

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
В ТРЕХ ЯРУСАХ ТРОПИЧЕСКОГО ЛЕСА ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА

© 2006 г. Н. А. Щипанов, А. А. Калинин

Представлено академиком Ю.И. Черновым 13.03.2006 г.

Поступило 13.03.2006 г.

С помощью трапиковой ловушки оригинальной конструкции было изучено посещение трех ярусов тропического леса (на грунте на высотах 1.5–2.5 и 7–15 м). Показано, что виды различаются по преимущественной активности в разных ярусах. При этом суммарные частоты посещения ярусов сходны. Индекс потока ресурса (произведение массы зверьков на частоту их встречаемости за сутки на единицу длины трансекта) практически одинаков во всех ярусах.

Рассматривая взаимодействия видов в экосистемах, Дикман [6] вводит понятие “биотическое конструирование” (biotic engineering), рассматривая его как образование и поддержание потока ресурса. Согласно этому автору, млекопитающие играют существенную роль в наземных экосистемах как регуляторы: они могут поддерживать специфическую сеть таких потоков, участвуя в пищевых цепях, изменяя физический облик местообитания прямо (устраивая гнезда, норы, обгрызая ветки и т.д) или косвенно (распространяя споры грибов и низших растений, семян высших растений). Мы полагаем, что мощность потока ресурса может быть охарактеризована с учетом биомассы видов-“регуляторов”, которая определяется на единице пространства за единицу времени. При этом ожидаемым является консервативность мощности потока, компенсируемая за счет численности или активности видов, сохраняющихся на территории при уменьшении таксономического разнообразия. Удобной моделью для рассмотрения этого вопроса являются тропические леса.

Тропические леса как наиболее сложные наземные экосистемы характеризуются наибольшим таксономическим разнообразием, большим числом взаимосвязанных специализированных видов, поддерживающих и распределяющих потоки ресурсов по ярусам [11]. Основная часть биологически ак-

тивного вещества включена в постоянный круговорот и практически не депонируется в почве. Можно ожидать, что в ненарушенном сообществе леса ресурсы относительно равномерно распределяются по различным ярусам. Это позволяет ожидать, что активность мелких млекопитающих в ярусном пространстве тропического леса будет отражать распределение ресурсных потоков. Соответственно ярусное распределение мелких млекопитающих может оказаться хорошим индикатором состояния экосистемы в целом. Тем не менее изучение вертикального распределения млекопитающих представляет достаточно сложную методическую проблему [14], и в настоящее время мы располагаем лишь разрозненными сведениями о привязанности различных видов к определенным ярусам, в основном по данным однократных отловов [4]. Мы разработали способ отлова и мечения мелких млекопитающих на высотах до 12–15 м и в настоящей публикации приводим данные по посещаемости различных ярусов тропического леса.

МЕСТО РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в Национальном парке Нам Кат Тьен (Южный Вьетнам) в течение последней недели января – первой недели февраля 2003 г. Парк расположен у подножия невысоких гор на высоте около 120 м над уровнем моря, в кратере древнего вулкана. Для большей части территории характерны лавовые поля и обломки туфа. Территорию парка пересекает река Данг-Най. Сезонные температуры различаются мало, но обильные осадки (1800 мм) выпадают только летом. Средняя температура около 24°C.

Для отлова зверьков использовали сетчатые живоловки оригинальной конструкции (рис. 1). Особенностью ловушки является наличие трапикового механизма. Нажатие на подножку (а) с усилием около 10 г освобождает падающую дверку (б). Ловушка имеет два замка. Замок (в), представленный падающей рамкой, фиксирует дверку в рабочей позиции ловушки, пружинный замок (г) препятствует открыванию перевернутой ловушки. В качестве приманки использовали плоды фи-

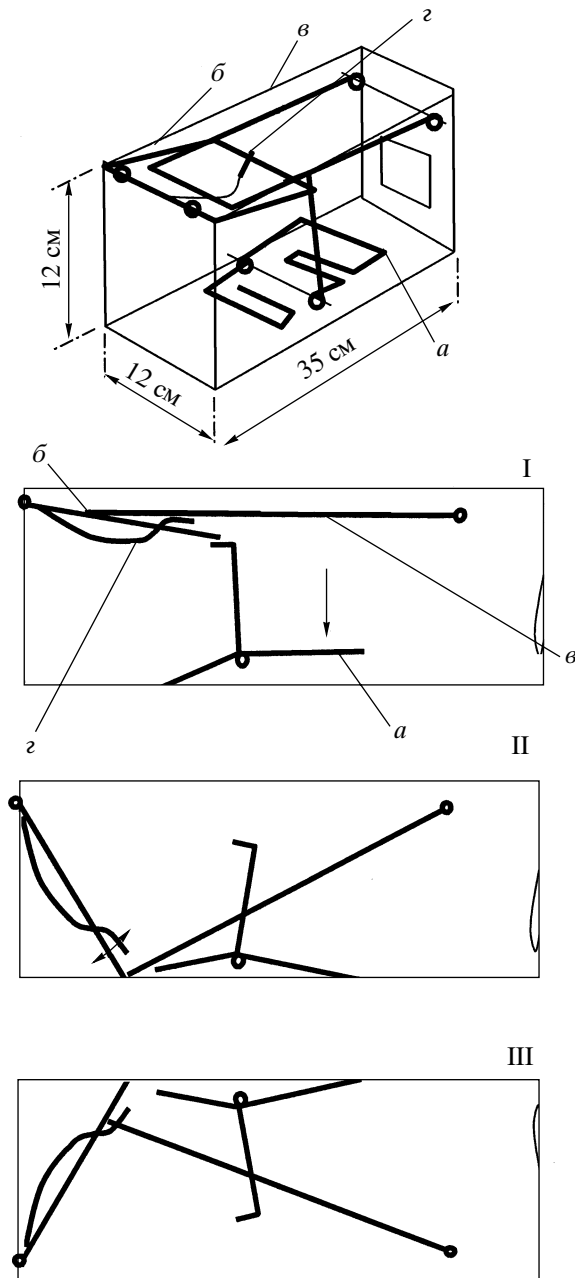


Рис. 1. Сетчатая трапиковая живоловка. Общий вид, в разрезе: I – в настороженном виде, II – в закрытом виде, III – в перевернутом виде (пояснения в тексте).

куса, печень и маниок, смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. Ловушки были выставлены в линию на 600-метровом трансекте. Линия была расположена на участке зрелого леса около реки. Основу древостоя составляли диптерокарпусы, фикусы и лагерстремии. Молодые деревья, низкорослые деревья и лианы формируют полог на высоте 7–15 м. Промежуточный ярус на высоте 1.5–2.5 м сформирован лианами, ратангами и подростом различных деревьев. Грунт в ос-

новном лишен растительности, которая представлена лишь отдельными проростками, редкими травами и молодым древесным подростом. Пятьдесят ловушек располагались на грунте, 25 ловушек были выставлены в промежуточном ярусе на высоте 1.5–2.5 м и 25 – в нижней части полога на высотах 7–15 м. В промежуточном и верхнем ярусах ловушки ставили на лианы и горизонтальные ветви. Для установки и снятия ловушек в верхнем ярусе использовали веревку. При подъеме ловушки трапик фиксировали шнуром в настороженном положении.

Наземных зверьков метили ампутацией пальцев, древесные виды – выстриганием шерсти. За время наблюдений помечены: 1 северная тупайя *Dendrogale murina* (без повторов), 1 обыкновенная тупайя *Tupaia glis* (3 повтора), 15 рыжих колючих крыс *Maxomys surifer* (32 повтора), 4 каштановые крысы *Niviventer fulvescens* (37 повторов), 1 белобрюхая крыса *Niviventer langbianis* (без повторов), 5 соневидных мышей *Chiropodomys gliroides* (14 повторов) и 5 прекрасных белок *Callosciurus erythraeus* (14 повторов).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Взрослый самец тупайи *D. murina* был пойман однократно на грунте на небольшой полянке около упавшего дерева. Самка тупайи *T. glis* была поймана трижды в пологе на высоте 7 м и один раз в среднем ярусе на высоте 2 м. Дистанция между крайними поимками составила 60 м.

Из 15 обнаруженных на линии рыжих колючих крыс *M. surifer* лишь один самец однократно пойман на лиане на высоте 1.5 м, остальные на грунте. Средняя дистанция между крайними поимками самцов составила 66 м, а у взрослых самок – 40 м. Участки взрослых самок в большей части были изолированы. Молодые зверьки пойманы около норы взрослой самки. Участки самцов перекрывали участки самок. Плотность, рассчитанная по проверенной нами формуле для этого вида [3], – 8 особей/га. Заметим, что эти характеристики совпадают с полученными нами ранее для рыжей колючей крысы в девственных лесах урочищ Ма Да и Суен Мок [3].

Один самец каштановой крысы *N. fulvescens* был пойман однократно, три других зверька дали множественные повторы. Две взрослые самки имели изолированные участки, которые соприкасались краями. Крайние точки участка самки, который целиком располагался на линии, разнесены на 156 м. Участок самца перекрывал участки обеих самок, крайние точки поимок находились на расстоянии 196 м. Выпущенные из ловушек зверьки убегали по земле и прятались в нору. Обе самки посещали одну и ту же нору, расположенную в корнях фикуса. Кроме того, одна из самок

посещала еще одну, отдельную нору. Самки были наиболее активны в среднем ярусе (1.8–2.2 м), на который пришлось 50% от всех ловов, 37% поимок получено на высотах от 7 до 12 м и лишь 13% на уровне грунта ($n = 25$). У самца 80% ($n = 13$) повторных отловов пришлось на средний ярус.

Взрослая самка белобрюхой крысы *N. langbianis* была поймана однократно в среднем ярусе.

Из пяти соневидных мышей *S. gliroides* однократно пойманы самка (в крайнюю ловушку) на высоте 7 м и два самца на высоте 9 и 12 м. Оседлые самки пойманы многократно на высотах более 7 м (85% ловов) и единично в среднем ярусе не ниже 2.2 м. Их участки не соприкасались. Расстояние между крайними поимками оседлых самок в обоих случаях составляло около 180 м. Выпущенные из ловушек зверьки взбирались на высоту порядка 5 м по ближайшему стволу и лишь затем перемещались в горизонтальном направлении по веткам, лианам или перепрыгивали со ствола на ствол.

Белки *S. erythraeus* в отличие от рассмотренных выше видов активны днем и чаще всего визуально наблюдаются в кронах. Это позволяет пользоваться прямыми наблюдениями. В Нам Кат Тьене мы наблюдали скопления этих белок на плодоносящих деревьях. В период плодоношения белки собирались в заброшенных садах. Очевидно, что изучение этого вида только на трансекте не может дать объективной картины использования пространства. Однако с точки зрения оценки потока ресурсов присутствие белок в рассматриваемых ярусах значимо, поэтому мы включили в анализ данные по этому виду. Семь белок убежали из ловушек до того, как они были оборудованы дополнительным замком (2) (см. рис. 1), пять особей было помечено. Две самки ловились повторно. Участки этих самок полностью совпадали. Крайние точки отловов на линии находились на расстоянии около 140 м. 71% поимок был получен в пологе на высотах более 7 м, 29% в среднем ярусе на высоте от 1.5 до 2.5 м.

Мы можем выделить мелких млекопитающих наиболее активных в определенном ярусе леса. Рыжая колючая крыса *M. surifer* облигатно связана с грунтом. Каштановая крыса *N. fulvescens* проявляет наибольшую активность в среднем ярусе. Тупайя *T. glis*, соневидная мышь *S. gliroides* и прекрасная белка *S. erythraeus* наиболее активны в пологе. Тем не менее посещаемость разных ярусов мелкими млекопитающими в целом была сходной (рис. 2а). Поток ресурса, регулируемый видом, пропорционален биомассе этого вида. Сложность заключается в том, что виды присутствуют в определенном пространстве непостоянно. Может оказаться, что пространство посещается видом с большей массой тела редко и регулируемый им поток будет меньше, чем поток,

регулируемый видом с меньшей массой тела, но посещающим это пространство чаще. Заметим, что частота посещения в большей мере связана с активностью, чем с плотностью. Поэтому, чтобы по возможности корректно оценить потоки ресурса, используемые мелкими млекопитающими в каждом из ярусов, мы произвели оценку посещения с учетом массы зверьков. Для каждого из видов были взяты средние значения массы (для *M. surifer* с учетом возраста), а величина потока оценивалась как “индекс потока ресурса” I_b

$$I_b = mn/tl, \quad (1)$$

где m – средняя масса вида (возрастной группы), n – число отловов, t – общая продолжительность наблюдений (в днях) и l – общая длина учетной линии, м. Фактически мы получаем оценку биомассы мелких млекопитающих на 1 погонный метр трансекта за сутки. В нашем случае эти индексы оказались близкими для всех ярусов (рис. 2 б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо известно, что мелкие млекопитающие тропического леса разделяются на виды, обнаруживаемые с большей вероятностью на деревьях, кустарниках и лианах, и наземные виды [5, 10]. Рыжая колючая крыса, *M. surifer* – строго наземный вид [5, 9, 10]. Каштановая крыса *N. fulvescens* обитает в широком диапазоне условий от саванн до первичного леса. В горных лесах она может доминировать по численности, но также многочисленна и во вторичных лесах [4, 8, 10, 13]. В отловах на грунте в первичных равнинных лесах Южного Вьетнама этот вид редок [12]. Соневидная мышь *S. gliroides* рассматривается как специализированный древесный вид [4, 9]. Прекрасные белки *S. erythraeus* известны как специализированный лесной вид с преимущественно древесной активностью [7]. В целом наши данные соответствуют этим представлениям.

Вместе с тем, используя трапиковые живоловки (которые срабатывают на посещение), мы смогли оценить не только вероятность обнаружения, но и частоту посещения разных ярусов различными видами. Таким образом, можно было получить унифицированную оценку посещаемости разных ярусов тропического леса мелкими млекопитающими. Разумеется, наши данные недостаточны для обобщающих заключений, однако представляется важным обратить внимание на ряд выявленных эффектов.

Размеры участков обитания увеличивались в верхних ярусах. На наш взгляд, это может отражать большую по сравнению с уровнем грунта сезонную разницу в обеспеченности ресурсами. В отличие от грунта, на котором аккумулируются все падающие плоды, в промежуточных ярусах питание доступно

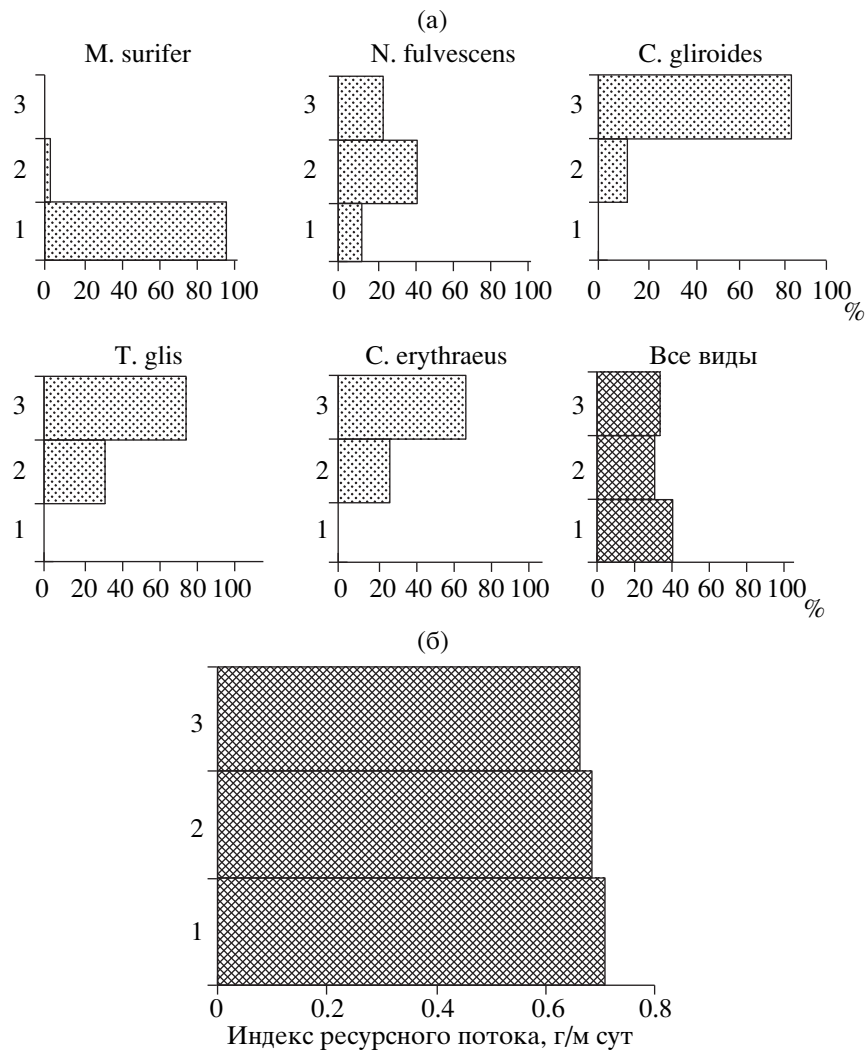


Рис. 2. Распределение активности мелких млекопитающих в 3-ярусном пространстве (1 – на грунте, 2 – 1.5–2.5 м над грунтом, 3 – 7–15 м над грунтом). а – относительная частота отловов (абсциссы), б – индекс ресурсного потока, суммарно по всем видам.

лишь в конкретном месте и в конкретный момент созревания.

Оценивая распределение активности зверьков, мы обратили внимание на сходные частоты посещения разных ярусов. Еще более показательное распределение посещаемости ярусов с учетом массы видов. Сравнительно сходные показатели “индекса потока ресурса” позволяют предполагать, что эти потоки в ненарушенном тропическом лесу распределены относительно равномерно по всей толще пространства, занятого биотой. Можно ожидать, что нарушения структуры экосистемы тропического леса повлекут прежде всего изменения потоков энергии в промежуточных ярусах. Нарушение структуры растительности в средних ярусах приведет к увеличению первичной продукции в нижнем ярусе. Последнее должно привести к “компенсационным явлениям”, ко-

торые проявятся в увеличении плотности отдельных видов на фоне снижения общего таксономического разнообразия [2]. К сожалению, данные учетов численности мелких млекопитающих для промежуточных ярусов отсутствуют, при этом набор видов на нетронутых и нарушенных участках был практически одинаков [1]. Мы отметили лишь трехкратное увеличение плотности наземного вида – рыжей колючей крысы в лесах, нарушенных выборочными рубками [3]. Если рассчитать индекс ресурсного потока для этих условий, мы получим 0.75 г биомассы мелких млекопитающих на 1 погонный метр в сутки в ненарушенном и 2.10 г/м за сутки в нарушенном лесу. В Национальном парке Нам Кат Тьен индекс ресурсного потока на грунте составлял 0.71 г/м, а сумма индексов ресурсных потоков для всех ярусов – 2.05 г/м за сутки. Таким обра-

зом, компенсация выразилась в увеличении ресурсного потока, определяемого мелкими млекопитающими нижнего яруса.

Мы считаем, что изучение ресурсных потоков, определяемых мелкими млекопитающими, будет способствовать углублению понимания принципов функционирования сложных экосистем, и в частности более точной оценке состояния тропических лесов.

Мы благодарим сотрудников Российско-Вьетнамского тропического центра, а также В.В. Сунцова за помощь в организации и проведении этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соколов В.Е., Шилова С.А., Щипанов Н.А. и др. // Зоол. журн. 1991. Т. 70. В. 2. С. 101–113.
2. Чернов Ю.И. // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
3. Щипанов Н.А., Шекарова О.Н., Фан Ван Тхан. В сб.: Отдаленные биологические последствия войны в Южном Вьетнаме. М., 1996. С. 126–164.
4. Adler G.H., Mangan S.A., Suntsov V. // J. Mammol. 1999. V. 80. P. 891–898.
5. Cao Van Sung // Vertebrate Hung. 1982. V. 23. P. 24–36.
6. Dickman C.R. In: Ecologically Based Rodent Management. Canberra: Australian Centre Intern. Agricult. Res.
7. Duckworth J.W., Timmins R.J., Thewlis R.C.M. et al. // Natur. Hist. Bull. Siam Soc. 1994. V. 42. P. 177–205.
8. Jones G.S. // Mammalia. 1983. V. 47. P. 339–344.
9. Marshall J.T., jr. In: Mammals of Thailand. Bangkok: Sahakarnbhat, 1988. P. 397–487.
10. Lunde D., Nguen Truong Son. An Identification Gide to the Rodents of Vietnam. N.Y.: Amer. Mus. Natural History, 2001. 56 p.
11. Prance G.T. In: The Scientific Management of Temperate Communities for Consrvation. Oxford; L.; Edinburgh: Blackwell, 1991. P. 27–44.
12. Sokolov V.E., Shilova S.A., Shchipanov N.A. // J. Ecol. and Environ. Sci. 1994. V. 20. P. 375–386.
13. Suntsov V.V., Ly T.V.H., Adler G.H. // J. Mammal. 2003. V. 87. P. 379–383.
14. Vieira E.M. // Mammalia. 1998. V. 62. P. 306–310.