из-за отсутствия мониторинговых исследований ситуации 2015 г., между пиком 2013 г. и пиком 2016 г. прошло на год меньше, чем в предыдущем цикле.

Популяционный пессимум красной полевки наблюдался в 2011 г. и этой депрессии предшествовала фаза спада 2010 г., но после нее в 2012 г. сразу последовал пик с самым высоким показателем обилия этого вида (44,2 особи/100 л.-с.). На следующий год численность немного снизилась до уровня 32,8 особи/100 л.-с. Аналогичная картина наблюдалась и в предыдущем популяционном цикле. На стадии предварительных исследований в 2008 г. численность красной полевки в рассматриваемом районе достигла 34,2 особи/100 л.-с., а в 2009 г. снизилась до 29,6 особи/100 л.-с. Такое совпадение ситуации позволяет говорить о феномене “затяжного пика”.

Численность второстепенных видов, как и на юге Сахалина, оказалась столь незначительна, что не поддается корректному анализу. Однако интересно отметить, что аналогично с южным сообществом грызунов

заметное повышение численности восточноазиатской мыши (см. таблицу) совпало с фазой пика красной полевки и фазой роста обилия красно-серой полевки.

Структура сообществ. Анализ динамики сообщества грызунов на юге о-ва Сахалин показал, что с 2008 по 2014 г. трижды произошла перестройка его структуры. Учитывая, что фазы динамики численности двух фоновых видов полевок совпадали, основной причиной структурной перестройки сообщества являлось несовпадение амплитуды динамики их численности.

В 2008 г. при высоких показателях общей численности грызунов (30,9 особи/100 л.-с.) и спада в 2009 г. (9,7 особи/100 л.-с.) структура сообществ была двухдоминантной за счет близкого по значениям и. д. красной и красно-серой полевок. В 2008 г. красная полевка выступала абсолютным доминантом на всех станциях в пределах учетной площадки, а в 2009 г. наметилось повсеместное смещение в сторону преобладания красно-серой полевки. Хотя в 2008 г. сообщество было пятивидовым, а в 2009 г. из-за отсутствия в отловах шикотанской полевки и восточноазиатской мыши – трехвидовым, и индекс Маргалёфа, соответственно, имел двукратное различие (0,65 и 0,37), показатели индекса Шеннона статистически не различались.

В 2010 г. на фоне низких показателей численности грызунов (4,1 особи/100 л.-с.) и более глубокого падения обилия красной полевки по сравнению с красно-серой, индекс доминирования (и. д.) последней вырос до 61,4 %, и сформировалась однодоминантная структура сообществ, которая в 2011 г. на фоне наметившегося роста численности грызунов сохранилась. Хотя доля красной полевки увеличилась, этот вид не стал содоминантом красно-серой полевки только из-за резкого увеличения обилия шикотанской полевки и увеличенной численности восточноазиатской мыши и мышовки. Выравнивание в соотношении видов, включая второстепенные, отразилось на индексах: именно в этом году индекс Шеннона статистически значимо отличался от значений этого показателя во все остальные годы (t от 2,2 до 9,24; $t_{st} = 1,9$ при $p < 0,05$).

В 2012 г. произошло одновременное увеличение численности лесных полевок, но амплитуда роста у красной полевки оказалась

значительно выше (в 13,7 раза по сравнению с предыдущим годом), чем у красно-серой полевки (в 2,6 раза). Только на одной станции из шести этот вид занял положение доминанта (46,2 %), тогда как на остальных пяти стал абсолютным доминантом (55,2–90,8 %). В результате сообщество осталось однодоминантным, с той лишь разницей, что доминанты поменялись местами.

В ходе очередного пессимума (1,7 особи/100 л.-с.) в 2013 г. сообщество грызунов вновь, как и в 2008–2009 гг., было двухдоминантным, но при этом структура выборок с разных станций характеризовалась разнонаправленностью: от однодоминантной (80,0 %) с преобладанием красной полевки на второй станции до хотя и двухдоминантной, но с резким преобладанием (63,3 %) красно-серой полевки на пятой станции.

Дальнейший подъем численности грызунов (15,1 особи/100 л.-с.) в 2014 г., как и на фазе роста в 2011 г., сопровождался большим вкладом красно-серой полевки, что обусловило восстановление однодоминантной структуры. Отличительной особенностью структуры сообщества грызунов явилось максимальное за весь период исследований смещение соотношения двух преобладающих видов в пользу красно-серой полевки, и. д. которой превышал таковой красной полевки в 3,5 раза. Смещение степени доминирования в сторону одного вида при отсутствии в отловах шикотанской полевки отразилось на значениях индексов. Даже по сравнению с 2011 г., сходным по структуре сообщества грызунов, индекс Симпсона снизился на 0,6, а различия значений индекса Шеннона достигали значительной величины с высоким уровнем статистической значимости ($t = 5,01$; $t_{st} = 1,9$ при $p < 0,05$).

В 2016 г. структура сообщества была аналогичной таковой в 2010 г., когда красно-серая полевка являлась абсолютным доминантом.

На севере о-ва Сахалин сообщество грызунов в целом отличается стабильностью и характеризуется однодоминантной структурой. Несмотря на существенные колебания обилия мышевидных грызунов (от 4,0 до 47,3 особи/100 л.-с.) формирование общей численности их сообщества происходит только в зависимости от численности красной полевки. Заметных структурных трансформаций не наблюдается. Не происходит и внутренней пе-

рестройки, связанной со сменой доминирования фоновых видов, как это наблюдается в сообществах грызунов в южной части острова. На протяжении нескольких лет красная полевка выступала монодоминантом (и. д. более 80 %), а доля участия второстепенных видов, к которым относятся шикотанская полевка, восточноазиатская мышь, лесной лемминг и длиннохвостая мышовка, суммарно не превышала 3 %. Несколько большую роль в сообществах играла красно-серая полевка, но и она всегда оставалась второстепенным видом. Отличия при анализе показателей индекса разнообразия за разные годы не существенны и отражают преимущественно долю участия второстепенных видов и степень преобладания красной полевки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основным отличием южных и северных сообществ грызунов на о-ве Сахалин является отсутствие на юге лесного лемминга и низкое обилие красно-серой полевки, выступающей в роли второстепенного вида. Высокий индекс доминирования красно-серой полевки в южной части острова связан не столько с более мягкими климатическими условиями, сколько с большей мозаичностью ландшафта, обусловленной разной степенью антропогенной нарушенности лесных формаций. Зона высокой плотности этого грызуна на данной территории отмечена именно для вторичных растительных группировок на месте коренных темнохвойных лесов в сочетании с долинными лесами [Костенко, Бурковский, 2011]. Еще одной причиной повышенной численности красно-серой полевки на Южном Сахалине может являться отсутствие серых полевок, экологическую нишу которых частично занял этот вид [Тимофеева, Быков, 1975].

Сравнительный анализ популяционных динамик лесных полевок демонстрирует принципиальные отличия таковых Южного и Северного Сахалина (см. рис. 2).

Считается, что роль погодно-климатических факторов в динамике численности лесных полевок достаточно велика [Окулова, Мыскин, 1973; Ивантер, 1975; Садыков, Бененсон, 1992; и др.], но большинство исследователей сходятся в том, что они не могут являться причиной циклической динами-

ки [Krebs, Myers, 1974; Жигальский, 2002; и др.]. С одной стороны, даже экстремальные погодные изменения не останавливают рост населения мышевидных грызунов [Getz et al., 2007], с другой стороны, следующий за пиком численности популяционный крах наблюдается даже при благоприятных условиях [Башенина, 1977; Бобрецов, 2009]. Показательно, что аналогичные фазы цикла часто приходятся на годы, сильно отличающиеся по погодным условиям [Жигальский, Кшняев, 2000].

Соотнесение показателей численности рассматриваемых видов с погодно-климатическими условиями Южного и Северного Сахалина в период исследований не выявило значимых корреляций. Вместе с тем динамика численности лесных полевок на о-ве Сахалин демонстрирует циклический характер колебаний. При этом нужно подчеркнуть следующее: цикличность (наличие как минимум трех выраженных фаз популяционной динамики) и периодичность (наличие четкого интервала между аналогичными фазами цикла) отождествлять нельзя [Нестеренко, 1988]. Так, широко распространенное утверждение “3–5-летняя цикличность” уже само по себе свидетельствует об отсутствии периодичности. В самом деле, цикл не может быть менее трех лет (фазы пика, спада/роста и депрессии не могут совпадать) и более пяти лет, в противном случае придется говорить о двоянных или затяжных фазах, т. е., по сути, об отсутствии у цикла четкого периода.

Синхронность изменений численности разных видов имеет самостоятельное значение. Пространственно-временная синхронизация динамики численности изучается с конца прошлого века [Henttonen et al., 1985; Haydon, Steen, 1997; Bjornstad et al., 1999; и др.], и хотя акцент в исследованиях делался преимущественно на насекомых, было ясно, что сопряженность популяционной динамики разных видов животных имеет самое широкое распространение, и все внимание было направлено на поиск приводящего к согласованию механизма. Объяснения феномена синхронности предлагались те же, что и для цикличности [Ripa, 2000; Krebs et al., 2002; Liebhold et al., 2004], и со ссылкой на эффект Морана [Moran, 1953] ведущая роль традиционно отводилась погодно-климатическим факторам. Однако эффект Морана пригоден скорее для объ-

яснения сопряженности динамики одного вида в разных местообитаниях, чем для синхронизации циклов разных видов [Исаев и др., 2015].

Для сообществ грызунов о-ва Сахалин прослеживается совпадение фаз популяционных циклов красной и красно-серой полевок. На юге острова оно полное, а на севере можно отметить только одно исключение, когда в 2012 г. рост численности красно-серой полевки совпал с пиком у красной. Динамика численности красной и красно-серой полевок с высоким уровнем статистической значимости является сопряженной: $r = 0,887$, $p < 0,01$ на севере и $r = 0,768$, $p < 0,05$ на юге острова (см. рис. 2, б).

Что касается сопряженности популяционных динамик численности лесных полевок на Южном и Северном Сахалине, то таковая отсутствует: если в цикле 2008–2012 гг. отмечена синхронность изменения численности для обоих видов в северных и южных сообществах, то в следующем цикле движение численности оказалось противофазным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные сообщества мышевидных грызунов Сахалина представлены пятью видами на юге острова и шестью – на севере. На Северном Сахалине отмечены существенные колебания обилия грызунов, но формирование общей численности сообщества происходит только в зависимости от уровня обилия красной полевки. Однодоминантная структура сообщества грызунов характеризуется здесь отсутствием межгодовых перестроек, стабильна и очень устойчива. Для южных сообществ характерны два типа структуры: однодоминантная с преобладанием либо красной, либо красно-серой полевки, или двухдоминантная, когда оба вида выступают как содоминанты. Доля участия второстепенных видов, к которым относятся шикотанская полевка, восточноазиатская мышь, лесной лемминг и длиннохвостая мышовка, на севере острова суммарно не достигает 3 %, тогда как на юге их суммарный индекс доминирования может превышать 15 %. Численность второстепенных видов изменяется независимо от численности доминантов.

Динамика численности лесных полевок циклическа, но без строгой периодичности ци-

клов. Обилие красной и красно-серой полевки в пределах одного сообщества изменяется сопряженно, и даже в случае “затяжного пика” одного из содоминантов синхронизируется на совпадающих по времени фазах депрессии. В то же время связь динамики численности и циклов доминирующих видов в южных и северных сообществах грызунов отсутствует.

Авторы выражают свою признательность всем участникам экспедиционных работ, проведенных Зоологическим музеем Дальневосточного федерального университета в ходе мониторинговых исследований по заказу “Сахалин Энерджи Инвестмент Компани Лтд”, а также научному сотруднику лаборатории териологии ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН С. К. Холину за помощь в статистической обработке данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 356 с.
- Бобрецов А. В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 9. С. 1115–1126.
- Гиляров А. М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 7. С. 29–37.
- Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О. А., Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 376–383. [Zhigalski O. A., Kshnyasev I. A. Population cycles of the bank vole in the range optimum // Rus. J. Ecol. 2000. Vol. 31, N 5. P. 345–352.]
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.
- Исаев А. С., Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г., Тарасова О. В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 262 с.
- Костенко В. А., Бурковский О. А., Грызуны (Rodentia) острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2011. 152 с.
- Литвинов Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 125 с.
- Литвинов Ю. Н. Элементы пространственной организации сообществ мелких млекопитающих Сибири // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск; Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 17–48.
- Нестеренко В. А. Динамика численности грызунов: цикличность и периодичность // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в экосистемах. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 6–7.
- Нестеренко В. А., Локтионова Е. Ю., Бурковский О. А. Динамика структуры таксоцены землероек на юге о-ва Сахалин // Сиб. экол. журн. 2016. № 3. С. 333–342 [Nesterenko V. A., Loktionova E. Yu., Burkovsky O. A. Dynamics of structure of shrew taxocene in southern Sakhalin // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 3. P. 282–289].
- Окулова Н. М., Мыскин А. А. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 12. С. 1849–1860.
- Роговин К. А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 4. С. 394–413.
- Садыков О. Ф., Бененсон И. Я. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.
- Сурков В. С. К экологии серой крысы, обитающей в природных ландшафтах о-ва Сахалин // Проблемы особо опасных инфекций. 1973. Вып. 2 (30). С. 178–180.
- Тимофеева А. А., Быков Ю. М. К вопросу о распространении полевок и их влиянии на лесные насаждения в Сахалинской области // Природные ресурсы Сахалина, их охрана и использование. Южно-Сахалинск, 1975. С. 137–140.
- Тиунов И. М., Тиунов М. П., Шереметьева И. Н. Находки на Сахалине монгольской жабы (*Bufo raddei*) и большой полевки (*Microtus fortis*) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 11. С. 1406–1408.
- Bjornstad O. N., Stenseth N. C., Saitoh T. Synchrony and scaling in dynamics of voles and mice in Northern Japan // Ecology. 1999. Vol. 80, N 2. P. 622–637.
- Getz L. L., Hofmann J. E., Oli M. K., McGuire B. Vole population dynamics: influence of whether extremes on stoppage of population growth // Amer. Mid. Naturalist. 2007. Vol. 158, N 2. P. 461–466.
- Haydon D., Steen H. The effect of large- and small-scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis // Proc. Royal Soc. London. Biol. Sci. 1997. Vol. 264. P. 1375–1381.
- Henttonen H., McGuire D., Hansson L. Comparisons of amplitude and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Ann. Zool. Fennici. 1985. Vol. 22, N 3. P. 221–229.
- Krebs C. J., Myers Journal. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. Vol. 8. P. 267–399.
- Krebs C. J., Kenney A. J., Gilbert S., Danell K., Angerbjorn A., Erlinge S., Bromley R., Shank C., Carriere S. Synchrony in lemmings and voles populations in the Canadian Arctic // Can. J. Zool. 2002. Vol. 80, N 8. P. 1323–1330.
- Liebold A., Koenig W. D., Bjornstad O. N. Spatial synchrony in population dynamics // Ann. Rev. Ecol. Syst. 2004. Vol. 35. P. 467–490.
- McGill D. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J. et al. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecol. Lett. 2007. Vol. 10, N 10. P. 995–1015.
- Moran P. A. P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // Australian Journal. Zool. 1953. Vol. 1, N 3. P. 291–298.
- Ripa J. Analyzing the Moran effect and dispersal: Their significance and interaction in synchronous population dynamics // Oikos. 2000. Vol. 89, N 1. P. 175–187.

Number of mouse-like rodents and the structure of their communities on Sakhalin

V. A. NESTERENKO¹, O. A. BURKOVSKII²

¹*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS
690022, Vladivostok, Vladivostok stoletiya ave., 159
E-mail: vanester@mail.ru*

²*Sakhalin Energy Investment Company
693020, Yuzhno-Sakhalinsk, Dzerzhinskiy str., 35*

On the basis of a long-term comparative study of two rodent communities of Sakhalin Island, similar in their species composition, patterns of transformation of their structure are considered. Analysis of the dynamics of species abundance and dominance structure showed that monodominant community structure on Northern Sakhalin is characterized by the absence of interannual rearrangements and is very stable, and the formation of the total number of rodent communities occurs only depending on the abundance of *M. rutilus*, whereas the southern part of the island is characterized by two structure type: monodominant with a predominance of either *M. rutilus* or *M. rufocanus*, or bidominant, when both species act as co-dominants. The number of secondary species varies independently from dominants. Abundance of *M. rutilus* and *M. rufocanus* within the same community change synchronously, while the conjugation of the population cycles of these species in the southern and northern communities is absent.

Key words: rodents, community structure, number, Sakhalin.