

УДК 577.486(082)

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В САРАТОВСКОМ ЗАВОЛЖЬЕ

А. А. Цветкова, М. Л. Опарин

Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции

им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24

E-mail: aatsv@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.16 г.

Динамика численности и структуры сообществ мелких млекопитающих в саратовском Заволжье. – Цветкова А. А., Опарин М. Л. – Характерной чертой населения мелких млекопитающих в различных районах саратовского Заволжья является многолетняя и постоянно возрастающая численность малой лесной мыши, широкое расселение ее в разнообразных местообитаниях. Максимальная численность малой лесной мыши составляет 72.0 экз. на 100 л-с, доля в уловах – 73.0%. Наблюдается тенденция к росту численности у обыкновенной полёвки. Показано, что после длительной депрессии в 2012 – 2013 гг. степная пеструшка появилась в степи, на залежах и полях, средняя численность вида – 4.0 экз. на 100 л-с. Отмечена высокая численность и других типичных степных обитателей – хомячка Эверсмanna и обыкновенной слепушонки. Наиболее высокие показатели видового разнообразия ($H = 1.18$) характерны для залежных земель.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, динамика численности, местообитания.

Dynamics of the abundance and community structure of small mammals in the Saratov Trans-Volga region. – Tsvetkova A. A. and Oparin M. L. – The population of small mammals in different areas of the Saratov Trans-Volga region features long-term and constantly increasing numbers of *Sylvaeus uralensis*, and its wide distribution in a variety of habitats. The maximum density of *S. uralensis* is 72.0 ind. per 100 trap-days and the fraction in catches is 73.0%. A tendency is observed to an increasing numbers of *Microtus arvalis*. It is shown that after a prolonged depression in 2012–2013, *Lagurus lagurus* appeared in the steppe, on fallow lands and fields, the average density of species being 4.0 ind. per 100 trap-days. A high abundance of other typical steppe dwellers (*Alloricetulus evermanni* and *Ellobius talpinus*) is noted as well. The highest indices of specific diversity ($H = 1.18$) are characteristic of fallow land.

Key words: small mammals, population dynamics, habitats, steppe species.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-4-493-506

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия интенсивность антропогенного воздействия на степные экосистемы сократилась. Значительная часть пашни перестала обрабатываться и перешла в залежи. Пастбищная нагрузка, в течение 1960 – 1980 гг. превышавшая допустимую величину в несколько раз, в начале 1990-х гг. стала значительно ниже оптимального уровня из-за резкого сокращения поголовья скота и остается такой до настоящего времени. На огромных площадях начались демулационные процессы (Опарин и др., 2005). Экосистемы степной и полупустынной

зон Нижнего Поволжья со второй половины XX в. также испытывают существенные изменения, связанные с внутривековой динамикой климата, потепление и увлажнение в этот период характерно для всей степной зоны европейской части России (Сажин, 1993; Левицкая и др., 2005; Золотокрылин, Черенкова, 2006). Результаты таких явлений отражаются на современной структуре населения мелких млекопитающих степных экосистем. Практически всюду наблюдается многолетнее увеличение численности мезофильных видов – малой лесной мыши и обыкновенной полёвки, увеличивается численность степных видов, но уменьшается обилие домовых мыши. На фоне сокращения распахки степей и восстановления залежных земель произошли изменения в динамике численности степной пеструшки: время депрессии закончилось, в 2012 – 2013 гг. отмечен пик численности, на залежах и в степи увеличилось количество поселений обыкновенной слепушонки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной статьи послужили результаты полевых работ, проведенных в 2003 – 2006 гг. и 2012 – 2016 гг. в различных районах левобережья Саратовской области. Основная стационарная работа проводилась в степной зоне в окрестностях сел Дьяковка, Лепихинка и Таловка Краснокутского района, а также в Краснопартизанском районе в природных и антропогенных местообитаниях. Учеты численности проводили и в полупустынной зоне в долине р. Большой Узень в Александрово-Гайском районе Саратовской области.

В природной группе биотопов их выбор привязан к основным типам зональной растительности. Природные местообитания – участки белопопынно-ковыльно-типчаковой степи, находящейся под разной степенью выпаса, и участки ковыльно-типчаковой степи, сохранившие практически естественное состояние, заросли полыни высокой и кустарников у водоёмов, пойменные леса по берегам степных рек Еруслана и Большого Узенья, реликтовый Дьяковский лес на Приерусланских песках. Наряду с этим исследовали антропогенную группу местообитаний – разновозрастные залежи, полезащитные лесополосы с различным видовым составом деревьев, поля с различными сельскохозяйственными культурами. Отлов мелких млекопитающих, учеты численности и камеральную обработку животных проводили по стандартным зоологическим методикам (Новиков, 1953; Карасева и др., 2008). При учетах использовали метод ловушко-линий, выставляя в исследуемых местообитаниях ловушки Геро, показатель численности – число зверьков на 100 ловушко-суток (л-с). Для общей характеристики обследуемой территории использовали понятие средневзвешенной численности (Кучерук, Коренберг, 1964), которое позволяет учитывать удельный вес каждого местообитания к среднему на 100 л-с. Всего отработано 7970 л-с. Для уточнения данных о численности и биотопическом распределении редких степных видов применяли ловчие конусы, установленные в канавки и живоловки, отработано 700 конусо-суток и 600 живоловко-суток. Всего отловлено 1775 экз. мелких млекопитающих. Работы проводили в зимнее время в 2003 г. и в другие годы в весенне-осенний период. В качестве меры биологического разнообразия сообществ мелких млекопитающих использовали хорошо известные информационные индексы (Уиттекер, 1980; Мэгарран, 1992).

Сходство сообществ мелких млекопитающих оценивали методом кластерного анализа (Дюран, Одел, 1977). Материал статистически обработан с использованием программ Microsoft Office Excel, при расчетах применяли прикладную компьютерную программу Past 2 (Hammer et al., 2008). Научные таксономические названия представителей отряда Rodentia приводятся согласно систематической сводке И. Я. Павлинова (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во второй половине прошлого столетия появился ряд публикаций, в которых имеются данные о численности и распространении мелких мышевидных грызунов в различных районах Заволжья (Строганова, 1954; Ходашова, 1960; Давидович, 1964; Ларина, Гурьлева, 1968; Щепотьев, 1972, 1975 и др.). В первой половине XX в. малая лесная мышь была немногочисленна, рост численности этого вида начался в 1950 – 1960-х гг., описан в период 1996 – 2006 гг. в работах М. Л. Опарина (2007), М. Л. Опарина с соавт. (2010) и продолжается до сих пор.

В настоящее время, в природных и трансформированных степных местообитаниях в экосистемах Приерусланских степей, в населении мелких млекопитающих и в их сообществах преобладают малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall., 1811), обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pall., 1778) и домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758). Эти фоновые виды занимают ведущее место в сообществах мелких млекопитающих, и численность их неуклонно возрастает. Роль доминирующего вида в группе мелких млекопитающих выполняет малая лесная мышь, численность которой мало меняется по годам и сезонам, содоминирует ей обыкновенная полёвка. Далее по уровню показателя обилия следует хорошо представленная в природных местообитаниях группа степных видов грызунов и три вида насекомоядных (табл. 1). Однако среди аборигенных степных видов есть такие, которые порой могут занимать более значимое место в сообществах грызунов. Так, в 2012 г. увеличилась плотность популяции хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859), а годом позже, при низкой плотности популяции обыкновенной полёвки, степная пеструшка (*Lagurus lagurus*, Pall., 1773) содоминировала лесной мыши (см. табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав и обилие мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Приерусланской степи

Вид	Попадание мелких млекопитающих в ловушки, %					
	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	Всего
1	2	3	4	5	6	7
<i>Sylvaemus uralensis</i>	58.0	82.0	75.0	69.3	80.0	73.0
<i>Mus musculus</i>	10.3	3.6	2.5	3.6	3.0	4.0
<i>Allocricetulus evermanni</i>	7.0	1.1	0.3	2.2	2.3	2.0
<i>Lagurus lagurus</i>	4.7	8.6	0.0	0.0	0.3	2.9
<i>Microtus</i> sp.	15.0	2.5	12.3	22.8	13.3	12.6
<i>Sicista subtilis</i>	0.0	1.1	1.6	1.7	0.3	1.0

Окончание табл. 1

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Ellobius talpinus</i>		0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.1
<i>Crocidura suaveolens</i>		4.5	1.1	2.9	0.0	0.0	1.1
<i>Sorex araneus</i>		0.0	0.0	3.2	0.4	0.9	2.3
<i>Sorex minutus</i>		0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	1.0

Общий ход динамики численности грызунов в целом по всем биотопам представлен на рис. 1. Для лесной мыши и обыкновенной полёвки характерны кривые, отражающие тенденцию к повышению численности.

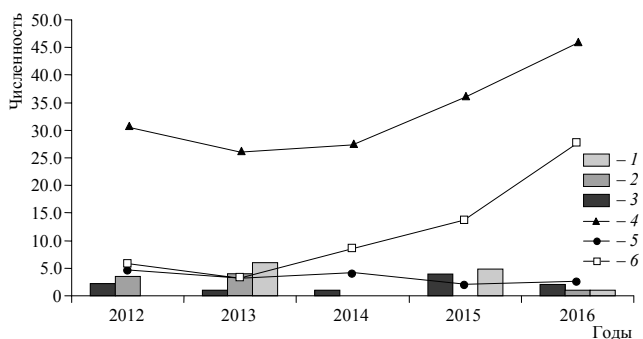


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих в природных и трансформированных местообитаниях по среднесезонным данным в Приурусланской степи Краснокутского района: 1 – *Sicista subtilis*, 2 – *Lagurus lagurus*, 3 – *Allocricetulus evermanni*, 4 – *Sylvaemus uralensis*, 5 – *Mus musculus*, 6 – *Microtus arvalis*

из полезашитной лесополосы, граничащей со средневозрастной залежью. Обилие зверьков в сентябре 2015 г. составило 72.0 экз. на 100 л-с при 100%-ной доле в уловах. Такая высокая плотность популяции приводит к тому, что иной раз в лесу и в лесополосах в одну давилку попадают два молоденьких зверька. Следует отметить, что аналогичные данные для Краснокутских лесных полос и Дьяковского леса приводит А. С. Строганова (1954) – 80% от всех пойманных зверьков составляла малая лесная мышь.

В литературе имеются современные сведения о повышении численности малой лесной мыши в соседних регионах (Тихонова и др., 2005; Дуванова и др., 2010; Пузаченко, Власов, 2000; Окулова, 2009; Истомин, 2009; Опарин и др., 2016). В правобережных районах Саратовской области в 2003 – 2010 гг. также наблюдался рост численности малой лесной мыши и обыкновенной полёвки (Цветкова, 2008, 2010).

Обыкновенная полёвка относится к роду *Microtus*, характерной чертой которого является склонность к четким периодическим колебаниям численности с преобладанием 3-4-летних циклов (Башенина, 1977; Chitty, 1960 и др.). При рассмотрении динамики популяции обыкновенной полёвки можно с уверенностью гово-

В рассматриваемый период у малой лесной мыши наблюдается рост численности и невысокая амплитуда межгодовых колебаний, численность ежегодно увеличивается в 1.5 раза. Самое значительное увеличение численности малой лесной мыши произошло в последние два года (см. рис. 1). Максимальная численность малой лесной мыши, зарегистрированная в наших отловах, отмечена для выборки

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

речь только о наличии тренда роста численности в Приерусланской степи с 2014 г. (см. рис. 1).

В 2003 г. относительная численность серых полёвок в песчаной степи Дьяковского лесного массива и в бурьянниках не превышала 4.0 экз. на 100 л-с. В 2012 – 2013 гг. этот показатель составлял 2.0 – 6.0 экз. на 100 л-с, а к осени 2015 г. отмечен резкий подъем численности данного вида. Обыкновенная полевка появилась на разновозрастных залежах, в тростниково-кустарниковых зарослях достигала относительной численности 16.0 экз. на 100 л-с. Причем в уловах в октябре было очень много молодых зверьков и размножающихся самок. В настоящее время продолжается подъем численности этого вида, амплитуда межгодовых колебаний данного показателя у обыкновенной полёвки имеет больший, чем у лесной мыши, размах и составляет 3.2 – 3.8 крат. Определить наличие цикличности динамики численности у этого вида могут помочь только дальнейшие наблюдения. Однако, как констатируют многие зоологи, в последние десятилетия циклические колебания численности мелких млекопитающих затухают даже у полёвок в умеренных широтах. Специалисты предполагают, что нарушение обычной популяционной динамики является результатом крупномасштабных изменений среды, скорее всего вызванных изменением климата (Бобрецов и др., 2001; Истомин, 2009; Cornulier et al., 2013).

Следует отметить, что у доминирующих видов ежегодно происходит весеннее снижение численности (рис. 2). Лесная мышь во все сезоны многочисленна в лесных массивах как наиболее защищенных местообитаниях, а на полях озимой пшеницы и на залежах численность весной может составлять лишь 3.2 экз. на 100 л-с. Обыкновенная полёвка весной 2014 г. даже отсутствовала в уловах. Возможно, это связано с тем, что некоторые биотопы не являются постоянными и круглогодичными для обитания, а являются лишь станциями расселения.

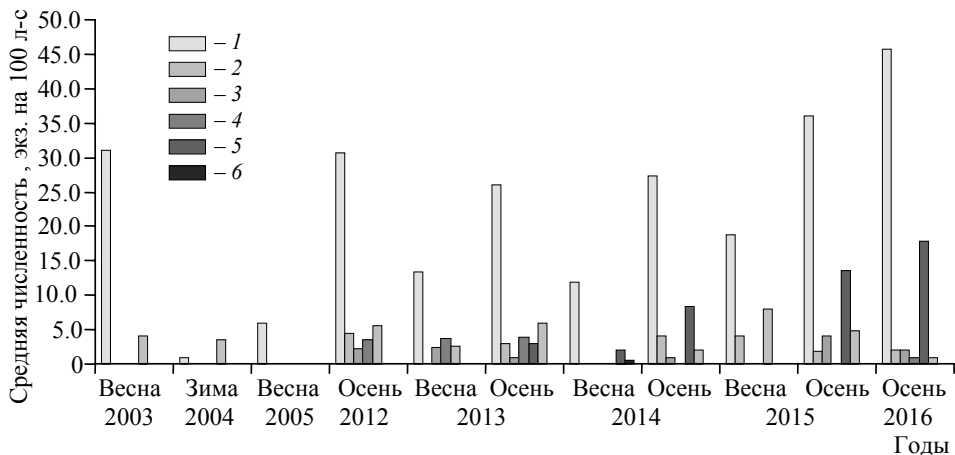


Рис. 2. Динамика численности мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях по среднегодовым данным за весну и осень в Приерусланской степи: 1 – *Sylvaemus uralensis*, 2 – *Mus musculus*, 3 – *Allocricetulus evermanni*, 4 – *Microtus arvalis*, 5 – *Sicista subtilis*, 6 – *Ellobius talpinus*

В разных местообитаниях динамика популяции малой лесной мыши имеет определенные особенности, что обусловлено степенью благоприятствования условий в биотопах для данного вида. Малая лесная мышь обычна в Дьяковском лесу, в пойменном лесу по р. Еруслан, в полезащитных лесополосах, на залежах (табл. 2). Однако только в Дьяковском лесу и в лесополосах она достигает очень высокой относительной численности – до 58.0 и 72.0 экз. на 100 л-с соответственно, средняя численность не бывает ниже 17.6 экз. на 100 л-с. На залежах численность колеблется от 11.5 до 46.7 экз. на 100 л-с.

Таблица 2

Структура населения мелких млекопитающих в различных местообитаниях Приерусланской степи

Вид	Местообитание													
	Данные за 2012 – 2016 гг.													
	СЗ		ЗМ		ЗБ		ЗС		ПО		ЛП		ЛД+ЛЕ	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Sylvemus uralensis</i>	0.0	0.0	24.0	60.0	18.5	65.2	36.0	47.5	7.2	66.2	39.8	90.7	46.0	88.9
<i>Mus musculus</i>	0.0	0.0	4.8	15.0	2.0	4.5	0.0	0.0	3.2	24.3	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Allocrietulus eversmanni</i>	0.12	20.0	3.0	6.3	2.3	3.7	0.0	0.0	1.0	2.7	1.2	0.4	0.0	0.0
<i>Lagurus lagurus</i>	2.5	60.0	2.7	9.2	2.5	2.4	2.5	0.7	3.0	5.4	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Microtus arvalis</i>	0.0	0.0	3.3	6.5	13.4	20.9	10.0	37.8	0.7	1.4	1.2	0.4	2.0	3.3
<i>Sicista subtilis</i>	0.3	13.5	0.0	0.0	3.0	1.0	1.6	5.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Ellobius talpinus</i>	0.07	6.5	+	0.0	+	+	+	+	+	+	0.0	0.0	+	+
<i>Crocidura suaveolens</i>	0.0	0.0	2.0	2.0	2.0	1.5	1.2	2.7	0.0	0.0	4.0	1.2	3.0	0.3
<i>Sorex araneus</i>	0.0	0.0	1.0	1.0	1.3	0.5	0.4	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	7.2
<i>Sorex minutes</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.3	2.4	4.2	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.3
Средневзвешенный % попадания	2.9		15.9		21.62		15.5		5.7		39.2		40.9	
Всего видов *	4		5/2		6/3		4/3		5		3/1		5	
Данные за 1998 – 2006 гг. (Опарин, 2007)														
Средневзвешенный % попадания	4.1		11.4		3.2		2.4		1.7		–		–	
Всего видов *	6		5		5		6		5		–		–	

Примечание. 1 – относительная численность в экз. на 100 л-с; 2 – доля вида в уловах, %, * грызуны /землеройки; + – наличие вида. Условные обозначения: СЗ – степи зональные, ЗМ – залежи молодые, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗС – залежи старые, ПО – поля севооборота, ЛП – полезащитные лесополосы, КП – кустарник у водоёмов, ЛД+ЛЕ – Дьяковский лес и лес пойменный р. Еруслан.

Судя по среднегодовым показателям, из года в год менее заселены лесной мышью поля зерновых и пропашных культур – пшеницы, подсолнечника, проса. Показатель попадания составляет от 1.3 до 16.0 экз. на 100 л-с, иногда весной зверьки могут не встречаться в выборках. За годы наших исследований лесная мышь не была отловлена на целинных степных участках. Однако в 1998 – 2006 гг. (Опарин, 2007; Опарин и др., 2016) лесная мышь в зональных степях была обычным видом.

Обыкновенная полёвка достигает высоких показателей численности и доли в уловах на многолетних залежах (см. табл. 2). Так, осенью 2015 г. по отловам в да-

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

вилки показатель составил 16.5 экз. на 100 л-с – выше, чем у лесной мыши, а по отловам в конусы – 30 экз. на 100 конусо-суток, в конусах были расселяющиеся молодые особи. На полях, в лесах и лесополосах численность обыкновенной полёвки низкая (см. табл. 2).

Еще в первой половине прошлого столетия домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758) в Заволжье была широко распространена и многочисленна на полях, в бурьяниках и даже встречалась в лесополосах (Щепотьев, 1957, 1975), но уже в работах М. Л. Опарина (2007) отмечен спад численности домовой мыши. В настоящее время плотность популяции домовых мышей низкая, отмечены незначительные годовые колебания, которые не имеют закономерной периодичности, доля в общих уловах уменьшилась (см. табл. 1). По сравнению с малой лесной мышью и обыкновенной полёвкой она не имеет широкого распространения, адаптировалась к обитанию на полях и залежах, где живет круглогодично и по-прежнему имеет значительную долю в уловах, содоминируя здесь малой лесной мышши (см. табл. 2). По устным сообщениям местных жителей, осенью 2016 г. отмечена высокая численность домовых мышей в домах с. Дьяковка. Домовая мышь отсутствует в зональных степях, лесных биотопах и лесопосадках (см. табл. 2). Период размножения у домовых мышей продолжается до глубокой осени. В России домовая мышь нередко входит в число доминирующих на полях видов, плотность поселений домовых мышей в значительной степени зависит от площади и конфигурации полей зерновых и способа уборки урожая (Тупикова и др., 2000).

Другая картина наблюдается в популяциях типичных степных видов. Среди обитающих в степи грызунов имеются те, которым присущи колебания численности с высокой амплитудой. Для них характерны редкие кратковременные подъемы численности, происходящие в годы массового размножения, и длительные периоды депрессии, когда присутствие зверьков на территории в течение ряда лет сложно обнаружить – и это в первую очередь степная пеструшка. В саратовском Поволжье в динамике численности вида отмечено несколько четких подъемов, которые приходились на самый конец XIX в., на 1920 – 1930-е гг. и середину прошлого столетия (Силантьев, 1894; Козлов, 1929; Орлов, Кайзер, 1933; Елпатьевский и др., 1950; Огнев, 1950; Строганова, 1954; Давидович, 1964; Ларина, Гурьева, 1968). В годы нашей работы степная пеструшка вышла из длительной депрессии (Цветкова, Опарин, 2013). Так, в окрестностях с. Лепихинское на разновозрастных залежах относительная численность вида составила от 2.0 до 4.0 экз. на 100 л-с. Молодые зверьки широко расселились по территории, предпочитая 2 – 3-летнюю молодую залежь с остатками соломы зерновых. Доля вида в уловах составила 9.2% (см. табл. 2). В сухой белопольной степи с выраженной пастбищной депрессией плотность популяции пеструшки была самой высокой, показатель обилия в среднем составил 4.6 экз. на 100 л-с. Появилась степная пеструшка и на посевах озимой пшеницы, относительная численность – 2 экз., а лесной мыши – 1.3 экз. на 100 л-с. В год пика численности пеструшка заняла второе место и стала содоминантом малой лесной мыши (см. табл. 2). В 2014 г. наступила резкая депрессия ее численности, и зверьки вновь пропали. Лишь в 2016 г. небольшое поселение степной пеструшки было нами обнаружено на старой залежи. В типчаково-белопольной сте-

пи в конус была поймана одна молодая степная пеструшка. Возможно, что снижение сельскохозяйственной нагрузки приведет к восстановлению численности этого вида.

Степная мышовка, характерный обитатель степи, имеет стабильно низкую численность (см. рис. 1), которая характерна для большей части их ареала (Флинт, 1960; Цветкова, 1979; Шенброт и др., 1995), избегает лесных массивов и увлажненных мест. Доля вида в ежегодных уловах минимальна (см. табл. 2.), в 2014 и 2015 гг. в уловах отсутствовала, но этот факт не следует рассматривать как депрессию. Это обычное явление у вида с низкой плотностью популяции, что связано с неравномерным распределением по территории. Степная пеструшка – стенотопный вид, живет колониальными группами, плохо переносит изменения окружающей среды. Известно, что степная мышовка чаще попадает в конусы, однако в период наших работ на залежах при отлове давилками относительная численность этого вида составляла от 4.0 до 6.0 экз. на 100 л-с, а на полях – 2.0 экз. на 100 л-с. Наибольшая доля этого вида в уловах отмечена на степных участках (см. табл. 2).

Хомячок Эверсмanna ежегодно встречается в небольшом количестве во всех обследованных местообитаниях кроме лесных биотопов и кустарниковых зарослей (см. табл. 2). Средняя численность вида невысокая (см. рис. 1) и колеблется по годам от 0.5 до 4.5 экз. на 100 л-с. Кроме этого, в последние годы наблюдается увеличение численности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Pall., 1770). Плотные поселения слепушонки встречаются на залежах, вдоль обочин степных дорог, в степи.

В степных экосистемах саратовского Заволжья обитает уникальное население грызунов, формирование которого, по-видимому, определяется многими факторами, а соотношение видов постоянно изменяется. При сравнении наших данных с материалами, опубликованными ранее М. Л. Опариным (2007), видны значительные изменения (см. табл. 2). В 1998 – 2006 гг. на степных участках обитало 6 видов грызунов, причем малая лесная мышь доминировала в структуре сообщества, ее доля в уловах составляла 64.5%, доля обыкновенной полёвки – 26.6%, ныне эти виды в степи отсутствуют, также изменился видовой состав грызунов степного фаунистического комплекса. Произошли и количественные изменения – средневзвешенный процент попадания показывает, что обилие мелких млекопитающих снизилось в 1.5 раза (см. табл. 2). Индекс Шеннона, чувствительный к наличию редких видов, достаточно высок в сообществах мелких млекопитающих на степных участках (табл. 3).

На посевах сельскохозяйственных культур по-прежнему доминирует лесная мышь, ей содоминирует домовая мышь, степная пеструшка занимает третье, хомячок Эверсмanna – четвертое место, насекомоядные здесь отсутствуют. Видовой состав сообществ мелких млекопитающих на полях севооборота практически не изменился, а удельный вес зверьков, обитающих в этом биотопе, вырос почти в три раза в общем населении Приерусланской степи за счет выросшей численности малой лесной и домовой мыши (см. табл. 2). Бедный видовой состав мелких млекопитающих отмечен в полезащитных лесополосах, в Дьяковском и в пойменном лесах по р. Еруслан. Зато здесь средневзвешенный показатель численности самый

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

высокий, удельный вес численности зверьков, обитающих в этом биотопе, почти в 14 раз выше, чем в зональных степях, за счет высокой плотности популяции доминирующей здесь лесной мыши. Обыкновенная полёвка второстепенный в этом местообитании вид, незначительную долю в уловах составляют насекомоядные (см. табл. 2). В березово-осиновых колках Дьяковского леса и в лесополосах отмечен самый высокий индекс доминирования, а индексы видового разнообразия имеют низкие значения (см. табл. 3).

Таблица 3

Показатели разнообразия мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Приерусланской степи

Показатель	Природные и антропогенные местообитания								
	ЗМ	ЗБ	ЗС	ПО	ЛП	СЗ	ЛД	ЛЕ	КЕ
Индекс доминирования ($D-1$)	0.40	0.45	0.37	0.49	0.98	0.41	0.73	0.83	0.54
Индекс Шеннона (H)	1.27	1.1	1.18	0.93	0.12	1.09	0.58	0.34	0.80
Индекс Симпсона (D)	0.60	0.54	0.62	0.51	0.03	0.58	0.26	0.16	0.47
Количество видов	7	9	7	5	4	4	5	3	3

Примечание. СЗ – степи зональные, ЗМ – залежи молодые, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗС – залежи старые, ПО – поля севооборота, ЛП – полезащитные лесополосы, КП – кустарник у водоёмов, ЛД + ЛЕ – Дьяковский лес и пойменный лес р. Еруслан.

При межгодовых сравнениях видового состава мелких млекопитающих, обитающих на залежах, больших отличий обнаружить не удалось. Молодые и средневозрастные залежи имеют одинаковый видовой состав обитающих здесь грызунов. Видовое разнообразие мелких млекопитающих на залежах высокое (см. табл. 3). Как обычно, доминирует на молодых залежах лесная мышь, содоминирует ей домовая мышь и в отдельные годы – степная пеструшка, а на залежах бурьянистой стадии сукцессии – обыкновенная полёвка. В уловах также присутствуют малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pall., 1811), обыкновенная (*Sorex araneus* L., 1758) и малая бурозубки (*Sorex minutus* L., 1766). Средневозрастные залежи в настоящее время отличаются высоким обилием мелких млекопитающих, средневзвешенный процент попадания зверьков в ловушки в 6 раз выше, чем в прошлые годы (по данным М. Л. Опарина (2007)). Как правило, суммарная плотность населения мелких млекопитающих возрастает в основном за счет повышения плотности популяции доминирующего вида. На старых залежах доминирует лесная мышь, содоминирует ей обыкновенная полёвка, домовая мышь и хомячок Эверсмэнна отсутствуют.

Результаты кластерного анализа сообществ мелких млекопитающих приведены на рис. 3. Дендограмма объединяет в один кластер на высоком уровне близости (евклидово расстояние 1.3) естественные лесные местообитания и полезащитные лесополосы. Эти местообитания характеризуются высоким уровнем численности и доминированием малой лесной мыши, низким видовым разнообразием. К ним примыкает сообщество грызунов кустарниковых зарослей у прудов, где доминант – малая лесная, а содоминант – домовая мышь. На следующем уровне близости в один кластер объединились молодые залежи и поля севооборота, что объяс-

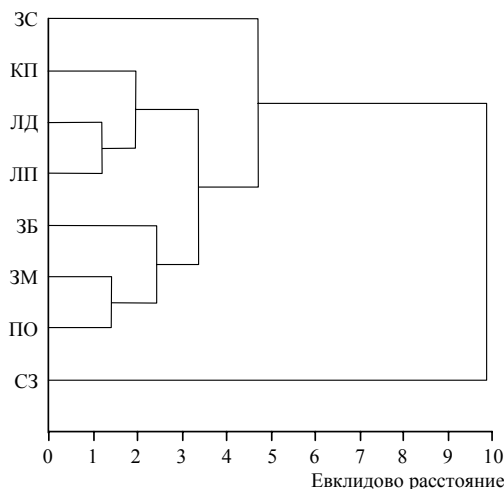


Рис. 3. Дендрограмма сообществ мелких млекопитающих различных местообитаний Приерусланской степи: ЗС – залежи старые, КП – кустарник у водоёмов, ЛД – Дьяковский лес и пойменный лес р. Еруслан, ЛП – полезащитные лесополосы, ЗБ – залежи средневозрастные, ЗМ – залежи молодые, ПО – поля севооборота, СЗ – степи зональные

генно трансформированных степных местообитаний.

Сравнение данных учетов численности, выполненных в период 2006 – 2016 гг. в различных удаленных друг от друга районах Заволжья, свидетельствуют о том, что наиболее высокая численность мелких млекопитающих отмечена в Приерусланской степи в Краснокутском районе Саратовской области. Однако исследованные районы саратовского Заволжья заметно отличаются как по видовому составу, так и по количественному соотношению видов в сообществах мелких млекопитающих. Во всех обследованных районах отмечаются высокая плотность и широкое распространение малой лесной мыши.

В Краснопартизанском районе работы проводили в мае 2006 г., обследовали полезащитные лесополосы из клёна ясенелистного и вяза мелколистного и гослесополосу с наличием в видовом составе древостоя кроме вяза и клёна, дуба и подлеска из различных кустарников, а также залежи, луг возле пруда. Видовой состав мелких млекопитающих в целом по этой территории представлен в табл. 4.

Основными фоновым видами являются малая лесная мышь и рыжая полёвка (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780), доминирующим видом и в данном районе является лесная мышь. Численность лесной мыши была высокой в полезащитной трехрядной лесополосе, которая после пожара была в плохом состоянии, без подлеска и травянистой растительности – 24.0 экз. на 100 л-с, и в гослесополосе при

няется доминированием одних и тех же видов – лесной, домовый мыши и степной пеструшки.

Сообщество грызунов полей по видовому составу в большей степени сходно с населением мелких млекопитающих молодых и средневозрастных залежей. Поэтому к данному кластеру примыкают и бурьянистые залежи среднего возраста.

Наибольшее своеобразие проявляют сообщества мелких млекопитающих зональных степных участков, где обитают только типичные степные виды – степная пеструшка, хомячок Эверсмана, степная мышовка, обыкновенная слепушонка, и отсутствует малая лесная мышь. Окончательно сообщества мелких млекопитающих всех исследованных нами биотопов группируются в один кластер с зональными степями. Таким образом, кластерный анализ отразил общность сообществ мелких млекопитающих естественных и антропо-

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

качественно другом видовом составе: по средним данным лесная мышь лидировала – 14.6 экз на 100 л-с, содоминантом выступала рыжая полёвка с показателем численности 10.3 экз. на 100 л-с. Обыкновенная полёвка в лесополосах и в зарослях кустарников была малочисленна. В мае 2013 г. отловы проводили только в полезащитных лесополосах, численность малой лесной мыши составила 7.0 экз. на 100 л-с, а другие виды не встретились в уловах.

В полупустыне Александрово-Гайского района в долине р. Б. Узень фоновым видом также являлась малая лесная мышь, в пойменном лесу ее доля в уловах составляла 76.0%, показатель обилия – 16.0 экз. на 100 л-с. Содоминантом здесь выступала мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall., 1771), относительная численность которой в пойменном лесу составила 5.0 экз. на 100 л-с. В низкорослом спирейнике по границе с полупустынным трехчленным комплексом отловлен типичный представитель полупустынной фауны – общественная полёвка (*Microtus socialis* Pall., 1771). Относительная численность была невысокая, и это объясняется тем, что этот зверек не ловится на стандартную приманку, но на открытых участках степи, среди куртин ковыля и тюльпанов было много нор, тропок, подгрызенных луковиц тюльпанов. Численность общественной полёвки в долинах рек Большого и Малого Узеней растет с конца 1990-х гг. (Опарин и др., 2005), она встречается на старых залежах в бывших поливных массивах полей и на целинных участках опустыненной степи. Численность этого вида значительно колеблется по годам (Опарин и др., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характерной особенностью населения мелких млекопитающих различных районов саратовского Заволжья является многолетняя постоянно возрастающая численность малой лесной мыши и широкое расселение ее в разнообразных местообитаниях, численность этого вида остается высокой весь период наших исследований. На всей изученной нами территории Заволжья малая лесная мышь – доминирующий вид. Максимальная численность малой лесной мыши отмечена в лесных местообитаниях, так, в 2015 г. ее попадание составляло 72.0 экз. на 100 л-с. Наблюдается также тенденция к росту численности обыкновенной полёвки. Доминирующие виды – лесная мышь и обыкновенная полёвка – имеют основные общие черты в ритмах межгодовых колебаний численности – синхронные годовые подъемы численности. Циклических колебаний численности мелких мышевидных грызунов со значительными подъемами численности, сменяемых периодами депрессии, у всех видов, за исключением степной пеструшки, за время исследований не выявлено. Степная пеструшка, для которой характерны резкие подъемы численно-

Таблица 4

Видовой состав и соотношение видов мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях в Краснопартизанском районе в 2006 г.

Вид	Доля вида, %
<i>Sylvaemu uralensis</i>	50.3
<i>Apodemus agrarius</i>	14.3
<i>Apodemus flavicollis</i>	1.0
<i>Mus musculus</i>	0.0
<i>Microtus sp.</i>	4.8
<i>Clethrionomus glareolus</i>	26.5
<i>Allocricetulus evermanni</i>	1.9
<i>Sorex araneus</i>	1.0

сти, в 2012 – 2013 гг. вышла из депрессии, появилась на полях, на залежах и в степи, ее относительное обилие составило 4.0 экз. на 100 л-с. Затем ее численность вновь резко упала. Одновременно с этим отмечается увеличение плотности популяции и расселение по территории обыкновенной слепушонки.

Причин увеличения плотности популяций мелких млекопитающих несколько, и все они напрямую или косвенно связаны с динамикой климата и изменением интенсивности сельскохозяйственного производства. Климатические параметры входят в число наиболее важных факторов среды, непосредственно влияющих на популяционную динамику мелких млекопитающих. Но все же климатические изменения, происшедшие в период резкого подъема численности лесной мыши, оказались менее благоприятными для домовой мыши. Главным положительным фактором увеличения плотности популяции степной пеструшки является значительное уменьшение интенсивности сельскохозяйственного производства в последние десятилетия XX в. и как, следствие, появление площадей, пригодных для ее жизнедеятельности. Комплексное воздействие всех отмеченных факторов привело к общему повышению численности мышевидных грызунов и насекомоядных. Высокая плотность популяций мелких млекопитающих создает отличную кормовую базу для хищных зверей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00488).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н. В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М. : Наука, 1977. 355 с.
- Бобрецов А. В., Ануфриев В. М., Братцев А. А.* Изменения климата Северо-Востока Европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М. : Русский университет, 2001. С. 48 – 55.
- Громов И. М., Ербаева М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (Зайцеобразные и грызуны). СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1995. 522 с.
- Давидович В. Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Дуванова И. А., Хицова Л. Н., Недосекин В. Ю., Дроздова В. Ф.* Факторы изменения численности малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в условиях известнякового Севера Среднерусской возвышенности // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. 2010. 3 (1). С. 112 – 116.
- Дюран Б., Одел П.* Кластерный анализ. М. : Статистика, 1977. 129 с.
- Золотокрылин А. Н., Черенкова Е. А.* Изменение индикаторов соотношения тепла и влаги, биопродуктивности в зональных равнинных ландшафтах России во второй половине XX в. // Изв. РАН. Сер. геогр. 2006. № 3. С. 19 – 28.
- Истомин А. В.* Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестн. Рос. гос. ун-та им. И. Канта. 2009. Вып. 7. С. 15 – 22.
- Елпатьевский В. С., Ларина Н. И., Голикова В. Л.* Млекопитающие Саратовской области // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1950. Т. 26. С. 59 – 65.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М. : Лаки, 2008. 416 с.
- Козлов П. С.* Биология степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) Вольского округа // Тр. Вольск. окруж. науч.-образоват. музея. Вольск, 1929. 26 с.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Кучерук В. В., Коренберг Э. И. Количественный учет выжнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1964. С. 129 – 154.

Ларина Н. И., Гурьева Г. М. Эколого-фаунистические комплексы млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 105 – 132.

Левецкая Н. Г., Шталова О. В., Иванова Г. Ф. Оценка современных тенденций изменения климата и их последствий для сельскохозяйственного производства в Нижнем Поволжье // Повышение эффективности использования агроклиматического потенциала юго-восточной зоны России / ГНУ НИИСХ Юго-Востока. Саратов, 2005. С. 273 – 284.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 166 с.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М. : Сов. наука, 1953. 502 с.

Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М. : Изд-во МГУ, 2003. Т. XLVI. 297 с.

Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника. Вып. 16. Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Черноземного заповедника. Тула, 2000. С. 152 – 170.

Ознев С. И. Звери СССР и прилегающих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Грызуны. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 706 с.

Окулова Н. М. Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих // Повол. экол. журн. 2009. № 2. С. 125 – 136

Опарин М. Л. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2005 а. Т. 306 : Систематика, палеонтология и филогения грызунов. С. 82 – 101.

Опарин М. Л. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 48 с.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Кондратенков И. А., Усов А. С., Слудский А. А. Многолетняя динамика населения млекопитающих степного Заволжья в условиях изменения антропогенных нагрузок и цикличности климата // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 40 – 50.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Матросов А. Н., Кузнецов А. А. Динамика фауны млекопитающих степей Волго-Уральского междуречья за последнее столетие // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 71 – 85.

Опарин М. Л., Опарина О. С., Трофимова Л. С. Закономерности динамики биоресурсов степных ландшафтов. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2016. 204 с.

Орлов Е. И., Кайзер Г. А. Охотпромысловое значение Приерусланских песков АССР Немцев Поволжья // Учен. зап. Саратов. ун-та. 1933. Т. 10, вып. 2. С. 111 – 158.

Сажин А. Н. Природно-климатический потенциал Волгоградской области. Научное исследование природно-климатических ресурсов области за 100-летний период. Волгоград : Изд-во Волгогр. с.-х. ин-та, 1993. 28 с.

Силантьев А. А. Фауна Падов // Пады. Имение В. А. Нарышкина : естественно-исторический очерк. СПб. : Типография Е. Евдокимова, 1894. С. 235 – 390.

Строганова А. С. Млекопитающие степного и полупустынного Заволжья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 16. С. 30 – 116.

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суров А. В., Опарин М. Л., Богомолов П. Л., Ковальская Ю. М. Экологическая характеристика фоновых видов грызунов степей в низовьях Волги и Дона // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 281 – 291.

Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А. А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С.480 – 494.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 327 с.

Флинт В. Е. Материалы по биологии степной мышовки // Зоол. журн. 1960. Т. 39, № 6. С. 942 – 946.

Ходашова К. С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 140с.

Цветкова А. А. Биологические особенности двух видов мышовок (*Sicista subtilis* Pall, 1783, *Sicista bitulina* Pall, 1775) в районах их совместного обитания : дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1979. 142 с.

Цветкова А. А. Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в Саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368 – 374.

Цветкова А. А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 423 – 437.

Цветкова А. А., Опарин М. Л. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas, 1778) в степях Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2013. № 2. С. 231 – 236.

Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гентнер В. Г., Ковальская Ю. М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Тушканчикообразные. М. : Наука. 1995. 576 с.

Щепотьев Н. В. Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. 1957. Вып. 5. С. 155 – 166.

Щепотьев Н. В. О структуре популяций лесной мыши *Apodemus sylvaticus* в некоторых биотопах Нижнего Поволжья // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 7. С. 1054 – 1063.

Щепотьев Н. В. Очерк распространения и стационального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М. : Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. Past2 / Natural History Museum [Electronic resource]. Oslo : University of Oslo, 2008. Available at: <http://folk.uio.no/ohammer/past> (accessed 25 May 2016).

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory // Can. J. Zoology. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99 – 113.

Cornulier T., Yoccoz N. G., Bretagnolle V., Brommer J. E., Butet A., Ecke F., Elsto D. A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R. A., Jacob J., Jedrzejewska B., Millon A., Petty S. J., Pietiäinen H., Tkadlec E., Zub K., Lambin X. Europe-Wide Dampening of Population Cycles in Keystone Herbivores // Science. 2013. Vol. 340, iss. 6128. P. 63 – 66.