УДК 574.4 (470+571+477) (063)
ББК 28.080.3 (2Рос+4Укр)я43
П78

«Проблемы изучения краевых структур биоценозов» : материалы 3-й Междунар. науч.
П78 конф. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2012. – 224 с. : ил.
ISBN 978-5-292-04139-9

В сборнике опубликованы оригинальные материалы, содержащие результаты исследований границ биоценозов. Дана характеристика их пространственной организации и функционирования в переходных зонах вода – суша, вода – воздух, а также между разными типами водоёмов. Проанализированы границы, возникающие в почвах, между лесом и биоценозами открытых пространств. Особое внимание уделено выделению границ биоценозов количественными методами пространственной экологии и геостатистики. Показана роль переходных зон в сохранении биоразнообразия и влияние границ биоценозов на экологию популяций организмов различных таксономических групп.

Для специалистов в области естествознания, аспирантов, педагогов, сотрудников государственных учреждений по охране окружающей среды и природных ресурсов.

The collected book comprises original papers devoted to biocenosis boundaries. Their spatial organization and functioning in transitive water-land and water-air zones, and between different types of reservoirs are characterized. Boundaries arising in soils, between wood and open space biocenoses are analyzed. Special attention is paid to determining boundaries by means of quantitative techniques of spatial ecology and geostatistics. The role of transitive zones in biovariety preservation and the influence of biocenosis boundaries on the populations ecology of organisms of various taxonomic groups is shown.

Intended for specialists in natural sciences, postgraduates, teachers, the staff of governmental departments on environmental protection.

Редакционная коллегия:

В. В. Аникин, *А. В. Беляченко*, *В. А. Болдырев*, *М. Ю. Воронин*,
И. В. Демина (*отв. секретарь*), *Ю. Ю. Дгебуадзе*, *М. В. Ермохин* (*отв. редактор*),
Н. В. Попов, *В. Г. Табачишин*, *Г. В. Шляхтин*

УДК 574.4 (470+571+477) (063)
ББК 28.080.3 (2Рос+4Укр)я43

ISBN 978-5-292-04139-9

© Саратовский государственный университет, 2012

Скориков А. С. Список организмов, найденных Волжской биологической станцией в районе её деятельности // Ежегодник Волж. биол. станции. Саратов, 1903. Т. 1. С. 43 – 45.

Bouchard P., *Grebennikov V. V.*, *Smith A. B. T.*, *Douglas H.* Biodiversity of Coleoptera // Insect biodiversity: Science and society. Chichester : Wiley-Blackwell, 2009. P. 265 – 301.

Hammond P. M. Species inventory. Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources, B. Groombridge, London : Chapman and Hall, 1992. P. 17 – 39.

Jäch M. A., *Balke M.* Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 419 – 442.

АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ *MYOTIS MYSTACINUS* И *MYOTIS BRANDTII* (CHIROPTERA) В ЭКОТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ САМАРСКОЙ ЛУКИ

Д. Г. Смирнов [1], В. П. Вехник [2]

[1] Пензенский государственный педагогический университет
Россия, *440026*, *Пенза*, *Лермонтова*, *37*
E-mail: *eptesicus@mail.ru*
[2] Жигулевский заповедник
Россия, *445362*, *Самарская обл.*, *Жигулевск*, *п/о Бахилова Поляна*
E-mail: *vekhnik@mail.ru*

Myotis mystacinus (Kuhl, 1817) и *M. brandtii* (Eversmann, 1845) – два близкородственных, морфологически сходных, симпатрично распространенных в Европе вида. В Европейской России населяют преимущественно смешанные и широколиственные леса. Летом могут встречаться в одних и тех же местах обитания, наиболее предпочитаемы экотонные участки пойменных экосистем.

Несмотря на множество работ, посвященных этим видам, их экология все же остается не до конца исследованной. Это касается прежде всего трофических предпочтений. До сих пор недостаточно изучены и некоторые отдельные аспекты образа их жизни, обусловливающие специфику и место каждого вида в биоценозе. Известно, что экологически близкие виды, существующие на одной территории, должны отличаться своими требованиями к среде и ресурсам (Gause,1934), что обусловливает их разобщение в экологическом пространстве. В этом контексте *M. mystacinus* и *M. brandtii* как раз представляют собой удобные модельные объекты для изучения механизмов такой экологической дифференциации. Согласно существующим представлениям, наиболее важными факторами, по которым происходит разделение ресурсов и расхождение по трофическим нишам, являются: разнообразие местообитаний, кормовое поведение и состав пищи (Пианка, 1981; Одум, 1986; Schoener, 1974). Исходя из этого, целью нашей работы было изучение трофической экологии *M. mystacinus* и *M. brandtii*, а также выявление уровня перекрывания их экологических ниш в условиях экотонных сообществ Самарской Луки.

Исследования проводили в июле 2008 – 2011 гг. на территории Самарской Луки (Самарская область). Животных отлавливали паутинными сетями в экотонных

местообитаниях на границе «лес – берег водоёма», параллельно вели учет при помощи ультразвуковых детекторов D-100 и D-230 (Pettersson Elektronik AB).

Рацион питания у *M. mystacinus* и *M. brandtii* устанавливали путем анализа фрагментов насекомых в экскрементах. Фрагменты насекомых определяли с точностью до отряда, а в отдельных случаях до семейства по общепринятому руководству (Shiel et al., 1997), а также путем сравнения с эталонной коллекцией насекомых, собранной в местах кормежки рукокрылых. Часть фрагментов, идентификация которых была невозможной, относили к категории неопределенных. Всего проанализировано 199 проб помета от 41 особей *M. mystacinus* и 111 особей *M. brandtii*. Для определения важности отдельных групп добычи в питании регистрировали их *частоту встречаемости* (F%), которую рассчитывали как отношение количества проб, в которых обнаружена данная категория пищи, к общему числу проб, выраженное в процентах (Kronwitter, 1988; McAney et al., 1991).

Для сравнительного анализа ширины трофической ниши между видами использован индекс Левинса (Levins, 1968). Индекс варьирует от 1 (самая узкая ниша) до *n*, т.е. до максимального количества категорий жертв (максимально возможная ширина трофической ниши). Для оценки степени перекрывания рационов между изучаемыми видами использован индекс Морисита (Morisita, 1959; Krebs 1998), варьирующий от 0 (исключительные ниши) до 1 (полное перекрывание). Для выявления достоверности различия в структуре рационов использован χ^2-test (Sokal, Rohlf, 1995). Кроме того, с целью установления ведущих факторов, определяющих степень перекрывания трофических ниш, с последующей визуализацией данных, использовали пошаговый дискриминантный анализ (Шенброт, 1986). Расчеты осуществляли при помощи пакета программ Statistica®6.0.

На Самарской Луке места исследований представлены уцелевшими от затопления фрагментами пойменных лесов и лугов, относящихся к белореченско-волжско-камскому варианту неморальных эколого-динамических рядов интразональных сообществ. В пределах прибрежных экотонов нами выделены следующие типы растительных сообществ: старо- и средневозрастные осокорники, дубравы липово-кленовые, липняки дубово-тополевые, тальники, ветляники осокорниковые, ольшаники тополево-липово-осиновые и луговые террасы.

В ходе проведенных работ ночная активность *M. mystacinus* была зарегистрирована в четырех, а *M. brandtii* – в шести из выделенных типов растительных сообществ (Смирнов, Вехник, 2012). Общими для обоих видов оказались старо- и средневозрастные осокорники, тальники и ольшаники. Из их числа максимальная биотопическая приуроченность у *M. mystacinus* прослежена в ольшаниках и тальниках, а у *M. brandtii* – в ольшаниках и средневозрастных осокорниках.

По характеру использования охотничьего пространства *M. mystacinus* и *M. brandtii* относительно схожи (Смирнов, Вехник, 2011). Их наибольшая активность отмечена в ограниченных, но не замкнутых лесных пространствах. Однако есть и отличия, которые сводятся к тому, что первый вид ограничен в своей охоте указанными типами пространств и лишь изредка встречается в пространствах замкнутого типа, в то время как второй использует широкий их спектр, включающий все типы закрытых и надводные пространства. Местами охоты в прибрежной зоне у *M. mystacinus* служат небольшие поляны и просеки, редко улетает в глубь леса. Жи-

вотные этого вида охотятся преимущественно около средних и нижних частей крон, полет при этом быстрый и высокоманевренный. У *M. brandtii* полет, как правило, не быстрый, ровный, без резких поворотов. Животные чаще охотятся на высоте верхних частей крон, спокойно летая на ограниченном пространстве между деревьями, редко спускаются до высоты 3 м. Эти наблюдения подтверждаются также данными других авторов (Стрелков, Ильин, 1990).

В ходе анализа экскрементов в питании *M. mystacinus* и *M. brandtii* было обнаружено 10 категорий пищевых объектов, принадлежащих 8 отрядам насекомых (табл. 1). Среди фрагментов Diptera часть легко идентифицировалась как представители семейств Culicidae и Chironomidae, поэтому их выделяли из общей массы двукрылых насекомых и относили к отдельным категориям пищи.

Таблица 1

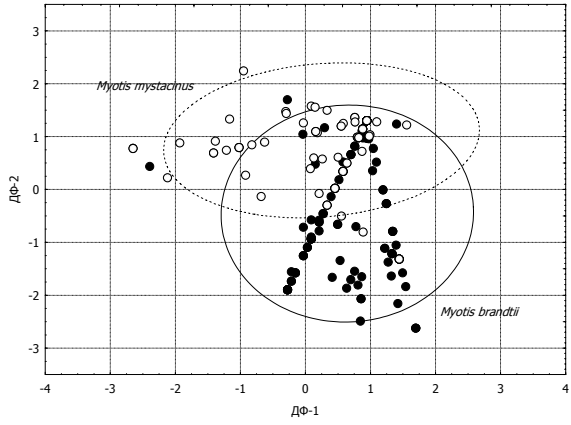
Частота встречаемости (F%) кормовых объектов в пробах помета *Myotis mystacinus* и *Myotis brandtii*

Отряд насекомых	*Myotis mystacinus*	*Myotis brandtii*
Heteroptera	6.4	1.2
Coleoptera	11.5	39.5
Hymenoptera	3.9	5.4
Trichoptera	33.3	4.8
Lepidoptera	94.9	77.3
Diptera	15.4	58.1
Culicidae	15.4	31.1
Chironomidae	1.3	25.7
Homoptera	12.8	6.0
Neuroptera	7.7	6.0
Acari	–	10.2
Неопределенные	3.9	8.4

Несмотря на общее сходство рационов, доли потребления отдельных категорий жертв у рассматриваемых видов рукокрылых существенно отличались. Из всего спектра пищевых объектов основную часть рациона обоих видов всегда составляют Lepidoptera. При этом у *M. mystacinus* к числу важных кормовых объектов относятся Trichoptera, что согласуется с предпочтениями к охоте ниже крон деревьев и часто около водоемов. Представители остальных отрядов насекомых в пробах экскрементов этого вида встречаются редко. У *M. brandtii*, охотившимся преимущественно на уровне крон, напротив, значительно чаще среди объектов питания встречаются Coleoptera и разные представители Diptera. Кроме того, в ряде экскрементов этого вида нами были обнаружены паразитические членистоногие из отряда Acari (класс Arachnida).

Результаты анализа стратегии питания показывают, что ширина трофической ниши у *M. mystacinus* (индекс Левинса 2.04) у́же по сравнению с этим показателем у *M. brandtii* (индекс Левинса 4.37), что свидетельствует о большей специализации *M. mystacinus* в отношении потребляемых кормов. Эти данные, очевидно, являются также объяснением того факта, почему у первого вида в пищеварительном тракте гельминтофауна оказывается значительно беднее, чем у второго (Демидова, Вехник, 2004). Здесь мы можем предположить, что большее разнообразие в использовании пищевых объектов дает бóльшую вероятность заражения и разнообразие паразитов. В целом перекрывание структуры рационов у двух видов ночниц имеет среднее значение (индекс Морисита 0.65), а различия между ними статистически достоверны ($\chi^2 = 76.7$, $p < 0.0001$).

Все сказанное подтверждается и результатами дискриминантного анализа, который дает более наглядную картину перекрывания трофических ниш двух видов



Расположение эллипсов трофических ниш *Myotis mystacinus* и *Myotis brandtii* в пространстве дискриминантных функций (ДФ-1, ДФ-2)

рукокрылых (рисунок, табл. 2). В процессе пошаговой процедуры из обработки были исключены показатели по Diptera, Chironomidae и Neuroptera, как нерепрезентативные. Полученное значение лямбды Уилкса ($\lambda = 0.496$, при $p < 0.0001$) свидетельствует об умеренной дискриминации. В построенном пространстве наблюдается комплементарность измерений. По первой дискриминантной функции отмечается почти полная трансгрессия проецируемых на нее эллипсов рассеивания (максимальный вклад у Lepidoptera и Trichoptera), что не позволяет надежно разделить виды по кормовым предпочтениям. Однако по второй дискриминантной функции наблюдается некоторое расхождение. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции приходятся на Lepidoptera (положительная корреляция), Culicidae и Coleoptera (отрицательная корреляция). При этом наблюдаемая узость ниши у *M. mystacinus* указывает на то, что в его рационе доминирует строго определенная группа кормов, тогда как у *M. brandtii* к числу преобладающих относится их более широкий спектр.

Таблица 2

Результаты пошагового дискриминантного анализа, проведенного по показателям относительного обилия насекомых в экскрементах *Myotis mystacinus* и *Myotis brandtii*

Насекомые	ДФ-1	ДФ-2
Heteroptera	-0.327	0.086
Coleoptera	-0.101	-0.409
Hymenoptera	0.099	0.099
Trichoptera	-0.765	0.086
Lepidoptera	0.641	0.617
Culicidae	0.346	-0.495
Homoptera	-0.051	0.229
Показатели статистики		
Собственные числа	0.52	0.33
χ^2-тест	203.84	82.10
Степень свободы	14	6
Процент объясненной дисперсии, %	61.4	39.6
Каноническая корреляция	0.58	0.50
p-уровень	<0.0001	<0.0001

Таким образом, у *M. mystacinus* и *M. brandtii*, обитающих в условиях экотонных сообществ Самарской Луки, наблюдается дифференциация ниш по биотопическим, пространственным и трофическим факторам. Трофическая составляющая у обоих видов связана, прежде всего, с использованием в качестве основных кормов представителей отрядов Lepidoptera, Trichoptera, Coleoptera и Diptera, которые имеют неодинаковый вклад в рацион питания видов. Уро-

вень перекрывания трофических ниш оценивается как средний. В целом для *M. mystacinus* характерна меньшая ширина трофической ниши и более выраженная специализация в питании, по сравнению со стратегией генералиста в питании у *M. brandtii*. Кроме структурных компонентов рациона питания эти виды расходятся в нишевом пространстве путем преимущественного использования различных типов биотопов и охотничьих пространств, различных мест и способов кормодобывания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (*проект № 11-04-00383-а*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Демидова Т. Н., *Вехник В. П.* Трематоды (Trematoda, Monorchiidae) ночниц *Myotis mystacinus* и *M. brandtii* (Chiroptera, Vespertilionidae) Самарской Луки (Россия) // Вестн. зоологии. 2004. Т. 38, № 5. С. 71 – 74.

Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 2. 375 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981. 400 с.

Смирнов Д. Г., *Вехник В. П.* Связь морфологии летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 247 – 257.

Смирнов Д. Г., *Вехник В. П.* Биотопическая структура сообщества рукокрылых пойменных экосистем Самарской Луки // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 177 – 180.

Стрелков П. П., *Ильин В. Ю.* Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Фауна, систематика и эволюция млекопитающих : рукокрылые, грызуны / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1990. С. 112 – 237.

Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М. : ВИНИТИ, 1986. Т. 14. С. 5 – 70.

Gause G. F. The Struggle for Existense. Baltimore : Williams and Wilkins, 1934. 163 p.

Krebs C. J. Ecological methodology. New York : Addison-Welsey Education Publishers Inc., 1998. 620 p.

Kronwitter F. Population structure, habitat use and activity patterns of the Noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb., 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radiotracking // Myotis, Bonn. 1988. Vol. 26. P. 23 – 85.

McAney C., *Shiel C.*, *Sullivan C.*, *Fairley J.* The Analysis of Bat Droppings // Mammal Society. 1991. № 14. 48 p.

Levins R. Evolution in changing environments. Princeton : Princeton Univ. Press, 1968. 120 p.

Morisita M. Measuring of interspecific association and similarity between communities // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.). 1959. № 3. P. 65 – 80.

Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities // Sciense. 1974. Vol. 185. P. 27 – 39.

Shil C., *McAney C.*, *Sullivan C.*, *Fairley J.* Identification of arthropod fragments in bat droppings // Mammal Society. 1997. № 17. 56 p.

Sokal R. R., *Rohlf F. J.* Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N. Y. : W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.