

Г.Н. Тихонова, И.А. Тихонов, А.В. Суров,
П.Л. Богомолов, Е.В. Котенкова

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ
ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
УРБАНИСТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ
СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ**



Москва 2012

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

**Г.Н. Тихонова, И.А. Тихонов, А.В. Суров,
П.Л. Богомолов, Е.В. Котенкова**

**Экологические аспекты формирования
фауны мелких млекопитающих
урбанистических территорий
Средней полосы России**

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2012

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 372 с. + цв. вклейки.

В книге обобщены результаты многолетних исследований группы сотрудников ИПЭЭ РАН и литературные данные по фауне, структуре сообществ и адаптациям мелких млекопитающих, обитающих в населенных пунктах Средней полосы России. Применен оригинальный подход, при котором отслежены изменения животного населения при увеличении градиента урбанизации в ряду от малых русских деревень и садовых товариществ до крупнейшей городской агломерации, а также в разных биотопах и зонах города – от периферии к центру. Это позволило реконструировать пути формирования городской фауны, как в историческом аспекте, так и по степени усиления урбанистического фактора. Выявлены виды, приспосабливающиеся к жизни в городе и те, которые сохраняются лишь на мало измененных человеком городских территориях: в лесопарках, в поймах рек, на пустырях. Рассмотрены экологические, физиологические и поведенческие адаптации видов грызунов и насекомых к городской среде.

Книга рассчитана на экологов, зоологов, сотрудников санитарно-эпидемиологических учреждений, работников, занимающихся дератизацией, студентов биологических специальностей.

Ответственный редактор
доктор биологических наук В.С. Громов.

Рецензенты
доктор биологических наук, профессор И.А. Жигарев
кандидат биологических наук Л.А. Хляп

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований, грант 12-04-07030-д
Издание РФФИ не подлежит продаже



ISBN 978-5-87317-850-6

© Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л.,
Котенкова Е.В., текст, иллюстрации, 2012
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2012

ВМЕСТО ПРЕДИСЛОВИЯ

История этой книги началась в конце 80-х годов прошлого века, когда двое молодых аспирантов ИЭМЭЖ АН СССР, супруги Тихоновы, под руководством доктора биологических наук Евгении Васильевны Карасевой начали работу над кандидатскими диссертациями. Перед Игорем была поставлена задача изучения мелких млекопитающих сельских населенных пунктов Европейской части СССР, перед Галиной – выявление особенностей обитания полевой мыши в разных частях ареала.

После успешной защиты они остались в теме, поступили на работу в тот же Институт и продолжили развивать начатое направление, которое можно определить так: «Мелкие млекопитающие – индикаторы антропогенных преобразований среды».

За 20 с небольшим лет был накоплен уникальный материал, включающий обработку десятков тысяч животных, выловленных миллионом ловушек, расставленных в тысячах местообитаний. Кроме того, были проведены сотни лабораторных экспериментов, для выявления особенностей поведения видов, в разной степени адаптированных к обитанию в условиях города.

Понятно, что такой объем было невозможно собрать «в четыре руки», и потребовалось привлечь школьников, студентов, сотрудников Института, волонтеров. Мы, соавторы данной книги, вместе колесили по бескрайним просторам России, часами простаивали в московских пробках, кралась в темноте по паркам, чтобы собачники или мамы с колясками не заметили, где мы расставляем ловушки, и не собрали их до нас. Продирались через кусты на полосах отчуждения, где помимо грызунов обитали еще люди без определенного места жительства, по берегам рек среди мусора, по кладбищам и свалкам...

Но все равно это были лучшие годы нашей жизни, которые уже никогда не вернуться. Скоропостижно ушел из жизни Игорь, не дожив одного года до своего пятидесятилетия, а три года спустя после тяжелой болезни – Галина, которая не успела при жизни увидеть эту книгу, но была вдохновителем, организатором и основным исполнителем всей работы. Будучи прикованной к постели, она, обложившись папками, до последней минуты обрабатывала материал, писала, отправляла нам готовые куски для редактирования.

Пусть же эта книга будет памятью нашим друзьям – Галине и Игорю Тихоновым и вдохновит будущих исследователей на продолжение этой важной работы.

А.В. Суров, П.Л. Богомолов, Е.В. Котенкова.

ВВЕДЕНИЕ

Урбанизация – явление эволюционно новое и уникальное, поскольку не имеет природных аналогов. В результате этого процесса возникают территории со специфическими экологическими условиями – населенные пункты разных типов: от временных поселений, малообжитых деревень и малых городов до мегаполисов. Естественно, что такие крупные образования не могут не оказывать воздействие на биоту тех пространств, где они возникают. Заселенные человеком территории, прежде всего, города, изменяют облик ландшафтов, влияют на микроклимат, структуру почв, растительность и животный мир. Городская среда настолько своеобразна, что часто приобретает азональный характер, и это относится не только к биотическим, но и к абиотическим факторам (Мазинг, 1987; Александровский и др., 1997). Средняя годовая и средняя суточная температуры воздуха городских агломераций, как правило, на 2–3 градуса выше той, которая присуща окружающим территориям (Абакумова др., 1998). В городах вследствие загазованности и запыленности воздуха иной характер инсоляции. Отличаются от естественных здесь и движения воздушных масс, то же относится и к гидрорежиму. Даже внутри городов эти параметры могут значительно варьировать. Так, центральным частям агломераций в большинстве своем присущи более высокие температуры и сухость воздуха, чем окраинам (Ландсберг, 1983; Филин, 1990; Клауснитцер, 1990; Насимович, 1998а; Минин, 2001). Таким образом, воздушный бассейн, микроклимат, почвы, гидрография городов, – все преобразовано деятельностью человека. И вот тут возникает вопрос: а что же происходит с живыми организмами в урбанизированной среде? Не вызывает сомнений, что такое радикальное воздействие на природно-климатические условия не может не сказаться на растительности и животном населении городов. Наиболее беззащитными перед преобразующей деятельностью урбанизации оказываются растения. Самые уязвимые просто исчезают, не выдерживая сокрушительного антропогенного пресса, другие существуют на грани вымирания, но встречаются и такие, которым удается приспособиться к экстремальным условиям обитания (Казанская, 1978, 1988; Чемякина, 1978; Карписонова, 1986; Насимович, 1998б; Коломыц и др., 2000). Кроме того, в городах, особенно крупных, создаются вполне приемлемые условия для растений-интродуцентов, случайным образом или специально завезенных человеком. На территориях населенных пунктов часто можно встретить дикие виды трав, кустарников и деревьев из других природно-климатических зон и даже континентов. Нередки случаи одичания и натурализации культурных сортов растений. Многие дикие животные, особенно мобильные, такие, как рукокрылые и летающие насекомые, имеют большую степень свободы в выборе местообитаний. Но и среди них известно много видов, приспособившихся к жизни на урбанизированных территориях. А некоторым из них, например, черному дрозду и кольчатой горлице, удалось значительно расширить свой ареал благодаря наличию населенных пунктов (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). Это может свидетельствовать о том, что данные виды животных находят в городах условия не только вполне прием-

лемые, но даже привлекательные для обитания. Что и позволяет этим видам расширять область своего естественного распространения. Поэтому как в растительном, так и в животном мире городов наряду с автохтонными (аборигенными) видами присутствуют виды инвазийные (интродуценты).

Рассматривая города с позиции их пригодности для жизнедеятельности живых организмов, мы включили в сферу своего интереса нелетающих наземных мелких млекопитающих. На наш взгляд, это одна из наиболее удобных и подходящих для изучения групп животных: они многочисленны в разных типах населенных пунктов; их можно сравнительно легко добыть; по физиологическим параметрам они более близки к человеку, чем пойкилотермные и некоторые другие гомойотермные (например, птицы, рукокрылые) животные.

Уже около ста лет города привлекают внимание исследователей разных научных направлений, в том числе и биологов, о чем свидетельствует внушительное количество публикаций (Рулье, 1845; Огнев, 1913; Формозов, 1937, 1947; Кучерук, 1946; Природа города, 1947; Поярков, 1956; Дмитриева, 1958, 1964; Пояркова, Поярков, 1961; Повалишина и др., 1968; Исаков, 1969; Поярков, Степанова, 1975; Пеликан и др., 1980; Солдатов, Шереметьев, 1982; Домбровский, 1983; Глазычев, 1984; Карасева и др., 1990, 1995, 1998, 1999; Соколов и др., 1995, 1996; Тихонова и др., 1988, 1994, 1996; Черноусова, 1996, 2001, 2002; Куликова и др., 2000; Самойлов, Морозова, 2000, 2001; Хляп и др., 2000; Алексеев и др., 2001; Гашев, Доний, 2001; Простаков, Еремина, 2001; Руди, 2001; Булахов и др., 2002; Загороднюк, 2003; Максимова, 2004, 2007; Самойлова, 2004, 2008; Черемних, 2005; Нуртдинова, 2006; Пястолова, Нуртдинова, 2006; Беляков, 2007; Dao Van Tien et al., 1836; Andrzejewski et al., 1978; Elvers, Elvers, 1984; Wavrin, 1988; Morris, 2000; Mikulova, Frynta 2001; Bao Yi-xin et al., 2003; Zorenko, Leontyeva, 2003; Jacob et al., 2004; Balciauskas et al., 2005; Mabelis, 2005; Zhang et al., 2007 и многие другие). Однако подавляющее большинство этих работ носит либо чисто описательный характер, либо ограничивается анализом частных случаев экологии тех или иных групп растений и животных. До настоящего времени известны всего две серьезные попытки оценки населенных пунктов как особой среды обитания животных. Первая – это публикация В.В. Кучерука (1988), в которой обобщены многочисленные данные, накопленные большим количеством исследователей, касающиеся мелких млекопитающих населенных пунктов, расположенных на территории бывшего СССР. Но, к сожалению, объем одной статьи позволил ограничиться лишь сравнением видового состава и численности грызунов и насекомыхядных, обитающих на урбанизированных территориях в разных регионах России и сопредельных стран. Отсутствует статистический анализ данных и подробная характеристика типов и качества биотопов.

Вторая попытка – монография Б. Клауснитцера (1990), в которой города рассматриваются в качестве специфической среды обитания диких животных. Пожалуй, это пока единственное исследование, где использование разнообразных статистических методов сочетается с детальной характеристикой городских местообитаний. Однако эта работа базируется на материалах только зарубежных исследователей, главным образом изучающих пойкилотермных животных, и в ней незаслуженно мало внимания уделено млекопитающим, в частности, грызунам и насекомоядным.

Кроме того, оценке населенных пунктов как особой среды обитания посвящены работы по изучению адаптационного поведения диких животных, позволяющего им приспособиться к жизни в городах. Чаще всего это лабораторные эксперименты или

данные относятся к какому-то одному населенному пункту и не охватывают длительный временной промежуток (Ильичев, 1986; Корбут, 1986; Мешкова, Котенкова, 1988; Авилова и др., 1994; Мешкова, Федорович, 1994; Мешкова, Федорович, 1996; Котенкова, Мунтяну, 2006, 2007; Котенкова, Мальцев, 2010; и другие).

Учитывая богатый опыт предыдущих работ, мы предприняли попытку на основе собственных многолетних данных охарактеризовать урбанизированные территории как своеобразную эволюционно новую среду обитания мелких млекопитающих, изучить структуру их населения и дать оценку биоразнообразия популяций грызунов и насекомоядных в различных биотопах в городе. Выявить основные экологические и эволюционные закономерности формирования фауны мелких млекопитающих населенных пунктов человека.

Глава 1

КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРОДОВ. УРБАНИЗАЦИЯ

Прежде чем приступить к описанию структуры урбанизированных территорий, следует определиться с тем, что такое город. Сложность заключается в том, что населенному пункту этого типа крайне трудно дать конкретное однозначное определение, т.е. кратко охарактеризовать его главные свойства. Крупные населенные пункты человека, главным образом города, представляют собой чрезвычайно многоплановые социальные, экономико-географические, архитектурные и инженерно-строительные культурные комплексы (Озерова, Покшишевский, 1981; Города России..., 1994; Народонаселение..., 1994; Города Мира..., 2009).

Дает определение городу и законодательство России. Градостроительный кодекс Российской Федерации говорит, что «город – поселение, являющееся местом сосредоточения материальных, трудовых и интеллектуальных ресурсов общества; имеющее развитые внешние связи, инженерную и социальную инфраструктуру».

Рассмотрим некоторые фундаментальные признаки города (по Лаппо, 1997).

1. Подобного рода поселениям человека свойственна урбанистическая концентрация различных объектов и разнообразных видов деятельности людей, что, как правило, влечет за собой ухудшение экологической ситуации, как на территориях, непосредственно входящих в состав города, так и на прилегающих к нему.

2. Важной отличительной чертой города является многофункциональность, позволяющая сочетать разнообразные виды деятельности человека.

3. Урбанизированным территориям присущ динамизм, который выражается в постоянной пространственно-функциональной трансформации среды.

4. Процессы урбанизации подразумевают саморазвитие. Существуют определенные закономерности роста и развития городов.

5. Всем урбанизированным территориям свойственна историческая многослойность. Особенно это касается старинных городов, возникших несколько столетий назад и претерпевших разные стадии развития от небольших населенных пунктов до крупнейших агломераций.

6. И, наконец, этому сложному и динамичному объекту свойственны противоречивость и проблемность.

Прежде всего, город, – населенный пункт (или, точнее, населенное место). К этому понятию относят очень разные образования от совсем небольших и временных поселений человека до огромных, таких как агломерации и мегаполисы (Владимиров, 1999). Каждый населенный пункт имеет свою особую уникальную структуру. В градостроительстве ее принято называть «планировочной» (Лаппо, 1997). Этот термин означает территориальную структуру сравнительно небольшого (с позиций географии), но сложного устроенного образования, каковым является город (Яргина и др., 1986). Остов этой

структуры – планировочный каркас с главным скрепляющим её элементы узлом – центром города. Большое значение для населенного пункта имеет экологический каркас – это весь комплекс зеленых территорий и водных пространств, который очень важно учитывать при планировании развития и роста любого города (Гутников, 1989). Например, еще в 1935 г. в первом Генеральном плане Москвы был фактически запроектирован экологический каркас (хотя сам термин тогда еще не существовал), и его основой служили парки, продолжающие зеленые массивы лесопарков и природных лесов от окраин города. Такие зеленые клинья шли к центру, соединяясь с сетью садов, бульваров, аллей и скверов. Эти незастроенные территории крупнейшего города России должны были играть важную роль в создании благоприятной экологической ситуации.

Природные условия во многом определяют облик городов. Так, наличие рядом крупной реки или моря обуславливает образование полосовидных структур (Сан-Франциско, Волгоград, Ярославль и другие). Несколько крупных населенных пунктов на сравнительно однородной местности нередко сливаются в многоядерную городскую агломерацию (Лос-Анжелес, Донбасс, Рур и другие) (Города Мира..., 2009). Города в узлах дорог могут приобретать особую многолучевую, звездчатую структуру, разрастаясь вдоль наиболее важных магистралей, в том числе и водных (Мерлен, 1977). Если ни одно из транспортных направлений не является приоритетным, формируется кольцевая, или поясная структура (Москва). По мнению специалистов, именно такая радиально-концентрическая форма является оптимальной для нормального функционирования крупных населенных пунктов, к которым относятся города с миллионным населением (Ле Корбюзье, 1970; Хагетт, 1987). Для сравнительно небольших городов, как правило, характерна компактность (Тамбов, Черноголовка Московской области и другие). По мере роста и «обтекания» естественных препятствий структура становится полурасчлененной и даже расчлененной (Пермь, Новосибирск) (Города России..., 1994).

При всем многообразии городов кроме индивидуальных особенностей им присущи общие (типовые) параметры. Как правило, в малых городах наиболее выражены именно типовые черты, в то время как в крупных резче проявляются индивидуальные (Лаппо, 1997).

В геоурбанистике применяют разнообразные методы изучения. Для выделения наиболее существенных характеристик населенных пунктов – это классификация и типология.

Первый метод подразумевает ранжирование по какому-либо одному обычно наиболее значимому признаку и предваряет типологию, основывающуюся на комплексе параметров (Хагетт, 1987). Самая распространенная классификация – по величине населения (Города России..., 1994; Города Мира..., 2009). К малым принято относить города до 50 тысяч жителей, таких в России в 2010 г. было 778 (71% от общего количества городов, 17% всех горожан). К средним, или промежуточным, относятся населенные пункты, имеющие 50–100 тысяч горожан, их было 157 (14% от общего количества городов, 11% всех горожан), к большим городам, их было 90 (8% от общего количества городов, 15% всех горожан) – от 100 до 250 тысяч постоянных жителей. В крупных, их было 39 (4% от общего количества городов, 14% всех горожан) городах население колеблется в пределах 250–500 тысяч горожан, в крупнейших, их было 24 (2% от общего количества городов, 16% всех горожан) – от 500 тысяч до 1 млн. горожан. Если количество постоянно проживающих людей выше – это города-миллионеры, их было 11 (1% от общего количества городов, 27% всех горожан) (таб. 1).

Таблица 1. Города России разного размера. Динамика их числа и населения

Типы городов		1926 г.	1939 г.	1970 г.	1989 г.	2010 г.
Города-миллионеры (более 1 млн жит.)	Число	2	2	6	12	11
	млн.жит.	3.6	7.1	14.9	25.2	25.8
Крупнейшие города (от 500 до 999 тыс. жит.)	Число	-	2	11	22	24
	млн.жит.	-	1.1	8.4	14.0	15.4
Крупные города (от 250 до 499 тыс. жит.)	Число	1	17	32	44	39
	млн.жит.	0.3	5.5	11.5	15.1	13.2
Большие города (от 100 до 249 тыс. жит.)	Число	16	29	35	73	90
	млн.жит.	2.5	4.4	6.2	11.4	13.9
Средние города (от 50 до 99 тыс. жит.)	Число	37	58	114	163	157
	млн.жит.	2.6	4.1	7.9	11.2	10.,9
Малые города (до 50 тыс. жит.)	Число	404	464	731	709	778
	млн.жит.	4.9	8.5	15.5	15.9	16.5

Типология – «более высокий уровень обобщения, позволяющий дать комплексную синтетическую характеристику городов...» (Перцик, 1999). Синтетическая (интегральная) функциональная типология, как правило, включает в себя следующие параметры: величину; сочетание функций города; их территориальную сферу проявления; экономико-географическое положение; структуру и динамику населения; состояния природной среды и многие другие (Лаппо, 1997).

Кроме общей характеристики города как единой функционально-территориальной системы, важно уяснить главные особенности его структуры, выделить основные элементы и дать оценку степени их связанности или разобщенности (Лаппо, 1997; Перцик, 1999).

Вокруг городов и под их влиянием формируется так называемая пригородная зона, образуя с населенным пунктом единое целое (Хауке, 1960). Поддержанию экологического равновесия при этом способствует определенное соотношение застройки и незастроенных территории и такая антропогенная нагрузка на ландшафты, при которой природа в состоянии сохранить свою способность к самовосстановлению и самоподдержанию (Боже-Гарнье, Шабо, 1967; Лаппо, 1997).

У разных городов мира площадь пригородной зоны колеблется в довольно широком диапазоне. Так, в 2010 г. соотношение численности населения города в официальных границах и в границах фактической застройки, распространяющейся сплошными полосами в пригородную зону, составляло у Токио 1 к 4.0, у Нью-Йорка 1 к 2.5, у Мехико 1 к 2.1, у Парижа 1 к 5.1, у Москвы 1 к 1.3. Естественно, на величину данного

соотношения оказывает влияние то, насколько административные границы центрального города приближаются к фактическим. Если же учитывать пригородную зону целиком, включая также и поселения-спутники центрального города, еще не сомкнувшиеся с ним в одно целое, но уже составляющие с ним единый комплекс, связанный экономическими связями, трудовыми, рекреационными миграциями, то соотношение центрального города и пригородной зоны несколько меняется в пользу последней.

От краткой географической характеристики городов перейдем к экологической. Известно, что материальный компонент урбанизированной среды включает в себя две составляющие. Прежде всего, – это природа, вобранная и преобразованная городом, а также и окружающая его. Вторая составляющая – это транспортная сеть, здания, коммуникации, сооружения разного назначения, распределенные в городе в соответствии с архитектурной композицией и планировочной структурой (Филин, 1990). Ряд авторов предлагает рассматривать город как особый эволюционно новый тип экосистемы (Хаггет, 1979; Мазинг, 1987; Лаппо, 1997). Таким образом, эта сложная система представляется в качестве некоего абстрактного «урбоценоза», объединяющего в себе «техноценоз» (постройки и прочие технические сооружения) и «биоценоз» (природные вобранные городом и им в той или иной степени преобразованные или полуприродные, которые созданы самими людьми и искусственно воспроизводят те или иные элементы реальных природных ценозов). Нам в большей степени импонирует другая точка зрения, согласно которой сложную городскую среду следует воспринимать не как единую экосистему. Это так называемая «островная концепция», рассматривающая город в качестве своеобразного «архипелага», «островки» (незастроенные участки) которого в той или иной степени изолированы друг от друга техноценозом (Клауснитцер, 1990). В связи с этим биота формируется и существует в соответствии с особенностями островных изолированных или полуизолированных популяций с присущими им микроэволюционными процессами. Но, как подсказывает здравый смысл, истина, как правило, находится где-то посередине. По-видимому, город следует описывать как очень сложную специфическую систему взаимосвязанных или разрозненных и в разной степени изолированных друг от друга разнообразных незастроенных территорий, в той или иной степени пригодных для обитания диких животных и окруженных различными техническими сооружениями, которые для обитания практически не пригодны. Соотношение зеленых и застроенных территорий, гидрографическая сеть, формы рельефа, распределение естественной растительности и искусственно озелененных участков создают основу для формирования в городе природно-экологического каркаса и служат предпосылкой функционального зонирования (Лаппо, 1997; Masing, 1979).

Теперь от описания перейдем к рассмотрению самого понятия урбанизации и уточнению того, как это понятие трактует отрасль географической науки – урбанистика.

До сих пор проблема урбанизации остается остро дискуссионной. Существуют разные понятия этого сложного процесса. Так, одни исследователи связывают его с возникновением древних городов и их дальнейшим развитием. Другие считают, что это явление возникло сравнительно недавно в период развития капиталистического общества. Но все они едины в том, что в самом широком понимании урбанизация – это необходимая составляющая, приводящая к формированию урбогенеза – возникновению города (Хауке, 1960; Хаггет, 1979; Владимиров, 1982; Лаппо, 1997; Слука, 2000 и другие).

Рассмотрим, как происходил этот процесс в историческом плане.

Первые более или менее постоянные поселения человека начали возникать в неолите примерно 10–12 тысяч лет назад. Именно в это время земледелие стало главным фактором перехода к оседлости и превратилось в одно из основных занятий людей. Появившиеся населенные места были удалены друг от друга на большие расстояния и, вероятно, насчитывали не более 100–150 человек (Владимиров, 1982). В радиусе 3–5 км от подобных поселений существующий природный ландшафт подвергался весьма значительному преобразованию, представляя собой мозаику из агроценозов (поля, огороды и прочее) и естественных участков. В окрестностях до 10–15 км территории были менее трансформированы человеком. Здесь обычно проводили сбор ягод, грибов, меда, орехов, вели охоту, ловлю рыбы и выпас скота. Такие ландшафты еще обладали высоким экологическим потенциалом (Хауке, 1960; Владимиров, 1982).

Homo sapiens как вид существует, по разным данным, около двух сотен тысяч лет, однако самый заметный рывок цивилизации сделан за последний десяток тысячелетий. Произошло это благодаря переходу людей к оседлой жизни, началу земледелия, разделению труда и появлению поселений, особенно городов (Владимиров, 1999).

По мнению ряда авторов, первые города как таковые появились примерно 3–5 тысяч лет до нашей эры, т.е. 5–7 тысяч лет назад (Хаггет, 1979; Владимиров, 1982; Лаппо, 1997; Сайко, 2001). Происходило это в результате более сильного территориального разделения труда. Так называемые древние античные города располагались на юге Европы, на севере Африки, Ближнем Востоке, на юге и востоке Азии. В них доминировало население, занятое в сельском хозяйстве, процветала торговля, возникали ремесла. В этих населенных пунктах постепенно происходило накопление городских компонентов, усложнение структуры и разделение функций. Такие поселенческие структуры были характерны для древнего Ирана, Шумера, долины Инда, Китая и некоторых других государств. Поселения росли не только сами по себе, но и за счет вбирания ближайших деревень. Аграрная занятость и сельский образ жизни формировали сельско-городской симбиоз – котадесасси (кота – город, деса – деревня). К таким городам можно отнести Ахмадабад (основан в XV веке н.э.), Багдад (762 г. н.э.), Бангкок (1782 г. н.э.), Дели (736 г. н.э.), Каир (969 г. н.э.), Пуну (VIII век н.э.), Тунис, Рабат (1146 г. н.э.), Пекин (основан в 1276 г. н.э.) и другие (Сайко, 2001). Это экстенсивная форма урбанизации, осуществляемая за счет миграции населения и поглощения окружающих сельских населенных пунктов. Подобное явление было свойственно не только городам древности, но наблюдается и в настоящее время. Уже в античные времена существовали довольно крупные города численностью 500 тысяч и даже свыше 1 млн человек – Рим, Константинополь, Багдад и другие.

Ранние и поздние средневековые города называют традиционными, т.е. с большим количеством населения, занятого сельскохозяйственным трудом (Владимиров, 1982). Затем возникал переходный, или промежуточный тип: еще не современный город, но и уже не традиционный. Позже образовывались индустриальные города. Этот путь осуществлялся по-разному: медленно эволюционно, скачкообразно, чередуя стадии и фазы перехода (Хаггет, 1987). На первом наиболее продолжительном этапе урбанизационного процесса, возникшем главным образом вследствие «городской революции», существовало много типов населенных пунктов. Но всех их объединяла «естественная сращенность» города и сельского хозяйства – это было доиндустриальное общество.

Далее переход от доиндустриальной стадии к урбано-индустриальной осуществлялся путем возникновения торгово-промышленных центров. С середины XX века параллельно с процессом урбанизации шла мегалополизация – возникновение мега-городов с населением 10 и более млн человек. Она состояла из нескольких этапов (Сайко, 2001):

1. Устойчивая концентрация населения в крупных центрах.
2. Вовлечение в процесс городских окраин – субурбанизация. Пригороды, благодаря расположенным рядом центральным городам-«ядрам», начинали расти и развиваться быстрее.
3. Децентрализация – рассредоточение горожан не только в пределах влияния «ядер» в ближайшие пригороды, но и на более отдаленные пространства с одновременной депопуляцией городов.

В России к середине XVIII века в 67% городов сельское хозяйство являлось главным занятием горожан, и только 29% населения было занято в промышленности и торговле. Практически не было городов, где горожане не содержали бы скот, не занимались огородничеством, садоводством и земледелием (Города России, 1994). Поэтому развитие городов в нашей стране и их специфику невозможно рассматривать отдельно от развития и специфики сельских населенных пунктов. Иными словами, процессы урбанизации тесно связаны с процессами рурализации. Что было учтено нами при изучении экологических аспектов формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий (см. главы 5–8).

С 1920 по 1950 гг. возникла новая научная дисциплина – урбанистика, основателями которой принято считать А. и В. Веберов, В. Зомбарта, Л. Мамфорта, Э. Говарда, Г. Парка, Л. Вирта, Э. Барджесса, Р. Редфилда и других (Сайко, 2001; Города Мира..., 2009). Это направление науки сравнительно новое, поэтому еще многое в нем трактуется неоднозначно. Например, само понятие – урбанизация. Существует разные взгляды на существование данного вопроса (Сайко, 2001).

Согласно одному из них, «урбанизация – это определенный исторически ограниченный этап территориальной организации общества. Основные признаки: преобладание центростремительной тенденции в размещении производства и расселении людей, что приводит к концентрации экономической и социальной жизни в крупных городах – агломерациях. Наличие двух форм поселений (города и деревни) при явном преобладании города. Нарастающая замена природных компонентов среды обитания техногенными – «второй природы».

Вторая точка зрения сводится к тому, что «урбогенез (урбанизация) – это появление первых городов и урбанизируемого сознания, начиная с древнейших эпох, с момента возникновения поселений, где размещались культовые, ритуально-магические центры (святые места, обсерватории), резиденции правителей, оборонительные укрепления и другие своеобразные «зародыши городского развития». С этих позиций урбанизация интерпретируется более широко».

И, наконец, существует и такой взгляд: «... урбанизация исторически связана с цивилизацией. Урбанизация – это процесс, не сводимый только к проблеме городов, она не идентична им, а является следствием и одновременно фактором социально-экономического и социокультурного развития человека не только в городах, но и в деревнях».

Условно считается, что современная урбанизация началась с 1800 г. и к 70-м годам закончилась первая стадия. Процесс урбанизации продолжается и в настоящее время (Сайко, 2001). Основные его тенденции таковы:

1. Субурбанизация – освоение пригородов и переселение из них в крупные города.
2. Деурбанизация – освоение наиболее экологически благоприятных и пока еще слабо урбанизированных территорий.
3. Принципиальные изменения в процессе урбанизации развитых стран: достигнув высокого уровня урбанизированности, темпы роста их городского населения заметно снизились.

В последнее время становится более значимой роль малых, средних (промежуточных) городов и даже благоприятных для сельского хозяйства районов.

Возникла новая специфическая терминология: мегалополизация, метрополизация, агломерирование, деурбанизация, субурбанизация, мегалополис, метрополис, мегагород, метрополитенский ареал – это урбанизированные зоны наднагломерационного уровня, на которых размещаются десятки и сотни населенных мест, сельских и городских, тесно связанных транспортом (Хаггет, 1987; Лаппо, 1997; Минин, 2000; Сайко, 2001; Города Мира..., 2009).

Существует мнение, что к концу XX века в развитых странах урбанизация достигла своего предела («принцип исчерпанности»), и наступила устойчивая стабилизация этого процесса (Сайко, 2001). Однако развивающиеся страны все еще являются активными полюсами роста городов и субурбий.

В современных городах происходят новые процессы: уплотнение застройки (если позволяет площадь), реконструкция территорий, перемещение жилого фонда – все это «интенсификация» городской среды. Возникают сверхсовременные мини-города. Формируются огромные сплошные урбанизированные пространства: в США «пригородная цивилизация» достигает 50% в субурбиях (Сайко, 2001).

Расползанию урбанизма уже не противостоит ранее значительно «сопротивляющийся» сдерживающий сельский компонент. Он перестраивается, или уже перестроился по образу и подобию города. И это в переходе от индустриальной к постиндустриальной стадии приводит к исчезновению «перепадов» в развитии «города» и «внегородской периферии» и снятию проблемы противоположности города и деревни.

Однако в настоящее время все еще сохранились экстенсивные формы урбанизации. На фоне происходящих процессов, изменяющих крупные города, все больше возрастает роль средних и малых городов, о чем уже упоминалось выше. Особенно заметно это стало с 1980-х годов. В связи с чем Международным институтом окружающей среды при ООН была принята программа по изучению малых и промежуточных (средних) городов, а в 1986 г. опубликовано исследование «Small and intermediate urban centers: their role in regional and national development in the third world».

Следует подчеркнуть, что процесс урбанизации универсален, расширен и представляет собой линейно-прогрессивный путь развития человека, который осуществляется по принципам единства мира, его законов и явлений (Хаггет, 1987).

В наших исследованиях мы будем придерживаться точки зрения, которая рассматривает урбанизацию как фактор, преобразующий естественную среду и формирующий особую специфическую биоту. По мнению В.В. Яницкого (1984), урбанизация – это наступление городов на природу, уникальное по силе воздействия и являющееся источником ее деградации. Естественная и антропогенная среды взаимодействуют на больших пространствах, а расширяющийся процесс урбанизации ведет к усилению этого взаимодействия. В.В. Яницкий также считает, что в результате этого происходит

неизбежная замена сложных природных биоценозов более простыми: агроценозами и урбоценозами. На наш взгляд, это не так однозначно, и возможны разнообразные варианты, что и будет нами подробно рассмотрено в главах 7–14.

Говоря конкретнее о России, где и проводились наши основные исследования, следует отметить, что глобальный процесс урбанизации особенно активно развивался на стыке последних столетий. Это можно проиллюстрировать следующим примером: в 1959 г. в 92 крупных городах России проживало 27% населения, но уже к 1990-м годам этот показатель почти достиг 50% (Города России..., 1994; Лаппо, 1997). Велика роль и малых городов страны, особенно в отдаленных и ее глубинных частях. В пользу чего могут свидетельствовать те факты, что с 1939 по 1998 гг. количество этих населенных пунктов выросло в 1.3 раза. Число агломераций за указанный период увеличилось с 26 до 49. Появилось новое урбанистическое образование – наагломерационное (Города России..., 1994; Слука, 2001; Города Мира..., 2009).

В настоящее время имеет место сочетание высоко урбанизированных ареалов с крупнейшими полифункциональными центрами, образующими в ряде регионов России плотные урбанизационные поля среди простирающейся на тысячи квадратных километров сельской местности (Владимиров, 1982).

В наш анализ были взяты девять городов средней полосы России, расположенные в Верхневолжской, Московско-Мещерской и Приокской провинциях лесной области, относящихся к разным категориям. Малый город (Черноголовка в 48 км от Москвы; Ясногорск в 35 км от г. Тулы), средний (Алексин, Узловая и Щекино в Тульской области) большой (Новомосковск, Тульская область), крупный (Тула). Кроме того, крупнейший город (Ярославль) и город-миллионер, или миллионщик (по Википедия, 2010), образующий ядро крупнейшей городской агломерации (Москва). Основным посылом данного выбора служила идея изучения и сравнения закономерностей распределения мелких млекопитающих именно в ряду населенных пунктов. Для сравнительного анализа разных урбанизированных территорий (глава 14) были использованы материалы, собранные нами в городах других природно-климатических зон (Кишинев и Ханой). Кратко характеризуя выбранные объекты исследований, расположенные в лесной зоне Европейской части России, с позиций географии можно сказать следующее.

Черноголовка – это малый молодой город площадью 21 км² и с населением 20.5 тысяч жителей (здесь и далее для других городов данные взяты из Интернета на 01.01.2008 www.Wikipedia), образован на «чистом месте» рядом с небольшой рекой Черноголовка. Доминирующая функция – научный центр. Он является одним из городов-спутников и входит в Московскую агломерацию (см. выше). Его пригородная зона сравнительно невелика, слабо трансформирована, главным образом, процессами рурализации, и включает в себя несколько небольших сельских населенных пунктов. Одним из важных свойств данного объекта является территориальная самостоятельность и новизна. Город моноцентричен, имеет кольцевую (или поясную) структуру (рис. 1, см. Приложение 1).

Ясногорск – это малый город площадью 16.2 км², с населением 17.3 тыс. человек (см. выше). Расположен в северной части Тульской области на р. Вашана в 142 км к юго-востоку от Москвы. Основан в XV веке, статус города получил в 1958 г. Населенный пункт окружен лугами, полями и несколькими лесными массивами: Плотский лес, Долгий, Рязанский и др., в них доминируют лиственные породы: береза, липа, осина, клен

Алексин – средний город. Площадь города 43 км², население 65.7 тыс. человек (см. выше). Находится в северо-западной части Среднерусской возвышенности на обоих берегах р. Оки. В 71 км к северо-западу от Тулы. Имеет статус города с 1777 г. Алексин расположен в наиболее залесенной части области. Леса в основном лиственные (дуб, береза, осина и др.). Вдоль границы с лесостепью проходит полоса широколиственных лесов – дубрав «Тульские засеки».

Щекино – тоже относится к категории «средний город» площадью 14.5 км² и населением 60,7 тыс. человек. Удален на 25 км к югу от Тулы (см. выше). Основан в 1870 г., городом стал в 1938 г. На окружающих населенный пункт территориях доминируют лиственные породы деревьев: дуб, липы, клен, ясень и другие. Внутри города много тополевых посадок.

Узловая – средний город, занимаемая территория 25 км² (см. выше). Население 55.8 тыс. человек. Основан в 1873 г., статус города получил в 1938 г., расположен в 47 км на восток от Тулы и в 230 км на юго-восток от Москвы.

Новомосковск – большой город, занимающий площадь в 76 км². Население – 133 тыс. горожан. Был основан в 1930 г. Расположен Новомосковск в 60 км юго-восточнее Тулы. Лесной фонд района составляет всего 5% от общей площади и представлен отдельными массивами: Крюковский, Урванский и другие, где произрастают широколиственные породы: клен, липа, ясень, изредка, дуб (см. выше). Все леса – искусственные посадки. Крупные парки города: Березовая роща и Детский парк. В них высажены лиственницы. Для озеленения улиц чаще используются тополя.

Тула относится к категории «крупный город». Расположена на площади 187.7 км². Население составляет 496 тыс. человек. Город находится в 150 км на юг от Москвы (см. выше). Водная артерия – река Упа, в которую впадают реки Тулица, Воронка и Бежка. Город хорошо озеленен. Из крупных парков следует отметить Центральный парк культуры и отдыха им. П.П. Белоусова (площадь – 143 га, из них 97 га – лес); Центральный парк культуры и отдыха Пролетарского района (34,1 га); Комсомольский парк (26.3 га). На окраинах расположены лесные массивы: Платоновский лес, Баташовский сад и территория зеленострой.

Ярославль – крупнейший старинный город полосовидной структуры, обусловленной расположением вдоль крупной реки Волги. Занимаемая им площадь равна 205.8 км². Ярославль находится в 282 км от Москвы. Население города по последним данным составляет 606.3 тыс. человек (см. выше). Наиболее старой и плотно застроенной частью Ярославля является его исторический центр, сформировавшийся на стрелке Которосль-Волга. Город разрастался вдоль реки Волга. Новые «ядра» формировались в зависимости от характера местности, придавая Ярославлю рыхлую полурасчлененную структуру. Благодаря значительной протяженности город имеет большую пригородную зону, включающую в себя рурализированные территории и крупные природные биотопы (леса, луга, болота) (рис. 2, см. Приложение 1).

Москва – город-миллионер, на 2009 г. здесь проживало 10.524 млн. постоянных горожан (см. выше). Занимаемая площадь внутри Московской кольцевой автодороги (МКАД) – 877 км², за ее пределами – 204 км². По данным Москомархитектуры на 2007 г. территория зеленых насаждений равна 34.3 тыс. га, что составляет 1/3 от всей площади города. Москва образует крупнейшую в России агломерацию, формирование которой происходило не «от района», а «от города» за счет разрастания из центра и вби-

рания в себя окрестных населенных пунктов (Лаппо, 1997). Город практически моноцентричен за счет явного доминирования над всеми «ядрами» агломерации. Москва – древний город, стоящий на месте слияния трех рек: Москва, Сетунь и Яуза, сформировала вокруг себя обширную значительно трансформированную пригородную зону из городов-спутников, сельских населенных пунктов и природных биотопов. Москва – очень сложный полифункциональный географический объект, подчиняющийся своему непосредственному или опосредованному влиянию города ближнего и удаленного Подмосковья (Минин, 2000). Это позволяет говорить о данном образовании как об «асимметричном мегалополисе с отчетливо выраженным доминированием московского «ядра» (Лаппо, 1997). В силу своей моноцентричности и сравнительно равномерного развития во всех направлениях Москва приобрела кольцевую форму (рис. 3, см. Приложение 1).

Наибольшее внимание в нашем исследовании уделено трем городам: Москве, Черноголовке и Ярославлю (см. главу 4, табл. 4.1). Сравнивая эти три города, можно утверждать, что теснее всех с окружающей природной средой связаны биотопы Черноголовки, в меньшей степени – Ярославля, а самая значительная изоляция характерна для местообитаний Москвы.

Рассматривая город как среду обитания диких животных, следует подчеркнуть, что необходимым условием их выживания является наличие пригодных для жизнедеятельности биотопов. Одни виды, заселяющие постройки человека, практически не зависят от внешних факторов. Другие, живущие на незастроенных территориях городов, испытывают на себе влияние разных экологических факторов урбанизированной среды, значительно отличающейся от природной. К наиболее значимым воздействиям на популяции наземных животных следует отнести, прежде всего, антропогенные, затем климатические, качество почв и биотические воздействия, зависящие главным образом от типа растительности.

В разных частях крупных городов формируется особый микроклимат. Так, в жаркое летнее время в центрах он наиболее близок к понятию «полупустыня». Здесь образуется, так называемый «остров тепла», иссушающий почву и ухудшающий циркуляцию воздуха. Например, в Москве вокруг Садового кольца температура поверхности асфальта летом достигает 45–55 °С и даже на газонах $t=25$ °С. В безветренные дни на высоте 100–150 м возникает слой температурной инверсии, задерживающей слои загрязненного воздуха (Лихачева, Смирнова, 1994). Далее от городских центров климатическая ситуация меняется. Среднегодовые температуры Москвы и Санкт-Петербурга на 3–4° выше, чем на их окраинах. В зимние безветренные дни в центре этих городов на 4–6° теплее, чем на периферии городов. В отличие от природных биотопов данной физико-географической зоны заморозки здесь прекращаются на 8–10 дней раньше, а начинаются на месяц позже (Минин, 2001). В результате такого «теплового загрязнения» уменьшается испарение, ухудшается циркуляция воздуха, развивается, так называемый, городской бриз. Это своеобразное явление происходит благодаря тому, что в центральной части больших городов в безветренные летние дни воздух прогревается сильнее и поднимается вверх, подсасывая более холодный воздух окраин. Такая циркуляция, как правило, очищает атмосферу города, но она невозможна при антициклоне (Ландсберг, 1983).

Повышенная конвективность воздушных масс крупных городов (исключая их «опустыненные» центры) ведет к росту количества осадков, особенно ближе к окраинам. В

Москве их на 25% больше, чем вне города. Кроме того, из-за загазованности и задымленности урбанизированных территорий в них поступает на 15% меньше солнечной радиации, на 65% чаще бывают туманы, на 6% выше относительная влажность воздуха, а скорость ветра на 25% больше, чем в сельской местности Подмосковья (Ландсберг, 1983).

Внутри мезоклимата каждого урбанизированного ландшафта наблюдается большое количество разновидностей микроклимата, обусловленных рельефом, типом, плотностью застройки и другими причинами (Минин, 2000). Например, в районах многоэтажной застройки могут возникать местные ветры, что согласно законам аэродинамики приводит к падению атмосферного давления на несколько десятков миллибар, и с внутренней стороны кварталов оно приобретает пульсирующий (частота около 5–6 Гц) характер (Минин, 2001). Все это свидетельствует о том, что живые организмы городов существуют в климатических условиях, значительно отличающихся от природных. Более того, динамика процессов урбанизации влечет за собой постоянное изменение климатических параметров. Так, в Москве с 1927 по 1977 г. произошло увеличение безморозного периода на 75 суток, что является прямым свидетельством повышения температуры воздуха за последнее столетие (Исаев, 1997). В результате стали раньше наступать фенофазы (Минин, 2000). В целом климат Москвы, по данным обсерватории МГУ, имеет следующую тенденцию к изменению: увеличение облачности на 10–17%, уменьшение суммы годовых часов солнечного сияния на 10%, снижение альбедо поверхности на 4%, возрастание среднегодового количества осадков на 10–15% (Исаев, 1997; Абакумова и др., 1998).

В городах необычен и температурный режим почв, так как из-за асфальта земля отдает теплоту не только в воздух, но и вглубь. Например, при температуре воздуха 26–27 °С в газонах на глубине 20 см она приближается к 34–37 °С, на глубине 40 см – 29–32 °С. При этом растения широт лесной зоны, где расположены все три обследуемых нами города, привыкли к обратной стратификации: температура воздуха должна быть больше, чем у почвы. Осенняя уборка листьев и зимняя уборка снега приводит к сильному выхолаживанию грунтов, не защищенных этими теплоизолирующими покрытиями (до –10 и –15 °С) (Минин, 2001). Притом, что в естественных условиях средней полосы России температура верхних почвенных горизонтов обычно не опускается ниже нуля. Такие экстремальные условия могут привести к отмиранию корней растений, поскольку годовой перепад температур в корнеобитаемом слое городских биотопов может достигать 40–50 °С, тогда как в условиях естественных биотопов средних широт – около 20–25 °С. Все это усугубляется тем, что стекание дождевых и талых вод в канализационную сеть уменьшает количество влаги, испаряющейся с почв, и ведет к понижению их влажности вплоть до величин «атмосферной засухи» (Минин, 2000).

Почвы города подвержены не только неблагоприятным климатическим воздействиям, но еще испытывают значительное давление (от 0,1 до 20 кг/см² и более) зданий, в результате чего уплотняются и дают осадку (до 3–4 см), особенно в зонах вибрации. Кроме того, происходит еще и подтопление почв, вызванное ликвидацией естественного дренажа (ручьев, малых рек, оврагов, долин), что приводит к ослаблению подземного стока и повышению уровня грунтовых вод. Подтопленными считаются территории, где уровень подземных вод залегает не глубже 3 м от поверхности (Минин, 2001). Подтоплению городских грунтов довольно часто способствует еще и утечка воды из водопрово-

да. Все это приводит к заболачиванию, появлению гнили, сухoverшинности деревьев. Таким образом, подтопление сказывается на состоянии растительности, которая в свою очередь влияет на структуру населения мелких млекопитающих.

Городские грунты, или, как их еще называют, «урбоземы», весьма специфичны: они уплотнены, их горизонты перемешаны, неоднородны, засорены строительным и бытовым мусором и имеют высокую щелочность (Клауснитцер, 1990). Естественный почвенный покров городов, как правило, почти полностью уничтожен, а сохранился лишь островками в лесопарках (дерново-подзолистые и глеево-подзолистые почвы) и в речных долинах (аллювиальные) (Александровский и др., 1997; Строганова, Прокофьева, 1998). Урбоземы по характеру формирования бывают насыпные (привозные) и перемешанные (местные). Они могут значительно различаться и по гумусированности, оглеенности, степени нарушенности профиля, количеству и составу включений (Завалишин, 1947). Общим для них является отсутствие генетических горизонтов, засоление зимой и засорение тяжелыми металлами летом (Минин, 2001).

Помимо почв в городах значительно загрязнены атмосфера и воды. Основной загрязнитель воздуха населенных пунктов – пыль. Ее концентрация над урбанизированными территориями в 15 раз выше, чем над рурализированными (сельскими) и в 150 раз выше, чем над океаном (Хаггет, 1987). Например, площадь пылевого загрязнения вокруг Москвы достигает 177.9 тысяч км² (Минин, 2001). В городах средних широт России загазованность воздуха особенно сильна зимой из-за инверсии температуры. Территория загрязненного снега вокруг Москвы в 2.8 раза превышает территорию самого города. Такой снежный покров весной начинает таять на 5–8 суток раньше, чем на чистых участках (Минин, 2001). Частый спутник больших городов – смог, ядовитый туман серо-желтого цвета, возникающий во влажном воздухе. Он может быть и фотохимического происхождения (например, в Мехико и Лос-Анжелесе) при облучении ультрафиолетом выхлопных газов.

В городах резко ухудшается состояние рек и других водоемов, в частности из-за того, что поверхностные стоки урбанизированных территорий имеют повышенную кислотность. Это может приводить даже к образованию антропогенного карста (Насимович, 1998а).

Биота городов (в том числе и мелкие млекопитающие) подвержена воздействию шумового и электромагнитного загрязнения, ухудшающих работу клеточных и молекулярных структур (Тихонов, Довгуша, 2000).

Несомненно, важнейшим компонентом городских ландшафтов следует считать зеленые насаждения, которые имеют очень большое значение для улучшения экологического состояния среды. Основные функции зеленых территорий города: средозащитная, санитарно-гигиеническая, декоративно-планировочная и рекреационная (Природа города..., 1947; Виноградова, 1978; Горшев и др., 1995). Растения повышают влажность воздуха и эффективно стабилизируют влагообмен. Если относительную влажность воздуха на улице принять за 100%, то в озелененном районе она будет уже – 116%, а в парке – 204% (Гостев, Юскевич, 1991). Растения удерживают пыль и поглощают 50–60% токсичных газов (Горышина, 1991). Они защищают от шума и ветра. Плотные посадки в 10 раз снижают уровень шума. Кроны деревьев, особенно тополей, поглощают до 20–70% звуковой энергии (Горышина, 1991). Летом во время жары зеленые насаждения снижают тепловую радиацию: даже в небольших скверах температура воздуха на 2–3 °С ниже, чем на улицах (Шумовская, 2000).

Растения не только играют важную роль в улучшении экологической обстановки городов, но и крайне значимы для жизнедеятельности подавляющего большинства диких животных урбанизированных территорий. Это в полной мере относится и к мелким млекопитающим. Являясь главным компонентом биотопов, зеленые насаждения обеспечивают выживание фауны городской среды.

Все три подробно обследуемых нами города расположены в подзоне хвойно-широколиственных лесов (Гвоздецкий, 1968; Лесная энциклопедия, 1985, 1986). Значительную площадь занимают вторичные мелколиственные леса и смешанные лесопосадки. Эти березняки и осинники с примесью сосны существуют 60–80 лет (Лесная энциклопедия, 1985, 1986; Минин, 2001). В Ярославской области преобладают сурамени и сложные субори, складывающиеся из коренных пород (Полякова и др., 2001). Значительно меньшая территория вокруг города занята пойменными и суходольными лугами, болотами и полями (Осипов, Гаврилова, 1963). Возникновение и дальнейшее развитие населенных пунктов, особенно таких крупных, как города, не могло не сказаться на состоянии окружающих ландшафтов. Так в результате аграрного освоения и процессов урбанизации (рост городов и пригородных зон) облесенность региона значительно уменьшилась, коренные лесные ценозы постепенно вытеснялись лугами и агроценозами (Осипов, Гаврилова, 1963).

Состав и качество биотопов, входящих в состав изучаемых нами городов, зависели от характеристик самого населенного пункта и от качества окружающих его ценозов.

Малый город Черноголовка расположен среди лесных массивов, поэтому на его окраинах доминирующим типом являются древесно-кустарниковые ценозы. Ландшафты вокруг крупного города Ярославля складываются из лесов и довольно обширных аграрных территорий. Менее остальных рассматриваемых нами городов покрыта лесами пригородная зона Москвы. И в самой городской агломерации доля лесов и парков не столь велика, здесь много открытых пространств, покрытых травянистой растительностью, и пойменных биотопов (Саушкин, Глушкова, 1963; Москва. Энциклопедия, 1996; Насимович, 1998а, 1998б,в; Рысин, 1998, 2003). По данным Минина (2000), весь природный комплекс Москвы занимает 35.1 тыс. га (Минин, 2001). Этот комплекс включает в себя 22.5 тыс. га природных территорий (17 лесопарков, 17 городских, 58 районных и 9 специализированных парков; 14 крупных садов, около 700 скверов, 100 бульваров и др.).

К сожалению, мы не располагаем подобной информацией о природном комплексе Черноголовки, Ярославля и нескольких обследованных нами городов в Тульской области. Однако, исходя из собственных наблюдений, можем сказать, что в малом и среднем городах природные лесные ценозы (по сравнению с застроенными территориями) представлены шире, чем в большом, крупном и крупнейшем городах, а также в крупнейшей городской агломерации.

Описание и состояние всех обследованных городских биотопов более подробно освещено в главах 6 и 11.

Глава 2

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИНАНТРОПИИ: СИНАНТРОПИЗАЦИЯ И СИНУРБАНИЗАЦИЯ ЖИВОТНЫХ НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В настоящее время разные аспекты совместного существования человека и диких животных активно изучаются исследователями разных специальностей: этологами, физиологами, популяционными экологами, зоологами, зоопсихологами, медицинскими работниками и другими. В связи с постоянным усилением процессов урбанизации, ростом числа населенных пунктов и занятых ими территорий, распашкой земель, а также повсеместным усилением пресса со стороны человека, антропогенное воздействие на природу часто рассматривается как один из главных факторов, определяющих происходящие в настоящее время глобальные изменения окружающей среды. Изучение этой проблемы сталкивается с целым рядом трудностей. Если рассматривать зоологические аспекты этой проблемы, в частности, изучение населения мелких млекопитающих урбанизированных территорий, можно выделить несколько причин, порождающих такие трудности. Во-первых, отсутствуют общепринятые схемы сбора и обработки данных. Во-вторых, ощущается явный недостаток теоретических и методических статей по данной тематике. В-третьих, не разработана общепринятая терминология. Подобное положение вещей затрудняет сравнение результатов, полученных разными исследователями. Все это в целом создает существенный пробел в изучении экологии мелких млекопитающих сельских и городских населенных пунктов (Кучерук, 1988, 2000).

Одним из немаловажных аспектов проблемы глобальных изменений окружающей среды является процесс синантропизации фауны мелких млекопитающих. Синантропия – это биологический феномен, вызванный, прежде всего возникновением деревень, городов и тесно связанный с их развитием. С появлением населенных пунктов уничтожаются естественные природные биоценозы и создаются новые со своеобразными экологическими нишами, которые и осваивают дикие животные. Совершенно уникальной, абсолютно отличающейся от всех остальных экологической нишей, представляются постройки человека. Эту нишу удалось полностью освоить лишь незначительному числу видов животных, в том числе и грызунам. Можно выделить несколько подходов к анализу феномена синантропии (Котенкова, Мунтяну, 2007): эколого-этологический (Auffray et al., 1988; Калинин, 1994), в том числе основанный на анализе межпопуляционных взаимосвязей синантропных грызунов и человека (Лапшов, Кучерук, 1994); эколого-физиологический (Башенина, 1977; Bronson, 1984) и зоопсихологический (Мешкова, Федорович, 1996). Анализ разных сторон синантропного образа жизни с точки зрения этих подходов внес существенный вклад в понимание приспособ-

соблений грызунов-комменсалов к обитанию рядом с человеком. На основании анализа поведенческих, экологических, морфологических, генетических и физиологических характеристик настоящих синантропных видов (прежде всего, комменсальных таксонов домовых мышей, отчасти серой и черной крыс) сделан вывод, что эти виды обладают уникальным, лишь им присущим набором приспособлений. Именно такое, не свойственное другим видам сочетание характеристик обеспечивает им успешное обитание рядом с человеком, включая современные мегаполисы; а также делает синантропные таксоны домовых мышей самыми «инвазийными» видами мировой фауны благодаря широкому расселению по всему Земному шару вместе с людьми. Секрет феномена синантропии кроется не в какой-то уникальной характеристике синантропных видов-космополитов, а именно в их уникальном сочетании (Котенкова, Мунтяну, 2007; Котенкова, 2009). Как следует из всего сказанного, синантропия животных – вопрос, требующий серьезного и многостороннего рассмотрения. Однако эти аспекты остаются за рамками данной работы, посвященной анализу структуры сообществ мелких млекопитающих населенных пунктов. В данной главе обсуждается лишь само понятие «синантропии» и ее типизация в том объеме, который необходим для дальнейшего изложения собственных данных.

Вероятно, синантропия возникла 6–10 тыс. лет назад, однако в отдельных случаях она может иметь и более древнее происхождение (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). В рамках эколого-этологического подхода к анализу феномена синантропии французские исследователи (Auffray et al., 1988) высказали гипотезу, согласно которой представители синантропного вида домовых мышей *M. domesticus* были вытеснены дикоживущим видом *M. macedonicus* из природных биотопов и заняли свободную вновь появившуюся экологическую нишу в жилищах людей. По данным этих исследователей *M. domesticus* появились в Израиле примерно 10 000 лет назад, то есть их ископаемые остатки относятся к культуре натуф. Именно в это время возникли настоящие человеческие жилища, начало развиваться земледелие. На территории Израиля остатки представителей другого дикоживущего вида мышей *M. macedonicus* известны уже из отложений, датирующихся возрастом в 120 000 лет. То есть вновь появившийся инвазийный вид занял новую, созданную людьми нишу в результате отрицательного исхода конкуренции с близкородственным аборигенным видом (Auffray et al., 1988). Подробнее вопрос становления синантропного образа жизни у домовых мышей обсуждается в обзорной работе Е.В. Котенковой и А.Н. Мальцева (2010).

Животных, обитающих совместно с человеком, называют по-разному: синантропы, комменсалы, домовые и околодомовые обитатели, антропофильные виды и т.д., но в русской литературе чаще встречаются термины «синантропы». В трактовке самого явления синантропии – совместного обитания диких животных и людей – также существует множество мнений и определений (Формозов, 1937; Наумов, 1948, 1963; Росицкий, Крадохвил, 1953; Шеханов, 1963; Исаков, 1969; Новиков, 1979; Peters, 1960; Povolny, 1963; Kucheruk, 1965; Povolny, Sustek, 1982 и другие).

В биологическом энциклопедическом словаре (1989) дается следующее определение: синантропные организмы – «это животные, образ жизни которых связан с человеком, его жильем, созданным и видоизмененным им ландшафтом». Из данной цитаты видно, что характер связи животных с человеком может быть различным, также как и степень такой связи. Например, выделяют виды, «избегающие» культурный ландшафт, «индифферентные» к нему и являющиеся его «спутниками». Гемерофобами называют

животных, которые с увеличением антропогенной трансформации среды мигрируют в менее нарушенные места обитания (Tischler, 1973; Schaefer, 1980). Гемеродиафорами – виды, существование которых практически не зависит от антропогенного изменения ландшафта. Гемерофилами принято считать животных, которые предпочитают местообитания, созданные человеком, и используют их как новые экологические ниши.

Представление о синантропизме как о паразитизме, нахлебничестве и квартиранстве дал в своем описании Н.П. Наумов (1963). Согласно его определению, синантропы – виды, нашедшие близ человека особо благоприятную среду и тесно связанные с его деятельностью. К жилью человека их привлекает возможность питания продуктами, кормами домашних животных или их отходами, паразитирования на человеке или домашних животных и использования созданных человеком убежищ.

Всех исследователей, (а, как следствие, и предложенные ими типизации форм синантропии), можно подразделить на две группы. К первой относятся авторы, придерживающиеся широкой трактовки этого понятия. Другие рассматривают синантропию в более узком смысле. По мнению первых, синантропами следует называть животных, связанных не только с жильем человека и населенными пунктами, но и со всеми формами и последствиями человеческой деятельности. Так, например, Ю.А. Исаков (1969) называл синантропами животных, обитающих в любых хозяйственных угодьях и не исчезающих с освоенных человеком территорий. Г.А. Новиков (1979) предлагал относить к синантропам виды, так или иначе связанные с человеком. Мы же разделяем мнение В.В. Кучерука (1988), который считает, что слишком широкая трактовка понятия «синантропия» неправильно, т.к. не существует видов, для которых не были бы благоприятны хоть какие-то из форм и этапов хозяйственной деятельности человека. Поэтому при широком понимании синантропии практически все животные могут быть отнесены к синантропам. В.В. Кучерук (Кучерук, 1988, 2000; Kucheruk, 1965) предложил относить к синантропным виды, регулярно обитающие на территории населенных пунктов, в сооружениях человека и образующие там постоянные или периодически возникающие популяции.

Решающим критерием для определения синантропии является принадлежность того или иного вида к антропоценозу. Причем под антропоценозом следует понимать систему взаимосвязей между человеком, домашними и синантропными животными (Povolny, 1963). Для характеристики синантропии Шевер (1980) и Тишлер (1973) выделяют два критерия:

- 1) спонтанное присутствие организмов в поселениях человека без или даже против его воли;
- 2) тесное сосуществование диких животных с человеком или зависимость этих видов от его деятельности.

Наряду с такими представлениями о синантропии в литературе появились публикации о несинантропных видах грызунов, обитающих в черте крупных городов (Пояркова, Поярков, 1961; Ключник, Старостина, 1963; Лисин, 1983, 1987; Карасева и др., 1990б, 1995, 1999б; Тихонова и др., 1997а, 2006б, 2007б; Zorenko, Leonteva 2003; Balčiauskas et al. 2005, и многие другие). В данном случае В.В. Кучерук (1988, 2000) предлагает к синантропам относить лишь диких животных, обитающих в населенных пунктах и постройках человека, а виды, предпочитающие агроценозы, выделить в особую группу – агроценофилы.

Заселение городов определенными видами животных в литературе принято обозначать термином «урбанизация», или «синурбанизации фауны» (Luniak et al., 1964;

Strawinski, 1971; Luniak, 1975; Andrzejewski et al., 1978; Kruger, 1979; Баруш, 1980; Keve, 1983; Клауснитцер, 1990; и другие). Приспособившиеся к обитанию в городе виды называют синурбанистами, или синурбистами (Баруш, 1980; Гливич, 1980; Sorace, 2002). Авторы, предлагающие в своих работах эти определения, считают, что все они являются частным случаем синантропии. Введение этих новых терминов оспаривается (Кучерук, 1988). Несмотря на отсутствие общепринятого определения урбанизации, в своей монографии Клауснитцер (1990) выделяет определенные критерии, позволяющие охарактеризовать этот процесс. По его мнению, решающим фактором является использование видом городской среды. Населенные пункты (в том числе и города) в силу тех или иных причин служат (или становятся) оптимальными биотопами для данного вида, поэтому он встречается либо исключительно в разных типах населенных пунктов, либо с высоким обилием и большой широтой распространения в населенных пунктах данного типа. К таким сожителям человека можно отнести, прежде всего, его специфических паразитов и некоторые виды беспозвоночных животных. Среди позвоночных к ним стали относить сизого голубя и городского воробья (Клауснитцер, 1990). А за пределами своих естественных ареалов такими комменсалами становятся домовая мышь, серая и черная крысы (Кучерук, 1988; Schlaepfer et al., 2005).

Неоднородность городских биотопов определяет основные зоны, заселенные животными. Некоторые типично городские структурные элементы служат местами питания или размножения мелких млекопитающих. В процессе урбанизации происходит расширение экологической амплитуды некоторых видов, например, увеличение их экологической пластичности в новых субоптимальных биотопах, возникших на месте исходных естественных, характеризующихся определенным и ограниченным набором экологических ниш, а, следовательно, и природных ресурсов. Городские популяции некоторых животных в силу определенных особенностей городской среды (микроклимат, дополнительная пищевая база, возникновение экотональных сообществ и новых экологических ниш) становятся относительно стабильными по сравнению с их природными аналогами. Они самовоспроизводятся и лишь в слабой степени обмениваются особями с окружающими город биотопами (Todd et al., 2000; Schlaepfer et al., 2005). Для существования городской популяции регулярная миграция не обязательна. Половое созревание животных (в том числе, мелких млекопитающих), обитающих на урбанизированных территориях, начинается раньше, за счет чего удлиняется их репродуктивный период, увеличивается продолжительность жизни некоторых особей. С другой стороны, могут возникать и длительно проявляться несвойственные естественным условиям процессы: изменение поведения животных (Мешкова, Федорович, 1996), формирование новых сообществ, не встречающихся вне городов и других типов населенных пунктов (Баруш, 1980; Rauseret et al., 1978), происходит перестройка биологических ритмов отдельных видов (Тихонова, 1994; Tikhonov et al., 2006), меняется их относительная биотопическая приуроченность и наблюдается изменение пищевых предпочтений (Тихонов и др., 2010а; Суков и др., 2011; Babinska-Werka, 1981a,b).

Таким образом, к синантропии и, соответственно, к синурбанизации как к частному ее случаю, или одной из разновидностей синантропии животных привели в основном пять принципиально равнозначных комплексов причин (Клауснитцер, 1990):

1. Увеличение кормовой базы. В крупных населенных пунктах создается множество специфических кормовых ниш: пищевые отбросы, отходы, складированные продукты питания и т.д. Это важно, прежде всего, в неблагоприятные периоды года.

2. Более широкий набор пригодных для обитания мест и убежищ.

3. Изменение микроклимата. В населенных пунктах, особенно в крупных городах, создаются особые климатические условия: повышение температуры, влажности и т.д.

4. Хозяйственная деятельность человека и ее влияние на поведение животных. Животные, оказавшиеся в условиях населенных пунктов, вырабатывают определенные поведенческие адаптации, позволяющие им выживать на урбанизированных территориях. Хотя принципиально новых типов поведения не наблюдается, но оно может значительно модифицироваться. Так, есть указания на изменение суточной активности у некоторых видов грызунов, понижение их агрессивности при скучивании, усиление исследовательской активности и т.д. (Мешкова и др., 1985, 1986, 1988; Мешкова, Федорович, 1994, 1996; Котенкова, Мунтяну, 2006, 2007).

5. Изменение исходных биотопов на урбанизированных территориях. В результате пространственного сокращения оптимальных природных биотопов размножающиеся в них зверьки вынуждены осваивать и заселять субоптимальные городские местообитания (Кучерук, 1988, 2000; Saemann, 1979; Haeseler, 1972).

На первых этапах становления синантропии в населенных пунктах было меньше хищников и относительно слабее конкуренция (Sorace, 2002). Некоторые виды как бы пользовались дополнительной защитой человека (Клауснитцер, 1990). Это вряд ли справедливо для современных крупных городов и мегаполисов, где специально созданными службами постоянно проводятся дератизационные мероприятия.

Все указанные выше причины привели к синантропии в виде одной из ее разновидностей – урбанизации, или синурбанизации диких животных (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990; Andrzejewski et al., 1978). Урбанизация началась у разных видов животных в различные эпохи, однако значительно ускорилась в последние десятилетия в связи с интенсивным ростом сельских населенных пунктов и городов (Stephan, 1980; Flowerdew, 1997; Ellis et al., 1998; Basquill et al., 1999; Barko et al., 2003).

Первая попытка охарактеризовать и классифицировать формы синантропии была сделана В.В. Кучеруком (1946). Он разделял различные виды мелких млекопитающих по их отношению к заселению человеческих построек, выделив четыре группы:

- 1) виды, избегающие человеческих построек;
- 2) случайно или редко поселяющиеся в человеческом жилье;
- 3) животные, как правило, регулярно поселяющиеся в разных типах построек человека;
- 4) основные обитатели человеческих жилищ.

В дальнейшем В.В. Кучеруком (1988), который, как уже отмечалось выше, придерживается узкой трактовки понятия «синантропия», была предложена следующая типизация ее форм.

1. Абсолютная, или облигатная синантропия. У позвоночных животных эта форма отсутствует и свойственна лишь специфическим паразитам человека.

2. Преимущественная, или настоящая синантропия. Животные обитают во всех типах строения человека и могут расселиться с ним по большей части земного шара. Это свойственно инвазийным (или приведенным) видам. В оптимуме ареала определенная их часть может обитать вне строений человека. Но в экстремальных частях своего ареала они постоянно могут жить только в постройках человека. И лишь непродолжительное время эти зверьки встречаются вне их. Таких видов немного, среди

мелких млекопитающих это только грызуны – домовая мышь, серая, черная и отчасти полинезийская крысы.

3. Географически ограниченная синантропия. Животные способны обитать в постройках человека в пределах своего ареала (вобранные, автохтонные виды). Синантропия четко выражена лишь в оптимуме ареала. Хотя географически ограниченные синантропы могут заселять практически все типы построек человека, включая многоэтажные каменные дома, но эти виды не выдерживают конкуренции с настоящими синантропами. К ним можно отнести представителей рода *Myodes*, *Microtus*, *Cricetulus* и другие.

4. Экологически ограниченная синантропия. Зверьки не могут длительно обитать в современных многоэтажных домах, но охотно вселяются в одноэтажные дома, хозяйственные постройки, овощехранилища и места первичного хранения сельхозпродуктов (стога, скирды, овощные базы, зернохранилища и подвалы), где могут создавать длительно существующие скопления – псевдопопуляции (Беклимишев, 1960) или образовывать сравнительно устойчивые популяции (Шилов, 1997). Экологически ограниченная синантропия свойственна семействам *Cricetidae* и *Muridae* (Росицкий, Крагохвиль, 1953; Ключник, Старостина, 1963; Дмитриева, 1964; Кучерук, 1988; Клауснитцер, 1990; Тихонов, Тихонова, 1994; Тихонова и др., 2001, 2006б; Карасева и др., 1999; Тихонова, 2002 и др.). Одни из них образуют устойчивые популяции (Дукельская, Вишняков, 1953; Максимов, 1964; Баруш, 1980; Пеликан и др., 1980; Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999; Gaisler et al., 1964, 1967; Kovacic et al., 1994; Devillers et al., 1998 и другие). Некоторые виды (полевая мышь, мышь-малютка, восточноевропейская полевка) в массе скапливаются в объектах первичного хранения сельхозпродукции только в неблагоприятное время года и покидают их летом (Кулик, 1951, 1971; Кучерук, Рубина, 1953; Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1995; Тихонова и др., 2006б). У экологически ограниченных синантропов сравнительно высока степень обмена между псевдопопуляциями в постройках человека и популяциями в естественных биотопах.

5. Обитатели природных ценозов и их аналогов в черте населенных пунктов. Эти зверьки обычно встречаются в значительных по площади парках, садах, лугах поймах рек и в других типах местообитаний незастроенных территорий населенных пунктов. Здесь видовой состав мелких млекопитающих обеднен. Он представлен преимущественно видами, свойственными окружающим город естественным биотопам: обыкновенной и рыжей полевками, обыкновенной бурозубкой и некоторыми другими (Ключник, Старостина, 1963; Тихонова и др., 1988, 2001, 2006а, 2009; Карасева и др., 1990, 1995а,б, 1998, 1999; Тихонов и др., 2000а,б,в, 2009а,б и другие).

6. Ложная синантропия. Это зверьки-псевдосинантропы. При высокой численности в естественных биотопах они могут посещать отдельные типы построек. Индивидуальные участки ложных синантропов могут включать в себя определенные типы построек человека и естественные биотопы. Поэтому зверьки довольно часто входят в строения, не образуя в них при этом не только устойчивых поселений, и даже временных псевдопопуляций. Ложная синантропия свойственна довольно широкому кругу эвритопных грызунов (роды: *Microtus*, *Cricetulus*, *Phodopus* и другие).

По мнению В.В. Кучерука (1988), все перечисленные выше формы синантропии не имеют четких границ, а связаны цепью переходов. Многое здесь зависит от конкретной ситуации. Так, одному и тому же виду в разных частях ареала и в разных экологических условиях присущи разные формы синантропии (Большаков, Шубина, 1988).

Даже на сравнительно ограниченной территории виду может быть свойственно несколько форм синантропии.

Классификация Ю.А. Исакова (1969), широко трактующего понятие «синантропия», отражает эту позицию. Им выделено пять форм синантропии:

1. Облигатная. Животные не могут существовать без человека или за пределами его хозяйственных угодий.
2. Полная синантропия. У этих млекопитающих часть популяции утратила способность к существованию вне антропогенных ландшафтов.
3. Частичные синантропы. Животные, довольно успешно приспособленные к обитанию вблизи с человеком, но полностью не утратившие связь с природными биотопами; численность представителей этих видов выше в антропогенных ценозах по сравнению с естественными.
4. Условные синантропы. Виды, мирящиеся с соседством человека, но в хозяйственных угодьях менее обильны, чем в природных биотопах.
5. Мизантропы. Животные, не мирящиеся с соседством человека.

В. Барушем (1980) на основе уже предложенной классификации (Росицкий, Кра-тохвил, 1953) дана другая типизация.

1. Эвсинантропные виды (постоянно или стабильно синантропные).
2. Гемисинантропные виды:
 - а) регулярно синантропные;
 - б) факультативно синантропные;
 - в) сезонно синантропные.
3. Экзоантропные виды (избегающие человеческих жилищ):
 - а) по неволе (случайно) синантропные;
 - б) постоянно экзоантропные.

В последнее время разработана и предложена еще одна классификация синантропии (Клаустницер, 1990):

1. Облигатная, или абсолютная (эвсинантропия). Вид хотя бы в одной климатической зоне может встречаться и обитать только в антропогенных условиях.
2. Факультативная (гемисинантропия, олигосинантропия). Виды, имеющие в зоне поселений человека оптимальные условия для существования.
3. Непрерывная (перманентная) синантропия. Жизненный цикл вида полностью протекает в антропоценозах.
4. Временная синантропия (ксенантропия). Виды находятся в антропоценозах только определенное время (например, зимовки, миграции во время половодий), не образуя там самовоспроизводящихся популяций.
5. Частичная синантропия. Вид принадлежит к антропоценозу на определенной стадии своей жизнедеятельности (возможно, лишь часть суток), а в остальное время живет в других биоценозах.

Следует отметить, что общепринятой системы типизации форм синантропии не было (Кучерук, 1988) и пока нет. На наш взгляд, наиболее исчерпывающей в теоретическом плане являются классификации В. Баруша (1980) и В.В. Кучерука (1988). Однако нельзя не согласиться с В.В. Кучеруком (1988), который указывает, что наиболее

удобной на практике и получившей наибольшее признание зоологов является следующее деление форм синантропии.

1. Облигатная (абсолютная).
2. Эвсинантропия (настоящая, полная, постоянная).
3. Гемисинантропия (полусинантропия).
4. Экзоантропия (отсутствие склонности к синантропии).

Несмотря на большое количество разнообразных классификаций, многие исследователи, изучающие наземных мелких млекопитающих, в своих работах используют наиболее распространенную и, вероятно, более удобную, приемлемую и довольно упрощенную систему, основанную на разной склонности к синантропии отдельных видов, деля их на три основные группы.

1. Синантропы.
2. Гемисинантропы.
3. Экзоантропы.

Это разделение является сокращенным вариантом схем, предложенных рядом исследователей (Росицкий, Кратохвиль, 1953; Исаков, 1969; Баруш, 1980; Кучерук, 1988).

В данной работе при анализе материала будет использоваться именно эта упрощенная типизация мелких млекопитающих. С учетом уточненного деления на формы синантропии диких животных в населенных пунктах, главным образом в городах (Кучерук, 2000), ко второй группе мы относили экологически и географически ограниченных (факультативных) синантропов, а также и внепостроечных. В третью группу, кроме собственно экзоантропов, были включены и так называемые ложные синантропы.

Итак, исходя из предложенных классификаций, вырисовывается следующая картина отбора животных по их склонности к синантропии, то есть по способности обитать в условиях, значительно отличающихся от природных, благодаря их преобразованию человеком. Первая группа – это зверьки-мизантропы, тяготеющие к естественным ценозам и избегающие человека. Стенобионтные виды, недостаточно пластичные, чтобы адаптироваться к обитанию в постройках. Близки к ним виды, не избегающие человека, но, благодаря его деятельности, лишенные благоприятных для них экологических ниш. Поэтому они не могут обитать вблизи от человека. Другая группа – условные синантропы, или синантропы поневоле. Они полностью не исчезают из преобразованных человеком биотопов, но встречаются в них в гораздо меньшем количестве, чем в природных ценозах. Такие виды существуют в антропогенном ландшафте благодаря строгой регламентации приемов использования земли и водоемов. При усиленном землепользовании – исчезают. Еще одна группа – частичные синантропы. Эти виды в антропогенных ландшафтах многочисленнее, чем в природных. Они распространены и в естественных ценозах, и на территориях, преобразованных человеком. В антропоценозах могут обитать как изолированно, так и поддерживая связь с природными местообитаниями. Следующая группа – полные синантропы. Часть их популяции (в географическом смысле) утратила способность существовать в природных условиях. Их существование полностью зависит от деятельности человека. Это привезенные (инвазийные) виды, расселившиеся вместе с людьми. Они могут уходить далеко за пределы своего естественного ареала. В последние десятилетия наметилась тенденция увеличения ареалов и у гемисинантропов, благодаря хозяйственной деятель-

ности человека; у полевой мыши (*Apodemus agrarius* (Тихонова, 1990а; Тихонова и др., 1992; Опарин и др., 2002а,б), у видов-двойников обыкновенной полевки (Большаков, Шубина, 1988; Тихонов и др., 1996), особенно заметно это на примере восточно-европейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis* (Картавцева и др., 2011)). Среди мелких млекопитающих существует ограниченное число видов – полных синантропов. И последняя группа – облигатные синантропы, которые полностью утратили связь с природными биотопами. Это – отдельные популяции и виды в целом, ведущие полупаразитический образ жизни. Среди млекопитающих представителей данной группы нет.

И в заключение следует акцентировать внимание на том, что синантропизация – это процесс приспособления животных к жизни в новых условиях обитания, созданных человеком. Одной из ее разновидностей является урбанизация, или синурбанизация – адаптация к обитанию на урбанизированных территориях. Второй отдельной разновидностью процесса синантропии было бы логично считать «рурализацию», или «синрурализацию фауны» – приспособление диких животных к жизни в сельскохозяйственном ландшафте (на сельских территориях). В эту группу вошли бы выделенные ранее виды-агроценофилы (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001). А само введение данной категории позволило бы оценивать синантропию не только количественно (по степени склонности к ней видов в целом), но и качественно (по их склонности к обитанию в урбо- или в агроландшафтах).

Глава 3

ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РУРАЛЬНЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Основной задачей данной главы является обоснование разработанного и примененного нами подхода к анализу основных закономерностей формирования специфической фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий, а также сравнение этого подхода с таковыми, разработанными другими исследователями, прежде всего, для территорий, подверженных антропогенному прессу.

Будут кратко рассмотрены те подходы, в которых мелкие млекопитающие использованы как модельные объекты для выявления тех или иных антропогенных воздействий на структуру населения и другие экологические параметры популяций и сообществ. Основной принцип состоял в сравнении по тем или иным параметрам отдельных группировок, популяций или сообществ, обитающих в ненарушенных или в той или иной степени антропогеннонарушенных условиях. Такой сравнительный анализ позволяет оценивать не только механизмы ответных реакций сложных надорганизменных систем на антропогенные изменения среды, но при корректном сравнении нарушенных и ненарушенных ценозов способствует лучшему пониманию функционирования и относительной устойчивости естественных исходных группировок и выявлению механизмов формирования и поддержания целостности и устойчивости природных систем (Жигарев, 2004а,б, 2006). Как справедливо отмечает И.А. Жигарев (2004а), лучшее понимание организации и функционирования сложных биологических систем, в том числе и сообществ мелких млекопитающих, как одного из их компонентов, проявляется при «острых» ситуациях, когда сравниваются естественные и нарушенные группировки. Это позволяет выявить скрытые от наблюдателя эффекты и ключевые механизмы, способствующие поддержанию их организации. Этот подход неоднократно применялся в экологических исследованиях и всегда давал новые и важные результаты, как на популяционном, так и на ценогическом уровнях (Шилова, 1982, 1991, 1993; Ландэ, 1989, Лукьянов, 1997; Щипанов, 2000, 2002, 2003 и др.). Особенно убедительные выводы при сравнении ненарушенных и нарушенных территорий дает их многолетний мониторинг (Истомин, 1988, 1994, 2008; Тихонова, Тихонов, 1995; Жигарев, 2006).

Одним из подходов можно считать комплексную оценку непосредственного и опосредованного влияния рекреации на мелких млекопитающих, которая позволяет выявлять популяционные механизмы адаптаций к антропогенным нарушениям и изменения стабильности популяционных показателей (Жигарев, 1993, 2004а, 2006). Суть подхода состоит в изучении и сравнительном комплексном анализе механизмов устойчивости сообществ мелких млекопитающих в рекреационно нарушенных и ненарушен-

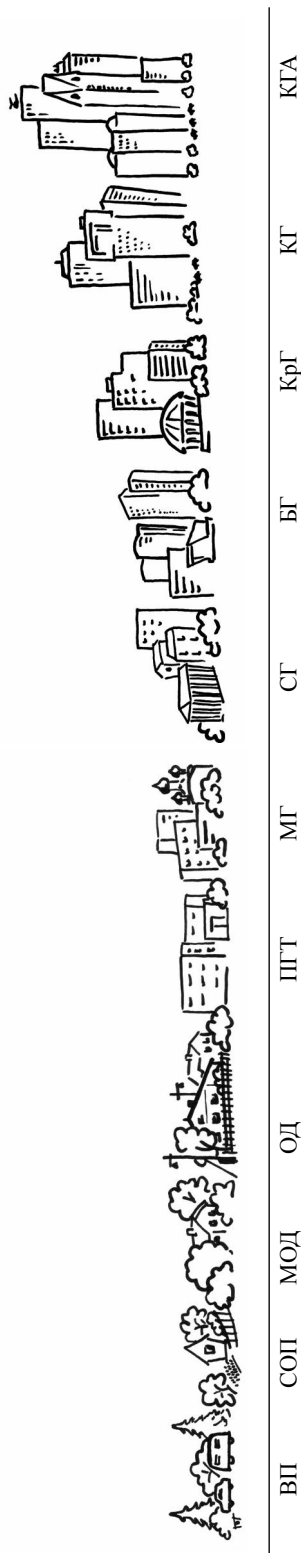


Рис. 4. Типы населенных пунктов, расположенных по мере возрастания уровня урбанизации.
 Обозначения: ВП – временное поселение, СОП – садово-огородный поселок, МОД – мало обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа, МГ – малый город, СГ – средний город, БГ – большой город, КрГ – крупный город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

ных биогеоценозах. Анализируются связи мелких млекопитающих с другими компонентами экосистем, в частности, с растительным покровом. С теоретических позиций рекреационная деструкция сообществ рассматривается как удобное средство изучения экзогенных нарушений природных ценозов, а мелкие млекопитающие – как удобные модельные объекты для анализа особенностей формирования и поддержания сообществ при внешних нарушениях, к которым можно отнести рекреационные. Отмечается, что по сравнению с другими антропогенными воздействиями рекреационные являются более мягкими, растянутыми во времени, при этом достаточно однозначно трактуются и подвергаются стадированию. С помощью этого подхода был показан ряд закономерностей, в частности: популяционная стабильность всех видов лесных грызунов и насекомоядных снижается по всему градиенту увеличения рекреационных нагрузок. Стабильность населения видов антропофилов, напротив, повышается. При высокой численности потенциал размножения фоновых видов грызунов (рыжей полевки, малой лесной и желтогорлой мышей) в рекреационных биотопах выше, чем в ненарушенных. При низкой численности он ниже или равен потенциалу размножения в ненарушенных биотопах. С помощью этого подхода был найден также целый ряд других закономерностей (Алпатов, Жигарев, 2001; Алпатов, 2003; Жигарев, 2004б, 2006).

Как уже отмечалось выше, главная цель наших исследований – выявление основных закономерностей формирования специфической фауны урбанизированных территорий на основе изучения мелких млекопитающих. При этом основное внимание уделено экологическим аспектам данного процесса. Другими важными моментами являются этологический аспект, а также эволюционная сторона вопроса возникновения особой фауны сельских и городских населенных пунктов.

Задачей исследований было рассмотрение изменения структуры сообществ мелких млекопитающих в ряду от естественных коренных экосистем (в данном случае – смешанных лесов), через цепочку разных типов населенных пунктов (рис. 4). Начиная с временных сезонных поселений человека (турбаза в лесу и садово-огородный поселок рядом с лесом), переходя от постоянно заселенных сельских поселков (малообжитых деревень) к хорошо обжитым сравнительно крупным и компактным деревням. Следующим типом населенного пункта в данном ряду являются поселки городского типа. Они представляют собой нечто промежуточное между деревней и городом. В таких поселках все еще доминирует сельская составляющая, выраженная в занятости населения в сельскохозяйственном производстве, главным образом, в животноводстве и земледелии. В самом населенном пункте имеются огороды, сады, животноводческие помещения, много деревянных жилых домов и хозяйственных построек. Но здесь уже присутствуют элементы урбанизации, представленные сходным с городским техноценозом (многоэтажные каменные строения, коммуникации, асфальтированные территории и т.д.). Далее в этом ряду стоят малые города, отличающиеся от поселков городского типа характером производственной занятости населения, более урбанизированной инфраструктурой и т.д. Эти населенные пункты сохранили черты, присущие и руральным поселкам: наличие садов, огородов и сараев, в которых содержатся сельскохозяйственные животные, главным образом, кролики, козы, куры и другие. Все это обычно располагается ближе к окраинам города. Следующим типом населенного пункта в рассматриваемом «эволюционном ряду» является средний город, затем большой, крупный и крупнейший город, а замыкает этот ряд крупнейшая городская агло-

мерация. Краткое описание этих типов городов, взятых нами в анализ, приведено выше (см. главу 1). Этот ряд дает возможность проанализировать этапы формирования сообществ мелких млекопитающих от мало нарушенных антропогенным прессом до полностью им трансформированных. Иными словами, если сопоставление рекреационных и ненарушенных территорий позволяет сравнивать постепенность изменений во времени, благодаря растянутости рекреационных нарушений, наш подход, если можно так выразиться, направлен на постепенность и определенную стадийность изменений сообществ мелких млекопитающих в историческом развитии и усложнении населенных пунктов по мере усиления антропогенного пресса (Philips, Wood, 1992).

Подобный подход к изучению фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий обоснован характером исторического процесса преобразования человеком природных ландшафтов. Мы не будем останавливаться на подробном описании этого явления, поскольку оно рассмотрено в главе 1. Подчеркнем лишь, что большинство исследователей, занимающихся изучением проблем урбанизации, считают, что в историческом плане многие города берут свое начало из сельских поселений. Учитывая это, мы довольно подробно изучали фауны мелких млекопитающих руральных ландшафтов и поселений (см. главы 7 и 8).

Выбор объекта изучения (наземные грызуны и насекомоядные) не случаен (см. «введение»), поскольку эти животные представляют весьма удобную для данной цели группу. Они достаточно многочисленны во всех типах населенных пунктов. Зверьков нетрудно добывать простыми методами отлова. При коротком жизненном цикле они имеют высокий репродуктивный потенциал, благодаря которому быстро восстанавливают свою численность. Мелкие млекопитающие очень чувствительны к изменениям среды обитания, поэтому могут служить биоиндикатором экологического состояния биотопов, в том числе испытывающих антропогенное воздействие (Корнеева, Шпийкин, 1978; Баруш, 1980; Гынгазов и др., 1980; Дымин, 1980; Истомин, 2008; Тихонов и др., 2008а,б; Тихонова и др., 2008б; Суков и др., 2010, 2011 и др.). По физиологическим параметрам они ближе к человеку, чем представители других классов позвоночных, обитающих в городах, поэтому их можно использовать в качестве модельных объектов для изучения реакций организмов на загрязнение урбанизированной среды. В нашем случае эта группа животных рассматривалась как часть биоты, подверженной воздействию рурализации и урбанизации, для того чтобы понять, каким образом эти процессы преобразуют окружающую природную среду в нашем конкретном случае – фауну грызунов и насекомоядных и влияют на ее структуру.

Все это имеет не только большой теоретический интерес, но и важное практическое значение. Во-первых, антропогенный фактор в целом и урбанизация в частности становятся все более значимыми, сильно трансформируя природные ландшафты, об экологическом «здоровье» которых можно судить по структуре сообществ мелких млекопитающих. Во-вторых, процессы рурализации и синурбанизации отдельных видов «приближают» их к жилью человека. При этом мелкие млекопитающие могут иметь большое эпидемиологическое значение, являться вредителями сельского хозяйства и наносить существенный урон другим видам деятельности человека (Рюмин и др., 1957; Максимов, 1964; Поваляшина и др., 1968; Мясников, 1976; Рыльников и др., 1994; Прокопьев, 2006; Lin, Wei, 1984, 1988; Pena et al., 2003; Jacob et al., 2004; и др.)

Урбанизированные территории – эволюционно новая среда обитания. Ее предвзято возникновение руральных ландшафтов. Поэтому в своей работе мы большое вни-

мание уделили исследованию фаун мелких млекопитающих разных типов именно сельских населенных пунктов. Для того чтобы полученные данные были сопоставимы, необходимо было выработать единый подход и единые методы для изучения этих территорий.

Ранее учеты и сборы материалов в сельских населенных пунктах велись без определенной выработанной системы (Кучерук, 1988; Тихонов, 1991а), при этом объекты исследований зачастую выбирались случайно. Это приводило к тому, что в одних местообитаниях объем работ оказывался несимметрично велик, а другие биотопы оставались недообследованными. Мы же выработали схему, по которой учеты проводились в одно время, начиная от мест, наиболее трансформированных человеком, и далее по градиенту снижения антропогенного воздействия до окружающих сельские населенные территории природных ценозов (Тихонов, 1991б). Такая схема использована и при обследовании заброшенного населенного пункта в Цимлянских песках (Тихонов и др., 2008а; Тихонова и др., 2008а). В средней полосе России все сельские населенные пункты и прилегающие к ним территории обследовали по единой схеме, впервые разработанной и примененной нами на практике. Подобный подход позволял учитывать влияние абиотических, биотических и антропогенных факторов на состояние биотопов и на мелких млекопитающих в населенных пунктах и их окрестностях. Эта схема имеет следующий вид.

1. Жилые дома. По возможности обследовали все типы домов, встречающиеся в сельских населенных пунктах – это деревянные одно- и двухэтажные дома, одноэтажные кирпичные, многоэтажные кирпичные и панельные строения. Работали как в постоянно обжитых домах, так и в зданиях, временно заселенных людьми. Ловушки ставили согласно существующим инструкциям по отлову мелких млекопитающих в постройках человека: по периметру через два метра. Зверьков отлавливали в подвалах домов, в жилых комнатах, кладовых, кухнях, верандах и на чердаках.

2. Территории, непосредственно прилегающие к домам человека. Орудия лова ставили по периметру вокруг зданий по той же методике, что и внутри них. Подобные отловы позволяли установить возможность обитания некоторых видов мелких млекопитающих вблизи жилья человека и вероятность проникновения в него.

3. Хозяйственные постройки. Были обследованы деревянные и кирпичные сараи, предназначенные для хранения инвентаря, дров, сельскохозяйственных продуктов и пр. Работали также в помещениях, предназначенных для содержания домашних животных. Это были индивидуальные постройки селян с личным скотом (коровы, свиньи, овцы, козы) и птиц (куры, утки, индейки) и другими сельскохозяйственными животными.

4. Территории приусадебных участков, отведенные под сельскохозяйственную деятельность человека. В основном это огороды с преобладанием овощных культур: картофеля, свекла, огурцы, морковь и прочее; нередко с сочетанием элементов сада, цветника и теплицы.

5. Бурьянники. Участки сельских населенных пунктов, ранее затронутые деятельностью человека или эпизодически подверженные ей (заброшенные индивидуальные участки, компостные кучи, территории вокруг животноводческих объектов, деревенские свалки и межи, поросшие рудеральной растительностью). В предлагаемой схеме эти участки располагались ближе к окраинам, а чаще на самих окраинах деревень.

6. Крупные агроценозы, которые в цепочке обследованных местообитаний находились за пределами сельских населенных пунктов. Это, главным образом, поля зерновых (ржи, овса, ячменя, пшеницы, кукурузы), овощных (картофеля, свеклы, турнепса, капусты, кабачков и др.) и зернобобовых (гороха, вики) культур.

7. И, наконец, последними были менее трансформированные человеком биотопы, окружающие сельские населенные пункты. Пойменные и материковые луга, заросли кустарников, лесопосадки, лесопарки, вторичные мелколиственные леса, коренные леса.

Данная схема имеет ряд преимуществ, обеспечивающих более полную картину обследования руральных территорий, так как позволяет:

1) рассматривать и изучать видовой состав, численность мелких млекопитающих и ее динамику в целом в системе: «сельский населенный пункт – естественные биотопы» с учетом изменения антропогенного воздействия и удаленности от жилья человека и сельского населенного пункта;

2) выявлять устойчивость популяций разных видов к антропогенному воздействию в этой системе;

3) изучать с учетом роста (или деградации) сельского населенного пункта в пространстве и во времени популяции мелких млекопитающих и определить их относительную склонность к синантропии или к экзоантропности;

4) определять наиболее благоприятные местообитания, сезонные места скопления, стадии переживания и тенденцию к проникновению определенных видов зверьков в жилища и сельскохозяйственные постройки, а в связи с этим, и возможности заноса и распространения инфекций, опасных для человека и сельскохозяйственных животных;

5) учитывая деятельность человека (сельскохозяйственные работы, отдых в естественных биотопах, питание и заготовку продуктов), выявлять вероятность заражения людей, находящихся непосредственно в самом населенном пункте и его окрестностях.

Долгое время проводимые в сельских населенных пунктах работы имели существенный недостаток, заключающийся в том, что зоологи обследовали либо только помещения, либо агроценозы и прилегающие естественные биотопы (Кучерук, 1988). Согласно предлагаемому нами подходу, проводится комплексное изучение и сравнение практически всех типов местообитаний в сельском населенном пункте. До определенной степени сходный подход использован при анализе фауны мелких млекопитающих Центрально-Лесного государственного биосферного заповедника, однако в данном случае проводилось сравнение практически антропогенно ненарушенных коренных лесов заповедника, со слабо антропогенно нарушенными территориями (вырубки), а единственным обследованным населенным пунктом была центральная усадьба заповедника. Там сбор мышевидных грызунов проводился в надворных постройках и в непосредственной близости от них (Истомин, 2008). В целом антропогенный пресс в этих биотопах был значительно ниже по сравнению со сходными, обследованными нами.

Существенное отличие разработанного нами подхода заключается в своего рода зональном анализе биотопов с учетом степени направленной на них антропогенной нагрузки. Подобный подход мы применяли не только к сельским населенным пунктам, но и при изучении урбанизированных территорий. Во-первых, в трех обследованных нами городах (Москве, Черноголовке Московской области и Ярославле) было проведено зонирование. Идея деления урболандшафтов на различные зоны была в свое

время предложена рядом исследователей, изучающих процессы урбанизации (Мерлен, 1977; Хаггет, 1979; Гутников, 1989; Лаппо, 1997; Владимиров, 1999 и другие). Но в основу ее были положены характеристики промзон, народонаселения, городских функций, планировочного каркаса и т.п. Кроме того, в разные годы было проведено зонирование некоторых городов по соотношению застроенных и незастроенных участков (Исаков, 1969; Исаков, Казанская, 1978; Карасева и др., 1990б, 1995б, 1999; Тихонова, 1990а; Соколов и др., 1995, 2002; Тихонова и др., 1997а, 2001б, 2006а; Zorenko, Leontyeva, 2003 и другие).

Три наиболее подробно исследованных города мы делили на зоны, используя кроме соотношения незастроенных и застроенных участков еще и сравнение долей разных элементов городских ландшафтов: селитебный, промышленный, территории, покрытые древесно-кустарниковой растительностью, пустыри и некоторые другие. Очевидно, что выделенные зоны отражают современное состояние города на тот момент, когда проводилось зонирование, и со временем как их конфигурация, так само их количество должны претерпевать изменения (Тихонова и др., 1997а,б).

Зонирование территорий городов является важным начальным этапом мониторинга. Поэтому повторное зонирование должно проводиться через определенные временные периоды (Тихонова и др., 1998а). Осуществлять постоянный мониторинг всей территории этих городов (особенно крупнейшего города и крупнейшей городской агломерации) не представляется возможным. Даже в пределах малого города он был бы затруднителен. Однако зонирование как один из подходов изучения урбанизированных территорий позволяет организовать представительную выборку для каждой из выделенных частей крупнейшего города и крупнейшей городской агломерации, а следовательно, и для этих типов городов в целом (Богомолов и др., 2000).

Проведенное зонирование городской среды позволяет выявить лишь главные ее закономерности, измерить соотношение основных экологических групп. При этом мы вынуждены в определенной мере абстрагироваться от реальной присущей городу мозаичности биотопов, а также разнокачественности местообитаний в разных частях города. Уже предварительный анализ данных, полученных при зонировании урбанизированных территорий, позволяет сделать вывод о том, что разные части города (в данном случае – зоны) различаются как набором биотопов, так и их соотношением и качеством (Соколов и др., 1995; Тихонова и др., 1997а,б, 2001б, 2006а; Суков и др., 2010, 2011). Изучение городов разного географического ранга позволило выявить на незастроенных участках несколько типов биотопов, каждый из которых отличался специфичным происхождением, размерами, структурой и экологическими условиями (Богомолов и др., 2000).

Кроме того, использование зонирования и типология местообитаний сделали возможным проводить сравнительный анализ полученных данных по единой универсальной схеме.

Изучая экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих, мы рассматривали не только то, каким образом влияют процессы рурализации и урбанизации на структуру сообществ животных, но и реакции отдельных видов на усиление антропогенного воздействия, механизмы их адаптации к эволюционно новым условиям обитания (глава 13). Основное внимание было уделено особенностям биотопической приуроченности зверьков, их эврибионтности, способности использовать разные виды построек человека и временно или постоянно обитать в них. Другим важным

аспектом являлось исследование адаптации к выживанию в населенных пунктах разного ранга благодаря пластичности популяционной структуры и гибкой адекватной стратегии размножения. Немаловажными являются и этологические механизмы приспособления животных к условиям обитания в урбоценозе. Под этим подразумеваются особенности исследовательского поведения, толерантность к особям своего вида в условиях обитания на ограниченных и изолированных территориях, изменчивость суточной активности и т. д. (глава 13). Но наиболее важным среди прочих особенностей поведения мелких млекопитающих следует считать их терпимость к присутствию человека и последствиям его деятельности. Синантропия животных рассмотрена нами в главе 2. В большинстве случаев она является решающим фактором, определяющим выживание того или иного вида в антропогенном и, в частности, в руральном и урбанизированном ландшафте (Баруш, 1980).

Таким образом, в экологический анализ были включены фауны мелких млекопитающих разных населенных пунктов с учетом их неоднородности и зональности (главы 7–10) и отдельные биотопы, пригодные для обитания мелких млекопитающих (главы 7, 8, 9 и 11). Особое внимание мы уделяли наиболее типичным местообитаниям урбанизированных территорий: садам, скверам, паркам, берегам рек, кладбищам, полосам отчуждения вдоль железных дорог, газонам, бульварам, бурьянам и луговым участкам (глава 11).

Кроме того, мы проследили изменения численности зверьков сельских населенных пунктов (глава 8). Был проведен многолетний мониторинг динамики обилия мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях и в постройках человека трех городов разного географического ранга. Сделан сравнительный анализ флуктуаций численности зверьков в урбоценозах и в коренных природных биотопах – смешанных лесах Подмосковья (глава 12). Изучены особенности изменения структуры населения мелких млекопитающих на территории крупнейшей городской агломерации за продолжительный период (1950-е – 2005 гг.).

По нашему мнению, только такой комплексный подход позволит понять основные экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий.

Глава 4

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для решения поставленных задач был проанализирован обширный материал, общий объем которого представлен в таблице 2.

Для детального анализа структуры населения мелких млекопитающих Москвы и особенностей их размножения были использованы собственные данные, собранные с 1987 по 2005 гг. (табл. 2, рис. 5, см. Приложение 1). Для сравнения динамики численности зверьков на открытых участках и в постройках человека, кроме того, привлекались материалы, предоставленные сотрудниками Московского центра санэпиднадзора. Изучая полувековые изменения структуры населения мелких млекопитающих, мы использовали учетные данные, включая архивные материалы Н.Н. и Д.А. Поярковых, любезно предоставленные нам А.Д. Поярковым.

Незастроенные территории г. Ярославля обследованы нами в течение 9 лет (табл. 2, рис. 6, см. Приложение 1). Кроме того, были использованы материалы областной санитарно-эпидемиологической станции, полученные в постройках областного центра, в деревнях, агроценозах и природных биотопах области (Полякова и др., 1999, 2001).

В Черноголовке (Московская обл.) работы проводились с 1990 по 2008 гг., обследованы незастроенные участки и постройки города, а также леса, окружающие населенный пункт (рис. 7, см. Приложение 1).

Кроме более подробно обследованных по одинаковой схеме городов в анализ были взяты еще несколько населенных пунктов разного географического ранга. Один малый город (Ясногорск, Тульской обл.), три средних города (Алексин, Узловая и Щекино, Тульской обл.), один большой город (Новомосковск, Тульской обл.) и один крупный город (Тула). В этих населенных пунктах учеты проводили всего несколько лет (не менее трех) в разных местообитаниях (не менее десяти типов), не проводя зонирования. Степень обследованности этих городов по сравнению с хорошо изученными представлена в таблице 3. Все собранные в них материалы были использованы для сравнительного анализа разных типов («стадий развития») городов в «гипотетическом эволюционном ряду».

Для изучения возможностей использования грызунами построек человека и прилегающих к ним территорий работали на научно-экспериментальной базе (НЭБ) «Черноголовка», расположенной в смешанном лесу заказника в 4 км от г. Черноголовка Московской обл. Была выбрана наиболее преобразованная деятельностью человека территория – огороды ($S=0.5$ га) и стоящие рядом постройки. Одна из них – двухэтажный деревянный дом с подвалом, в котором с осени до весны хранили овощи. Другая – лабораторный модуль на сваях.

На территории южно-таежной подзоны (Широкова, 1960) в Конаковском районе Тверской области полевые исследования проводились с 1986 по 1992 г. во временном поселении человека, сельских населенных пунктах разного типа и их окрестностях (табл. 3). Всего было обследовано: 1 временное поселение, расположенное в смешан-

Таблица 2. Общий объем материала за период с 1955 по 2008 гг.

Место	Сроки (годы)	Количество л - с	Количество зверьков	Примечание
НЕ ЗА СТРО ЕН Н Ы Е Т Е Р Р И Т О Р И И				
Москва	1955–1968	665570	48765	Материалы Н.Н. и Д.В. Поярковых
Москва	1969–1992	108525	6749	Материалы Московского центра санэпиднадзора
Москва	1987–2005	158879	12883	Собственные данные
Ярославль	1994–2002	32674	1897	Собственные данные
Ярославская обл.	1992–2002	211351	12562	Материалы Ярославской областной СЭС
Черноголовка и окрестности	1990–2008	61506	4488	Собственные данные
Тверская обл.	1986–1992	130489	7880	Собственные данные
Тульская обл.	1980–1995	39885	5588	Собственные данные
Кишинев	2008–2009	3029	715	Собственные данные
Волжско-Донское междуречье	1993–1996 1999–2002	61222	6836	Собственные данные
Ханой	1993	3506	254	Собственные данные
П О С Т Р О Й К И				
Москва	1985–1996	203900	6148	Материалы Московского центра санэпиднадзора
Ярославль	1980–1998	9645	298	Материалы Ярославской областной СЭС
Ярославская обл.	1980–1995	15218	761	Материалы Ярославской областной СЭС
Черноголовка	1990–2008	45543	2527	Собственные данные
Тверская обл.	1986–1992	20894	998	Собственные данные
Тульская обл.	1980–1995	8577	355	Собственные данные
Ханой	1993	1139	43	Собственные данные
В целом	1955–2008	1115982	70982	

ном лесу (турбаза), 4 малообжитые деревни (Едимново, Хутор, Сажино, Выселки), 6 обжитых деревень (Слобода, Курькино, Марьино, Сорокопенье, Дубровка и Заречье) и 3 сельских поселка городского типа (Старо-Мелково, Юрьево-Девичье и Селихово) (Карасева, Тихонова, 1990; Тихонова и др., 1990; Тихонов, 1991а, 1991б; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1994, 1995).

В целом во всех населенных пунктах было обследовано 98 жилых домов, 80 территорий, непосредственно прилегающих к ним, 120 различных хозяйственных построек, 98 сельских огородов, 50 бурьянников, 35 полей, 54 луга и 32 опушки лесов. Кроме того, в пределах населенных пунктов работали в палисадниках (5), на газонах (12) и на кладбищах (3).

Для выяснения характера использования мелкими млекопитающими территории в сельском населенном пункте, возможности проникновения, временного и постоянного обитания несинантропных видов в домах человека летом и осенью 1988 г. и зимой 1989 г. проведено мечение зверьков. Наблюдения проводили на одном приусадебном участке площадью 0.25 га и внутри жилого дома площадью примерно 40 м². Зверьков метили ампутацией пальцев. На участке проводили отловы живоловками, расставленными равномерно на расстоянии 10 м друг от друга (табл. 3). В доме ловушки ставили

Таблица 3. Краткая характеристика обследованных городов

№	Категория	Название	Координаты	Годы работы	Население (человек)	Природная зона
1	малый город	Ясногорск Тульск. обл.	54° 29' с.ш. 37° 42' в.д.	1980–1986	17.3 тыс.	лесная
2	малый город	Черноголовка Моск. обл.	56° 00' с.ш. 38° 77' в.д.	1990–2008	20.5	лесная
3	средний город	Узловая Тульск. обл.	53° 58' с.ш. 38° 09' в.д.	1983–1985	55.9	лесная
4	средний город	Щекино Тульск. обл.	54° 00' с.ш. 37° 31' в.д.	1983–1986	59.2	лесная
5	средний город	Алексин Тульск. обл.	54° 30' с.ш. 37° 04' в.д.	1984–1986	64.5	лесная
6	большой город	Новомосковск Тульск. обл.	54° 02' с.ш. 36° 16' в.д.	1983–1985	132.7	лесная
7	крупный город	Тула	54° 02' с.ш. 37° 37' в.д.	1982–1987	496.04	лесная
8	крупнейший город	Ярославль	57° 37' с.ш. 36° 51' в.д.	1994–2002	606.3	лесная
9	крупнейший город	Кишинев Молдова	47° 00' с.ш. 26° 51' в.д.	2008–2009	592.6	лесостепь лесного комплекса Бореальной Европейско- Сибирской подобласти
10	крупнейшая городская агломерация	Москва	55° 45' с.ш. 37° 37' в.д.	1987–2005	10.6 млн	лесная
11	крупнейшая городская агломерация	Ханой Вьетнам	21° 02' с.ш. 105° 51' в.д.	1993	6.5 млн	дождевые тропические леса

по периметру через два метра. Проверку проводили круглосуточно через каждые четыре часа. Зимой в неотопляемой части дома – через два часа. Всего накоплено 2272 л/с пойман 101 зверек (Тихонов, Карасева, 1990).

В Тульской области обследовали несколько районных центров (Ясногорск, Дубна, Ефремов, Беляев, Суворов) и их окрестностей, деревень (в Ясногорском, Дубенском, Ефремовском, Суворовском и Ленинском районах, а также 1 садово-огородный поселок в 5 км от г. Ясногорска и окружающие леса (Тихонова, 1985; Тихонова, Тихонов, 1986а, 1986б; Томашевский и др., 1986а, 1986б; Карасева, Тихонова, 1990; Тихонова и др., 1990; Тихонова, Тихонов, 1995).

Кроме того, были использованы материалы, собранные нами в городах (Ханой, Хайфон) и антропогенных ландшафтах Вьетнама весной и летом 1993 г. (Соколов и др., 1997, 2002), а также в столице республики Молдова г. Кишиневе (Тихонов и др., 2009б, 2009в, 2009г).

В Волжско-Донском междуречье проводили исследования с 1993 по 1996 и с 1999 по 2002 гг. в окрестностях нескольких сельских населенных пунктов и на территории заброшенной деревни в Цимлянских песках (Тихонова и др., 1999, 2005, 2008; Тихонов и др., 2004б, 2005, 2008а; Опарин и др., 2002а,б, 2003).

Методы, использованные в исследовании, приведены в таблице 4. Далее по тексту будем описывать некоторые из них без ссылки на источники и авторов, которые указаны в таблице.

Сбор материала проводили стандартными методами учетных линий и площадок мечения (табл. 4). В качестве орудий лова были использованы большие и малые ловушки Геро и живоловки. Приманкой служил хлеб, обжаренный в подсолнечном масле. При помощи живоловок изучали особенности использования грызунами построек человека и прилегающих к ним территорий (см. выше). Орудия плашечных учетов выставляли в линии от 25 до 100 в зависимости от размеров обследуемого биотопа на расстоянии 5 м друг от друга. Экспонировали их по 3–4 суток, проверяя раз в сутки. Живоловки выставляли на 3–5 дней, расстояние между ними – 10 м. Проверку в безморозные сезоны проводили четыре раза в сутки, зимой – каждые три часа.

С 1992 по 2007 гг. отработано 18985 ловушко-суток (л-с) и отловлено 1056 зверьков 15 видов на незастроенных территориях в целом и 10300 л-с 448 зверьков 12 видов на площадке мечения. В постройках ловушками Геро за те же сроки накоплено 21532 л-с и 1095 зверьков 9 видов, а с использованием живоловок – 6810 л-с, 209 зверьков 9 видов. Ловушки расставляли через 5 м, а живоловки – через 10. Ежемесячно плашки Геро экспонировали на трое суток и проверяли раз в день. Живоловки в безморозный период выставляли на пять суток, проверяли четыре раза; зимой – на трое суток, проверяя каждые три часа во избежание гибели животных. Зверьков метили ампутацией пальцев, при этом у видов-двойников обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок брали кровь для дальнейшей прижизненной диагностики методом электрофореза гемоглобинов (Доброхотов, Малыгин, 1982 см. табл. 4).

Всех зверьков определяли до вида, пойманных плашками подвергали полному зоологическому обследованию и вскрытию (см. табл. 4). Возраст устанавливали по целому ряду признаков: весу, размерам, краниометрическим параметрам, окрасу волосяного покрова, линейным пятнам, по развитию корней (у корнезубых грызунов) и по стертости эмалевых петель зубов (у некорнезубых) и некоторым другим. Выделяли

Таблица 4. Используемые методы

№	Метод	Источник
1	Методы учетных линий и площадок мечения	Кучерук, 1952, 1963; Кучерук, Коренберг, 1964
2	Оценка обилия зверьков в баллах	Емельянова, 1988
3	Зоологическое вскрытие	Новиков, 1948, 1979 Громов и др., 1977;
4	Определение видов грызунов	Бобринский и др., 1965; Виноградов, Громов, 1984
5	Определение видов насекомоядных	Долгов, 1985
6	Идентификация видов-двойников обыкновенной полевки электрофорезом гемоглобинов на ацеллцеллюлозных пластинах	Доброхотов, Малыгин, 1982
7	Определение возраста мелких млекопитающих	Варшавский, Крылова, 1948; Тупикова, 1964; Тупикова, Каледа, 1957; Клевезаль, 2007
8	Изучение генеративного состояния мелких млекопитающих	Тупикова, 1964;
9	Расчет эксцесса и асимметрии величин выводов	Ивантер, Коросов, 1992
10	Выделение групп животных, имеющих разную склонность к синантропии	Кучерук, 1976, 1988, 2000; Кучерук, Тупикова, 1999
11	χ^2 – критерий Фишера	Лакин, 1990
12	t – критерий Стьюдента	Лакин, 1990
13	Коэффициент корреляции Спирмена	Лакин, 1990
14	Метод ординации «евклидово расстояние»	Ивантер, Коросов, 1992
15	Относительная биотопическая приуроченность	Песенко, 1982; Плохинский, 1970, 1972
16	Коэффициент общности Жаккара	Уиттекер, 1980
17	Метод последовательного сравнения видового состава по индексу сходства и коэффициенту общности	Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Одум, 1991
18	Индекс видового разнообразия Маргалефа	Уиттекер, 1980; Одум, 1991
19	Коэффициент равномерности распределения видов Ес	Уиттекер, 1980
20	Коэффициент доминирования Симпсона	Уиттекер, 1980
21	Метод «кривых доминирования», или «кривых значимости» видов	Уиттекер, 1980; Пианка, 1981
22	Определение интенсивности колебания численности при помощи показателя вариации (CV)	Уиттекер, 1980
23	Коэффициент флуктуации обилия видов (CF)	Уиттекер, 1980
24	Изучение типов пространственного распределения зверьков	Быков, 1983

Таблица 4. Окончание

№	Метод	Источник
25	Показатель эффективной численности популяции	Яблоков, 1987; Ландэ, Берроуклаф, 1989
26.	Урбанистический А-Е-градиент	Клауснитцер, 1990
27	Зонирование урбанизированных территорий	Тихонова и др., 1997а, 1998б
28	Типология биотопов городов	Тихонова и др., 1997а, 1998б
29	Типология местообитаний сельских населенных пунктов	Тихонов, 1991а, 1991б
30	Сравнительно-этологический метод	Хайнд, 1976
31	Метод сплошного протоколирования элементов поведения животных	Хайнд, 1976
32	Изучение суточной активности грызунов	Соколов, Кузнецов, 1977; Ермаков, 1981, 1984; Halle, 2000
33	Классификация типов взаимодействий животных	Зоренко, 1975, 1980, 1984, 1994; Громов, 2004; Тихонова и др., 2003, 2008
34	Тест «оптический обрыв»	Schifman et al., 1970
35	Тест «жилая комната»	Мешкова, Котенкова, 1988
36	Аносмия грызунов сульфатом натрия	Полетаева, 1989
37	Методы зоологического картографирования	Тупикова, 1979
38	Определение степени синантропии животных	Клауснитцер, 1990; Nuorteva, 1963, 1971
39	Суточные бюджеты времени животных	Ермаков, 1981, 1984; Halle, 2000; Тихонова, 1994
40	Оценка фациальной приуроченности видов при помощи индекса встречаемости	Тихонова и др., 1999а,
41	Оценка относительной активности видов, обитающих совместно (А)	Тихонова и др., 1999а,

всего две возрастные категории: молодые и взрослые. К взрослым относили не только перезимовавших зверьков, но и сеголеток, отловленных в конце лета – осенью, если они были рождены не позднее мая данного года, то есть достигших возраста четырех и более месяцев. При изучении генеративного состояния о размножении самок судили по состоянию яичников (наличие зрелых фолликулов, желтых тел беременности и рубцов от предыдущей беременности), маток (наличие эмбрионов и плацентарных пятен предыдущей беременности) и состоянию молочных желез. О готовности к размножению самцов узнавали по состоянию их семенников, эпидидимисов и семенных пузырьков. Доимплантационную эмбриональную смертность устанавливали по разнице между числом желтых тел беременности в яичниках и количеством эмбрионов в матках и по разнице числа рубцов и плацентарных пятен. Постимплантационные эмб-

риональные потери выявлялись по наличию резорбций. В категорию «не участвующие в размножении» (на данный момент) относили инфантильных (неполовозрелых и, соответственно, никогда не размножавшихся) самок и холостых. Холостующими могли быть половозрелые, но не оплодотворенные особи или такие, которые когда-то принимали участие в размножении (рожали), но на момент исследования они не были беременны и не выкармливали детенышей.

Интенсивность воспроизводства популяций оценивали по соотношению размножающихся и не размножающихся самок, плодовитость – по количеству эмбрионов в выводках и числу пометов, приносимых на одну размножающуюся самку. Количество выводков определяли по плацентарным пятнам разных генераций. Для выяснения возможности действия в популяциях мелких млекопитающих отбора, направленного на повышение или понижение плодовитости, а также стабилизирующего отбора, рассчитывали асимметрию (As) и эксцесс (Ex) распределения кривых по величинам выводков. Особенности распределения вариационных кривых могут указывать на тенденцию в действии и направлении естественного отбора. Если эти кривые, характеризующие изменчивость отдельных признаков (например, величин выводков), асимметричны, это может указывать на действие отбора, направленного на изменение средней величины – движущий отбор. Если распределение вариационных кривых симметрично (нормальное распределение), значит, наблюдается действие стабилизирующего отбора. Отклонение от средней (асимметричность) вправо – плюс (увеличение параметра), влево – минус (уменьшение). При этом важно учитывать и эксцесс. Хорошо выраженный отрицательный эксцесс указывает на действие дивергентного отбора (дивергенция). Если его показания достаточно высоки, наблюдается островершинность вариационных кривых, которую можно трактовать как свидетельство об усилении действия стабилизирующего отбора. Последнее время показания As и Ex стали часто применять при изучении антропогенного воздействия на популяции животных (Ивантер, Коросов, 1992). Если распределение строго симметрично, As и Ex равны нулю. При незначительной (недостовой) асимметрии, $As \leq 0.25$, при умеренной – $0.25 < As < 0.5$, при сильной – $As > 0.5$. в отдельных случаях асимметрия выражена настолько сильно, что ее коэффициент достигает значений больше 1. Знак «плюс» указывает на положительную, а знак «минус» на отрицательную асимметрию. Аналогично и для эксцесса. Предельная величина отрицательного эксцесса не должна превышать 2. В этом случае вершина кривой распределения проваливается до самого основания. Если $Ex \leq 0.5$, то кривые распределения имеют слабо выраженный эксцесс. При $0.5 < Ex < 1$ – эксцесс средний, при $1 < Ex$ – сильный (ярко выраженный). Критерий достоверности определяется по формулам: $t_A = As - 0 / m_A$ и $t_{Ex} = Ex - 0 / m_{Ex}$, где m – средняя.

Важным показателем генетической разнородности популяций является ее эффективная численность – $N_e = 4 [(1/N_{em}) + 1/N_{ef}]^{-1}$, где $1/N_{em}$ – эффективная численность размножающихся самцов и N_{ef} – самок. Эффективный размер популяции при нестабильной численности определяется гармонической средней: $1/N_e = 1/t (1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_t)$, где $1/N_i$ – эффективная численность, а t – поколение. При помощи эффективной численности мы могли судить о репродуктивном потенциале некоторых популяций.

Для вычисления степени синантропии вида применяли индекс Si (Nuorteva, 1963, 1971; Клауснитцер, 1990). В нашем случае он позволял точнее разделить виды мелких млекопитающих по их склонности к синантропии. Выводится этот показатель из формулы:

$S_i = 2a + b + 2c / 2$, где a – доля (%) особей конкретного вида в урбанизированной среде, b – доля того же вида в аграрной среде, c – его доля в биотопах, слабо затронутых антропогенным воздействием.

Данный показатель может колебаться в пределах от -100% до $+100\%$, что означает по Nuorteva (1963, 1971):

- +100% – явное предпочтение плотно заселенных человеком территорий;
- +75% – явное предпочтение заселенных человеком территорий;
- +50% – предпочтение заселенных человеком территорий;
- 0 – независимость от поселений человека;
- 25% – предпочтение незаселенных человеком территорий;
- 50% – избегание поселений человека;
- 75% – явное избегание поселений человека;
- 100% – виды, отрицательно реагирующие практически на любое преобразование среды.

Об относительной численности (обилии) популяций мы составляли представление по соотношению числа отловленных зверьков на 100 ловушко-суток (л-с). Некоторые исследователи называют данный показатель «процентом попаданий». Мы не использовали этот термин во избежание путаницы, поскольку в процентах измеряли соотношение долей разных видов, синантропных групп и разных половозрастных групп зверьков. В отдельных случаях мы пользовались балльной оценкой обилия (численности).

Для сравнения кривых динамики численности использовали коэффициент корреляции Спирмена, позволяющий установить степень сходства кривых колебания численности в разных местообитаниях, населенных пунктах и т.д. Интенсивность колебаний численности, или размах, который позволяет оценить степень устойчивости популяций за разные периоды времени, мы вычисляли при помощи коэффициента вариации ($CV = \delta / m$), а также по коэффициенту флуктуации обилия видов (CF):

$CF = \text{antilog } D$. $D = \sqrt{\sum (\log N_x - \log \check{N})^2 / (t - 1)}$ – логарифмическое отклонение, где N_x – средняя арифметическая относительная численность, \check{N} – средняя геометрическая численность. $\check{N} = \sqrt{(N_1 \times N_2 \times \dots \times N_t) / t}$ = antilog $[(\sum \log N_x) / t]$.

Типы пространственного распределения видов мелких млекопитающих на площадках мечения изучали при помощи показателя распределения особей в пространстве (Быков, 1983) – (S^2 / m) , где S^2 – дисперсия частоты поимок зверьков в живоловки, а m – среднее количество попаданий зверьков на площадке в одну ловушку. Чем меньше значения этого показателя, тем более равномерным считается распределение вида, и, наоборот, при высоких значениях – менее равномерным, или контагиозным (скупенным).

Долевое соотношение видов и разных экологических групп в сообществах оценивали по критерию χ^2 .

При изучении структуры сообществ применяли разнообразные методы. Для оценки α -разнообразия использовали индекс видового разнообразия (d) (табл. 3).

$d = S - 1 / \log N$, где S – количество видов, N – общая численность зверьков.

Равномерность распределения видов в сообществах по обилию:

$E_s = S / \log N - \log n$, где S – количество видов, N – численность наиболее массового вида, n – численность самого редкого вида.

Для расчета концентрации доминирования (Уиттекер, 1980) применяли коэффициент доминирования Симпсона (c)

$c = \sum p_i^2 = \sum [n_i / N]^2$, N – сумма значимости для всех видов, p_i – значимость отдельных видов, p_i – относительные значимости.

β -разнообразие сравнивали при помощи метода ординации «евклидово расстояние», коэффициента общности Жаккара, метода последовательного сравнения видового состава сообществ по индексу сходства и коэффициенту общности, метод «кривых доминирования», или «кривых значимости видов».

Для определения сходства фаун разных местообитаний в пределах и окрестностях сельских населенных пунктов мы использовали меру сходства Охиаи (1957), вычисляемую по формуле:

$$K = C / \sqrt{a \times b} \times 100\%$$

a, b – количество видов в двух сравниваемых фаунах, C – количество общих видов.

На основании меры сходства строили дендрограммы. В качестве показателя использовали наиболее распространенный метод средних оценок (термин по Песенко, 1982, с. 221).

Одним из методов ординации (кластерного анализа), используемых в наших исследованиях, была мера евклидова расстояния, или «евклидово расстояние»:

$D_{ij} = \sqrt{\sum (x_{Rj} - x_{Ri})^2 / M}$, где x_{Rj} – значения R -го признака у i -того и j -того объектов. M – число учитываемых признаков.

Этот метод удобен тем, что позволяет не только сравнивать количество видов в разных выборках, но и проводить это с учетом обилия каждого конкретного вида.

Для того, чтобы выявить, какие местообитания каждый из отловленных видов предпочитает или избегает по сравнению со всеми остальными видами, использован показатель относительной биотопической приуроченности – $d_p = P_{ij} - P_i$. По этому методу сравнивают долю вида в каком-либо конкретном местообитании: $P_{ij} = n_{ij} / N_j$ с долей этого вида во всех сборах объемом особей – N . Учитывая, что доли могут быть несравнимы из-за разных размеров биотопов, объемов проводимых работ и прочего, чтобы это не привело к возникновению ошибок, связанных с разновеликостью выборок, эти доли исправляют. Существует целый ряд математических процедур, позволяющих избежать подобных погрешностей. В данном случае применяется поправка Йейтса и метод угловой трансформации – ϕ (фи) – преобразования Фишера (Плохинский, 1970, 1972; Песенко, 1982; Лакин, 1990). Далее исправленные доли сравнивали по критерию Стьюдента. Если полученные данные оказывались достоверно больше нуля, то вид предпочитает данное местообитание; если достоверно меньше нуля, то он его избегает. При недостоверности разности (т.е. значении, близком к нулю) можно говорить о «безразличии» вида к данному биотопу. Кроме предпочтения и избегания видом конкретных местообитаний, определяли степень относительной биотопической приуроченности. Применено выражение, отражающее отношение разницы между долями вида в сборах их конкретного местообитания и долями этого вида во всех других местообитаниях к сумме этих долей (Песенко, 1982):

$$P_c = n_{ij} \times N - n_i \times N_j / n_{ij} \times N + n_i \times N_j - 2 \times n_{ij} \times N_j.$$

Значения в интервале $-1 < 0$ интерпретируется как отрицательная, а в интервале $0 < +1$ – как положительная биотопическая приуроченность к определенному местообитанию. При 0 вид безразличен к биотопу, а при -1 – избегает его, при $+1$ – вид обитает только в данном биотопе.

При изучении структуры населения мелких млекопитающих мы использовали урбанистический А-Е-градиент (arbor – дерево, eremus – пустыня), поскольку благодаря

этому показателю можно определить степень нарушенности исходного ландшафта и оценить, к какому типу следует отнести то или иное сообщество мелких млекопитающих. Впервые он был использован на незастроенных территориях города, за что и получил свое название «урбанистический А-Е – градиент» (Клауснитцер, 1990). Этот показатель характеризует переход от лесного сообщества (исходный ценоз) через луговое к «опустыненному каменистому» (конечная стадия дигрессии). Рассчитывается по формуле:

$Gaei = Iai - Iei$, где $\sum Iai$ – индекс арбореальности – $(\sum Pij \times Paj / \sum (Paj) I)$,

Iei – индекс «опустыненности» – $(\sum Pij \times Pej / \sum (Pej))$. $\sum Pij$ – доля j вида на данной площади, $\sum Paj$ – его доля на лесной площади; соответственно – Pij и Pej .

Применение этого градиента позволяет определить, как сильно нарушены лесные ландшафтообразующие биотопы, являющиеся исходными природными экосистемами той природно-географической зоны, где происходили основные наши работы по изучению структуры населения мелких млекопитающих урбанизированных территорий. При значениях этого показателя, близких к +1, можно говорить о хорошо сохранившихся лесных ценозах. Значения градиента, близкие к –1 указывают на значительную деградацию («опустынивание») ценоза. Показания, совпадающие с нулем и незначительно отклоняющиеся от него, соответствуют понятию «луговое сообщество».

При изучении сельских населенных пунктов была проведена типология местообитаний с учетом их экологических особенностей, расположения в поселке, хозяйственного назначения и степени антропогенной нагрузки. Всего выделено 8 типов биотопов, наиболее характерных для руральных территорий.

Обследуя города, также классифицировали все незастроенные участки, пригодные для жизнедеятельности мелких млекопитающих, на разные типы. Благодаря подобной типологии в крупнейшей городской агломерации (Москве) при обследовании 580 местообитаний выделено 20 типов биотопов (табл. 5). В крупнейшем городе (Ярославль) работы велись в 161 точке, выявлено и описано 18 типов местообитаний. В малом городе (Черноголовка) при обследовании 166 точек выделено 17 типов биотопов.

Кроме того, во всех трех городах проведено зонирование, основанное на соотношении застроенных и незастроенных территорий. В Москве по этому принципу выделено 6 концентрических зон (Тихонова и др., 1997а, 1997б, 1998б), в Ярославле (Тихонова и др., 2006а) и Черноголовке (Тихонова и др. 2001а) – по четыре.

Более подробно рассмотрим процесс выявления зон на примере крупнейшей городской агломерации. На первом этапе анализа с применением имеющихся картографических материалов и использованием космического снимка Москвы была составлена цифровая карта всех типов городского ландшафта. Далее для выявления динамики всех трех компонентов (промышленная и селитебная застройки и незастроенные территории) вычислялись абсолютные значения площади и их относительные доли для концентрических колец шагом 1 км. Общее количество таких зон – 20. Подобный нарочито формальный подход основывался на априорной гипотезе наличия концентричности в изменении структуры городского ландшафта и позволил избежать явного субъективизма при выделении зон. Использованный метод игнорировал административную принадлежность в прошлом и настоящем, а лишь учитывал структуру существующих на данный момент ландшафтов. Затем по степени сходства соотношения долей учитываемых компонентов предварительно выделенные концентрические зоны (20) объединились в шесть.

Таблица 5. Количество обследованных биотопов в трех городах разного ранга

№	Биотопы	Города		
		малый город (Черноголовка)	крупнейший город (Ярославль)	коупнейшая город- ская агломерация (Москва)
1	газоны	20	12	30
2	бульвары	5		29
3	пустыри	5	7	18
4	свалки	4	5	12
5	луга	14	11	40
6	поля	10	9	27
7	межи	10	8	10
8	бурьяны	14	8	10
9	огороды	10	8	15
10	сады	16	21	35
11	полосы отчуждения		11	120
12	берега рек	10	8	20
13	дворы баз			15
14	деградирующие парки	5	8	27
15	регулярные парки	5	7	27
16	ландшафтные парки	8	7	15
17	лесопарки	10	7	14
18	кустарники	5	8	16
19	скверы	15	10	58
20	кладбища		6	42
	всего	166	161	580

Оценку встречаемости видов на площадках мечения рассчитывали следующим образом:

$I = D_1 / D_2$, где I – индекс встречаемости, D_1 – доля поимок одного вида в каждой конкретной фации от общего числа отловов данного вида на площадке мечения. D_2 – доля каждого типа фаций от всей обследуемой площади (Тихонова и др., 1999). Чем выше значения I , тем сильнее вид привязан к определенному типу фаций с учетом ее площади и частоты ее посещения зверьками. Напомним, что по определению одного из классиков ботаники Ж. Браун-Бланке, фация – это наиболее мелкая таксономическая единица, выделенная в пределах ассоциации на основе преобладания определенного вида или определенных видов растений (Braun-Blanquet, 1932, 1964)

Учитывая, что виды на площадках имели разную численность (плотность), о суточной (суммарной) активности посещения (поимок) судили по показанию индекса:

$A = N_a / N$, где A – относительная активность, N_a – количество «активных» особей одного вида (попавших в ловушки к моменту их проверки). N – общее количество особей данного вида, зарегистрированных на площадке (Тихонова и др., 1999).

Глава 5

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ИССЛЕДУЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Первыми в историческом плане возникали временные поселения человека (см. главу 1). С развитием сельского хозяйства (а именно, земледелия) стали появляться постоянно заселенные людьми территории. Постепенно они разрастались и усложнялись. Следующим типом населенных пунктов были сравнительно небольшие полу аграрные города, выполняющие, кроме того, функции рынков. Эти города росли, приобретая новые черты, значительно отличающие данные населенные места от исходного типа. Сначала они преобразовывались в города средних размеров, большие, крупные, крупнейшие города, города-миллионеры и наконец в крупнейшие городские агломерации, которые в настоящее время многие исследователи считают конечной стадией урбанизации (Хауке, 1960; Хаггер, 1979; Одум, 1991; Города России..., 1994; Владимиров, 1998; Города Мира..., 2009 и др.).

Для того чтобы понять, в каком направлении шла эволюция населения мелких млекопитающих – обитателей городской среды, необходим сравнительный анализ этих типов населенных пунктов и структуры сообществ грызунов и насекомоядных, встречающихся на их территориях.

В данной главе будет приведено краткое описание следующих типов населенных мест: временное поселение человека, садово-огородный поселок, малообжитая деревня, обжитая деревня, поселок городского типа, малый город, крупный город и крупнейшая городская агломерация.

5.1. Временные поселения человека и сельские населенные пункты

Все исследованные нами временные и сельские населенные пункты объединены по степени сходства и обжитости в разные группы. Всего выделено шесть групп (см. главу 4).

5.1.1. Временное поселение человека (турбаза)

Исследуемая турбаза «Некрасово» расположена в Конаковском районе Тверской области на левом берегу Иваньковского водохранилища. Здесь работы велись с 1988 по 1989 гг. Это своеобразное населенное место с временным проживанием людей имеет сравнительно небольшую площадь и окружено чернично-сфагновым елово-сосновым лесом. В полутора километрах от турбазы расположена малообжитая деревня. Временное поселение имеет ряд особенностей, значительно отличающих его от других изученных населенных мест. Во-первых, возникла турбаза сравнительно недавно (относительно времени проведения данного исследования) на месте, ранее занятом коренным лесом. Во-вторых, люди проживают в ней только в летне-осенние периоды и не ведут здесь хозяйственной деятельности. Значительно отличается от деревенской

и структура этого временного поселения. Дощатые, обитые фанерой и не имеющие фундамента жилые домики располагаются среди леса на расстоянии 10–15 м друг от друга. Большая часть этих строений находится на берегу залива р. Волги, в которую впадает р. Теплуха. На другом берегу были хозяйственные постройки, предназначенные для хранения инвентаря, кирпичная столовая с кухней, пищевые склады, душевая, летний кинотеатр, административное здание и медпункт. В 200 м от столовой на границе с лесом расположена свалка – выгребная яма площадью 36 м², прикрытая деревянными щитами.

Число отдыхающих варьирует от 150 до 250 человек, база функционирует с июня до сентября. Большинство жилых домов стоит на сравнительно высоких бетонных столбах. Некоторые отдыхающие готовят себе еду прямо в этих домах. Вокруг построек было довольно много мусора и остатков продуктов питания, на окраинах турбазы располагались умывальники и туалеты. Среди сохранившихся участков хвойного леса и между домами проложена сеть тропинок. Открытые осветленные пространства данного поселения представляли собой небольшие лужайки с маленькими, редко расположенными клумбами. Территории, находящиеся ближе к хозяйственным постройкам и окраинам турбазы, покрыты рудеральной растительностью, несвойственной коренным лесным массивам, и редкими кустарниками.

5.1.2. Садово-огородный поселок

Эта территория представляет собой особый тип сельскохозяйственных угодий и специфическое временно населенное место. Здесь на сравнительно небольших площадях очень плотно размещены земельные наделы с садовой и огородной растительностью, цветники, парники, теплицы, дачные и хозяйственные постройки. Рекреационная нагрузка на такие поселки имеет свои особенности. Наиболее часто поселки посещаются людьми с мая по октябрь. Примерно в этот же период некоторые дачники постоянно проживают на своих участках. Поздней осенью и ранней весной посещение поселка людьми носит эпизодический характер, а зимой практически прекращается.

Подобные населенные места все еще слабо изучены зоологами (Башенина и др., 1957; Ксенц, 1988; Ксенц, Ксенц, 1988; Тихонова, Тихонов, 1995; Баянов, Баянов, 1962, 1987, 2004; Нуртдинова, 2004; Дзюев и др., 2006).

Экологическую ситуацию в садово-огородных поселках определяют, главным образом, два фактора: возникновение большого количества разнообразных микроместообитаний на небольших территориях и ярко выраженная сезонность антропогенного воздействия. Хозяйственная деятельность человека не могла не повлечь за собой изменений в окружающих поселок природных биотопах.

Наиболее регулярные работы (1984–1997 гг.) проводили на территории садово-огородного поселка в 5 км от г. Ясногорска Тульской обл. (Приокская физико-географическая провинция Лесной области). Кроме того, для сравнения эпизодически (1992, 1995–1997; 2000 гг.) обследовали еще два таких же поселка в 3 и 5 км от г. Черноголовки Московской обл. (Мещерская физико-географическая провинция Лесной области). Все они имели сходный облик и хозяйственное использование. Различались садово-огородные поселки лишь природным окружением. Первый (Тульская обл.) находился на опушке смешанного леса, в котором преобладали широколиственные породы. С обеих сторон к поселку прилегали не окашиваемые луга. Второй (в 3 км от Черноголовки) располагался в смешанном лесу, где видами-эдикаторами были хвойные де-

ревья. Третий граничил с опушкой леса (виды-эдикаторы: ель, береза, сосна, осина) и полями зерновых.

Основные исследования велись на территории поселка Тульской обл., поэтому здесь будет дано подробное его описание. Большая часть этого поселка выделена под овощные культуры: картофель, огурцы, помидоры, морковь и другие. Здесь также выращивали ягодные культуры, плодово-ягодные кустарники и фруктовые деревья. Перед домами обычно были разбиты небольшие цветники.

Все строения поселка представлены одно- и двухэтажными домами и хозяйственными постройками, используемыми под хранение садового инвентаря и для временного складирования собранного урожая. Расстояние между ними, как правило, не превышало 25 м. На многих огородах были возведены пленочные теплицы для выращивания помидоров, перцев и парниковых сортов огурцов.

Сразу за садово-огородным поселком начинается лес. С другой стороны к нему прилегали участки высокого лугового разнотравья и поле, отделенное забурьяненной территорией и грунтовой дорогой.

5.1.3. Малообжитая деревня

В этой группе населенных пунктов обследовано четыре деревни (Едимново, Сажино, Выселки, Хутор) Тверской области.

Все это сравнительно небольшие населенные пункты, окруженные смешанными лесами с преобладанием хвойных пород. В лесных массивах располагаются болота и маленькие лесные озера. Луга, занимающие незначительную площадь, непосредственно прилегают к деревням. Поля сравнительно невелики и удалены от населенных пунктов на 1–3 км. Чаще всего их используют для выращивания зерновых культур (овес, ячмень, рожь).

Примерно половина жилых построек малообжитых деревень возведена с конца 19 века до первой половины прошлого века. Это бревенчатые дома, имеющие высокий земляной фундамент. Кирпичных зданий на время проведения наших исследований (1986–1991 г.) было очень мало. Большая часть населения – временная, люди проживают здесь с весны до осени. Постоянные жители имеют не только возделанные огородные участки, но и сельскохозяйственных животных (коровы, козы, свиньи, кролики, птица и проч.). Продукция, собранная с индивидуальных участков, хранится в подвалах, сараях и домах. Фураж для сельскохозяйственных животных – в хозяйственных постройках. Огороды постоянных жителей, как правило, довольно большие: 2000–3000 м². Участки дачников меньше – около 10 соток. Преобладающие культуры – овощные, много фруктовых деревьев, ягодных и декоративных кустарников. Некоторые огороды временных жителей обработаны слабо и покрыты дикой и древесно-кустарниковой растительностью или травянистой рудеральной.

Только на территории двух малообжитых деревень имелись небольшие магазины, функционирующие лишь в весеннее, летнее и осеннее время. Рядом с одним населенным пунктом (Едимново) была расположена животноводческая ферма по откорму телят. Естественные луга, окружающие деревню, интенсивно использовались под выпас скота.

Лесные массивы находились на расстоянии от 100 до 500 м от деревень, а местами непосредственно соприкасались с ними. Материковые луга занимали незначительную площадь и приурочены к деревням.

5.1.4. Обжитая деревня

Было обследовано шесть деревень Тверской области, относящихся к данной категории сельского населенного пункта. На правом берегу р. Волги: Слобода, Марьино, Сорокопенье, Дубровка и Заречье (Конаковский район); на левом – Курьково (Зубцовский район).

Самый большой объем работ приходится на Слободу (1986–1992 гг.). Деревня расположена в километре от водохранилища. Она тянется двумя рядами плотно расположенных домов на расстоянии 20–30 м друг от друга вдоль грунтовой дороги. Левый ряд ближе к берегу и ниже, чем правый. К нему примыкают высокотравные пойменные луга, рассеченные несколькими водными каналами, близко подходящими к деревне. Они используются для личного водного транспорта жителей. Правая сторона граничит с материковыми и сеянными лугами, зарослями кустарников. Справа от Слободы располагаются поля зерновых (овес, ячмень, кукуруза) и зернобобовых (горох, вика с овсом). Поля овощных (картофель, турнепс, свекла) находятся перед входом в деревню. Все агроценозы разделены ольхово-ивово-березовыми посадками. В окрестностях населенного пункта велись интенсивные мелиорационные работы. Лесной массив расположен в трех км от деревни.

Постройки Слободы и пяти остальных деревень более современные, чем в малообжитых деревнях. Большая часть относится к 20-м, 30-м годам прошлого столетия. Здания в основном деревянные на каменных фундаментах. Имеются кирпичные дома: одно-, реже – двухэтажные. Примерно в 60% этих построек жители проживают круглый год. В остальных – дачники только в летне-осенний период. Приусадебные участки большие (до 2000м), хорошо обработанные. В огородах в основном выращивают овощные и ягодные культуры. Многие жители имеют теплицы. Почти каждый из постоянно проживающих селян содержит сельскохозяйственных животных (коров, свиней, коз, овец, кроликов, домашнюю птицу и т.д.). На окраинах трех деревень расположены свинарники, одной – коровник, картофелехранилище и склад для комбикормов. В окрестностях Слободы велись сапропельные разработки.

Деревня Курьково несколько меньше предыдущей. В этом населенном пункте 50 домов, в большинстве которых люди проживают постоянно. Деревни имеют сходное расположение домов. Все здания деревянные. Есть небольшой магазин. Рядом с Курьково расположен коровник. В большинстве хозяйственных построек местные жители содержат домашних животных (коров, свиней, птиц). На приусадебных участках жители выращивают овощные и ягодные культуры. Деревня окружена полями зерновых и высокотравными лугами, которые подходят непосредственно к черте населенного пункта. В 2 км от Курьково расположен смешанный лес, а еще дальше приспевающий сосновый лес с примесью мелколиственных пород.

Все остальные обжитые деревни (Марьино, Сорокопенье, Заречье, Дубровка) имеют много общих черт, как между собой, так и с предыдущими населенными пунктами по степени обжитости, планировке и сельскохозяйственной ориентации.

5.1.5. Поселок городского типа

Всего было обследовано три поселка городского типа: Старое-Мелково, Селихово и Юрьево-Девичье (Конаковский район Тверской области).

Наиболее крупным и обжитым из них на время наших исследований был поселок Старое-Мелково, расположенный на правом берегу Иваньковского водохранилища

неподалеку от д. Слобода, От деревни его отделяла автострада Москва-Ленинград с интенсивным автомобильным движением. По обе стороны этой дороги прорыты широкие мелиорационные каналы, постоянно заполненные водой.

Поселок сравнительно большой. В нем проживало более трех тысяч человек. На его территории располагались пять пятиэтажных панельных домов, десять двухэтажных кирпичных зданий. Несколько десятков одноэтажных кирпичных, а на окраинах и деревянных домов. Рядом с жилыми постройками возведены комплексные кирпичные сараи на 16–20 помещений, используемые под содержание домашних животных и хранение инвентаря. Имелись и огороды. В центре поселка они невелики, на его окраинах значительно больше. Кроме небольших огородов вокруг домов расположены маленькие скверы и палисадники. На окраине поселка разбит парк. неподалеку от него находится кладбище. Примерно 10–15% площади данного населенного пункта покрыта асфальтом. Значительно меньшая часть территории занята газонами. В центре Старое-Мелково расположен стадион. Кроме жилых домов имеются два магазина, столовая, склады, почта, сберегательная касса, больница, двухэтажные здания гостиницы, детского сада, сельсовета, правления и клуба, часть территории за населенным пунктом отведена под гаражи. Рядом с поселком располагается звероферма. Крупные агроценозы и луга находятся на расстоянии 1–2 км от поселка. Ближайший смешанный лес – сразу за зверофермой, другой – в 2 км от поселка.

Особо следует остановиться на описании животноводческого комплекса, прилегающего к поселку и во многом определяющего видовой состав и численность мелких млекопитающих, обитающих на территории Старое-Мелково. Эта крупная звероферма занимала площадь более 20 га. Включала в себя кролиководческий комплекс (на 500 тыс. особей), восемь норковых (400 тыс. голов) и одну песцовую (80 тыс. животных) ферму. Этот животноводческий комплекс имел большой автопарк, ветлечебницу, котельную, два холодильных помещения на 300 т продуктов, кормовую кухню для приготовления мясной пасты, идущей на корм зверям (по 60 т ежедневно), завод для производства сухих кормов, склады корма, сена, зерна, небольшие свинарники и другие помещения для содержания скота. Здесь еще были питомник для разведения и содержания сторожевых собак и разнообразные постройки другого хозяйственного назначения.

Территорию по периметру фермы окружали глубокие каналы, заполненные водой, берега которых покрывали густые высокие бурьяны. Четырехэтажное здание кролиководческого комплекса находилось рядом с хозяйственной частью зверофермы. Значительную площадь открытых пространств, покрывали газоны, луговые участки и рудеральная растительность. В помещении кролиководческого комплекса во все сезоны года поддерживались постоянный световой, температурный режим и определенная влажность.

Другой поселок городского типа – Селихово – довольно сходен с первым. При этом он несколько компактнее, чем Старое-Мелково, и имеет больше застроенных территорий. Около десятка 4–5-этажных каменных домов, примерно столько же 2–3-этажных. На окраинах поселка располагались одноэтажные дома, преимущественно кирпичные или блочные, окруженные сравнительно большими огородами. В Селихово было несколько магазинов, почта, сберкасса, общежитие, столовая, школа, ясли, детский сад, интернат, несколько административных зданий и действующая церковь, окруженная зеленым двором. Внутри поселка между домами в отличие от Старое-Мелково нет

личных огородов, здесь разбиты газоны, скверы и палисадники, два небольших парка. Вокруг некоторых зданий (школа, интернат, ясли и др.) посажены небольшие сады. В Селихово больше асфальтированной площади, чем в Старое-Мелково (тротуары, дорожки, площадки). Рядом с населенным пунктом расположены гаражи, свинарники, коровники, склады и сравнительно большое кладбище. Селихово почти со всех сторон окружено полями. Неподалеку расположено водохранилище, сооруженное на реке Донховка для полива этих полей. До ближайшего смешанного леса не менее трех км.

И последний сельский населенный пункт, относящийся к данной категории, обследованный нами в 1986 и 1988 гг. – Юрьево-Девичье – в большей степени сочетал в себе признаки хорошо обжитой деревни с элементами поселка городского типа. Поселок имел довольно рыхлую структуру и был вытянут вдоль берега Ивановского водохранилища. В нем явно преобладали одноэтажные деревянные дома, окруженные огородами и садами. В центральной части располагались 2–3-этажные кирпичные жилые и административно-хозяйственные постройки, несколько магазинов, школа и др. Незначительную часть территории поселка покрывал асфальт. На окраинах Юрьево-Девичье располагались гаражи и ремонтные мастерские. Имелась паромная и судоходная связь с противоположным берегом р. Волги.

Сразу за окраинами поселка начинались поля и луга, одни из которых окашивались (сеянные луга), другие использовались под выпас скота (естественные материковые луга). Рядом с населенным пунктом находилась молочная ферма. Довольно близко к поселку подходили смешанные леса (1.5–2 км).

5.2. Городские населенные пункты

5.2.1. Малый город

Существуют разные принципы зонального деления урбанистической среды. В работах зарубежных исследователей (Клауснитцер, 1990; Klausnitzer, 1982, 1983; Sukopp, 1983) зоны принято выделять от окрестностей к центру города, т.е. с позиций природных ландшафтов, постепенно вплетаемых в сложную ткань города. В отечественных работах сложилась другая традиция: рассматривать ландшафты с учетом экспансии урбанизированных территорий (Исаков, 1967; Исаков, Казанская, 1978; Степанова, 1978; Карасева и др., 1990, 1995б, 1999; Тихонова, 1990; Тихонова и др., 1992, 1994, 1997а, 1998 а; Соколов и др., 1995), которой мы будем следовать в предлагаемом ниже описании зон.

Черноголовка – небольшой город, расположенный в 48 км к северо-востоку от Москвы. Один из известнейших центров академической науки России был создан в 1956 г. рядом с деревней Черноголовка, в настоящее время – это благоустроенный город с населением свыше 20 тысяч человек. Населенный пункт особенно бурно развивался в 70–80-е годы. Сейчас он занимает площадь 21 км², из них около 1 км² приходится на наиболее заселенную часть. Застройка научного центра осуществлялась по единому плану без существенных нарушений природного комплекса. Жилые массивы буквально вписаны в окружающие леса и луга. Архитектура построек весьма разнообразна, от небольших коттеджей до 14–17-этажных зданий. Генеральный план Черноголовки имеет четкое зонирование: коммунально-складская зона, служебная, лесопарковая, научная, научно-производственная и территория общественного центра города (рис. 1, см. Приложение) («Черноголовская газета» №9/249, 1997).

Границы, установленные муниципальными властями, не являются фактической территорией города, поскольку включают в себя несколько сельских населенных пунктов. Мы рассматриваем Черноголовку не как административную единицу, а в качестве территории, подвергшейся процессу урбанизации. С этих позиций в городе можно обозначить участки, различающиеся соотношением незастроенных и застроенных площадей, а также степенью антропогенной нагрузки. При описании экологически разнокачественных частей города Черноголовка мы, используя общепринятую среди экологов-урбанистов терминологию, будем называть их «городскими зонами», или «зонами города» (Хаггет, 1979; Лаппо, 1997). Считаем необходимым также обратить внимание на то, что, поскольку границы зон не представляют непреодолимую преграду для биоты города, они проводятся условно и не могут иметь конкретной привязки. Зоны скорее характеризуют тенденцию постепенного изменения качества городской среды, а не являются рамками, ограничивающими изолированные разнокачественные территории. Это замечание относится и к другим населенным пунктам, где нами было проведено зонирование территорий (Москва и Ярославль). В малом городе нами выделено четыре концентрические зоны (рис. 8, см. Приложение 1).

Первая городская зона – наиболее плотно застроенная и заселенная людьми часть. Её мы условно будем называть центром, хотя, строго говоря, эта территория расположена не в самом центре города. Черноголовка увеличилась в размерах неодинаково в разных направлениях, благодаря чему приняла форму неправильного эллипса. Эта зона меньше остальных, её диаметр не превышает 500 м. Здесь преобладает жилой сектор, представленный в основном постройками двух типов: более старые 2–4-этажные дома 1960-х гг. и многоэтажные современные здания. Водоемов в этой части города нет. Озелененные территории насчитывают всего 5 типов местообитаний. В основном это газоны, бульвары и скверы. Еще здесь встречаются заросли кустарников и небольшие луговые участки.

Границы второй городской зоны следует обозначить примерно на расстоянии 1–1.3 км от центра. Это – менее застроенная часть города, в которой наряду с жилыми постройками (главным образом коттеджами) обычны здания другого назначения (институты, склады, офисы). Имеются водоемы: южное озеро, гребной канал и часть реки Черноголовки в естественном русле. Незастроенные территории здесь занимают большую площадь, чем в предыдущей зоне, и представлены 10 типами местообитаний, в основном скверами и парками.

Третью городскую зону можно представить в виде вытянутого кольца неправильной формы, очертания которого удастся обозначить весьма приблизительно на удаленности 2–2.5 км от центра города. Территория застроена слабо и неравномерно, жилой сектор почти отсутствует. Водоемы представлены реками Черноголовка и Загрёбка. Значительная доля площади третьей зоны занята зелеными территориями. Здесь можно найти все выделенные типы местообитаний, среди которых наиболее обычны леса, луга и огороды.

Последняя четвертая городская зона включает окраины Черноголовки с редко разбросанными по территории постройками (гаражи, склады, здания институтов и проч.). Местами границы зоны проходят вдоль сельских населенных пунктов: Якимово, Ботово, Кресты. Кроме рек Черноголовка и Загрёбка сюда частично входит река Дубенка, имеются многочисленные ручьи и водоемы типа прудов, образованные на месте

выкапывания торфа, и большое (длиной около 1.5 км) северное озеро, возникшее после выработки карьера. Преобладают незастроенные территории разных типов, среди которых значительная часть принадлежит биотопам лугового типа: луга, поля, бурьяны, межи, огороды. Среди выделенных и обследованных биотопов в этой части населенного пункта отсутствуют газоны, бульвары, скверы и городские парки.

Еще в одном малом городе Ясногорске (Тульская обл.) учеты проводились не так систематически, как в Черноголовке. Поэтому его территория обследована недостаточно тщательно для того, чтобы можно было провести зонирование.

5.2.2. Средний город

В трех городах данной категории :Алексин, Узловая и Щекино (Тульская обл.) – работали с 1982 по 1986 г., что тоже не позволило нам с достаточной степенью уверенности разделить их на зоны. Поэтому для сравнительного анализа в целом нами были взяты 10 типов обследованных биотопов (пригородные леса, луга, огороды, сады, пустыри, поля, заросли кустарников, парки, бурьяны и скверы) без учета их расположения относительно городских центров.

5.2.3. Большой город

В большом городе (Новомосковск, Тульской обл.) с характером обследования и сбором материала сложилась похожая картина, как и в средних городах. Поэтому здесь ограничимся лишь перечислением обследованных местообитаний. Учеты проводили в полях, лугах, на берегах рек, в зарослях кустарников, бурьянах, на пустырях, вдоль полос отчуждения железных дорог, на газонах, в скверах и парках.

5.2.4. Крупный город

В крупном городе (Тула) учеты проводились более длительное время, чем в средних и большом городах (с 1982 по 1987 гг.). Поэтому и степень обследованности его территорий оказалась выше. Тем не менее, зонирование данного населенного пункта не проводили. Охват обследованных незастроенных территорий крупного города был шире (15 типов): газоны, бульвары, скверы, пустыри, бурьяны, берега рек, деградирующие парки, регулярные и ландшафтные парки, заросли кустарников, пригородный лес, сады, огороды и поля.

5.2.5. Крупнейший город

Зонирование территории Ярославля, в отличие от такового в Черноголовке, было проведено не в целом по городу, а радиально от центра (в месте слияния Волги и Которосли) вверх по течению р. Волги. Всего выделены четыре зоны (рис. 9, см. Приложение 1).

Первая – центральная и наиболее старая часть города, расположенная по обе стороны р. Которосль – «центр». Здесь преобладает историческая застройка, относящаяся к XIX–XX векам. Доля незастроенных территорий невелика. Среди них преобладают газоны, скверы и небольшие деградирующие парки. Первая зона – исторический центр Ярославля – характеризуется очень плотной застройкой. С трех сторон ее ограничивают железные дороги, с четвертой стороны – Волга. Эту зону пересекает р. Которосль.

Здесь обследовано 7 типов местообитаний: газоны, малые деградирующие парки, небольшие регулярные парки, скверы, берега рек, полосы отчуждения вдоль железных дорог и небольшие луговые участки.

Вторая зона, начинаясь за центром, охватывает довольно обширную промышленную территорию – «промзона». Доминирующим типом застройки являются здания технического и административно-хозяйственного типа, практически отсутствует жилой сектор. Сравнительно велика доля незастроенных пространств, представленных, главным образом, пустырями, бурьянами, зарослями кустарников и полосами отчуждения вдоль железных дорог. Промзона, с юга и запада ограниченная железнодорожными полотнами, на востоке – течением Волги. Границы, отделяющие ее от следующей зоны проходят примерно на уровне двух проспектов – Ленинградского и Дзержинского. Большая часть территории занята заводами («Шиномонтаж», «Лакокраски» и др.). Застроенных участков в этой части Ярославля меньше, чем в предыдущей зоне, и они расположены неравномерно. Встречаются довольно обширные пространства, занятые лугами, полями и пустырями. Эта зона характеризуется большим разнообразием биотопов, чем предыдущая. Кроме уже перечисленных, здесь есть еще и сады. Сравнительно много разнообразных по размеру и форме искусственных и естественных водоемов.

Непосредственно ко второй промышленной зоне примыкает жилая часть города со сравнительно плотной застройкой – третья зона. Здесь располагаются современные «спальные» районы с многоэтажными кирпичными и блочными жилыми домами. Незастроенные территории более разнообразны. Много агрокультурных ландшафтных элементов, особенно по периферии зоны. Третья зона – жилая, она начинается от второй, заканчивается на окраине города и включает ряд пригородных районов. Плотность застройки здесь выше, чем во второй зоне. Обнаружены и обследованы все 18 типов городских биотопов.

На правом берегу по самой оконечности города и на левом берегу р. Волги выделена четвертая зона, имеющая ряд специфических отличий от трех предыдущих. Во-первых, от всех уже рассмотренных территорий города ее большую часть отделяет широкое течение реки. Имеется только паромная связь. Во-вторых, эта часть крупного города наименее трансформирована и представляет собой интересное сочетание почти незатронутых деятельностью человека коренных лесов, довольно крупных садово-огородных кооперативов, больших луговых пространств, техноценоза (заводов) и агрикультурного ландшафта.

Большую часть исследований проводили на территории и в окрестностях завода «Резинотехника» и жилых районов Павловское и Трофимково. Плотность застройки значительно ниже, чем во всех остальных зонах города. К доминирующим типам биотопов можно отнести лесопарки, луга и садовые участки.

Таким образом, зональная структура крупнейшего города отличается от ранее описанной нами структуры малого города (Черноголовки), где зоны располагались от центра к периферии концентрическими кольцами (Тихонова и др., 2001б). Такая же концентрическая зональность территории установлена и для другого крупного европейского города (Рига) (Zorenko, Leontyeva, 2003). Специфика Ярославля заключается, во-первых, в том, что город имеет не такую округлую компактную форму, как перечисленные выше, а довольно сильно вытянут вдоль течения р. Волги. В городах Рига и Черноголовка каждая предыдущая зона окружена кольцом следующей, и только самая

последняя из них соприкасается с пригородными биотопами. В Ярославле же каждая из выделенных зон имеет свою окраину, в связи с чем, сравнительный анализ зональных особенностей структуры населения мелких млекопитающих здесь особенно интересен.

5.2.6. Крупнейшая городская агломерация

Впервые зональное деление Москвы в целях зоологических исследований осуществлено около 40 лет назад Исаковым (1967). Главным критерием было соотношение природных и техногенных комплексов, другими словами – незастроенных и застроенных территорий. Используя этот принцип, в разное время в Москве выделялось от трех до шести зон (Исаков, 1967; Исаков, Казанская, 1978; Карасева и др., 1990; Тихонова, 1990а; Тихонова и др., 1997а,б). Мы предлагаем новую схему, более соответствующую современному состоянию города. В качестве ландшафтообразующих компонентов города нами избраны техногенные: селитьба – жилая застройка, которая может включать в себя отдельные участки иного назначения, такие как больницы, школы, магазины и другие учреждения, если они полностью окружены ею; промышленные зоны – территории, занятые преимущественно промышленными предприятиями, другими объектами производственного назначения, в том числе коммунально-складскими, транспортными и т.п., и не техногенные: леса и парки (всех четырех типов). В прочие незастроенные и редко застроенные земли вошли как биотопы, обследованные и выделенные нами, так и территории иного характера, не ставшие предметом данного исследования (например, промышленные свалки, лишенные растительности пустыри и др.). Учитывая принятую в экологии г. Москвы традицию выделения концентрических зон (Исаков, 1967; Исаков, Казанская, 1978; Тихонова, 1990а; Тихонова и др., 1997а,б; Карасева и др., 1990, 1995б, 1999), основываясь на исторических особенностях формирования территории города, его развития из единого центра, а также принимая во внимание сложившуюся радиально-кольцевую территориальную структуру Москвы и ее пригородной зоны, мы выделили шесть зон в виде концентрических колец (рис. 10, см. Приложение 1). Они имеют разную долю техногенных (селитьба, промзоны) и не техногенных территорий (парки), а также различные исторические, архитектурные, географические и экологические особенности.

Зона I. Исторический центр города. Территория, ограниченная Бульварным кольцом, проходящим по средневековой границе Москвы (Энциклопедия Москва, 1997). Радиус зоны около 1.5 км, площадь – 7.5 км. застройка, по времени относящаяся к концу XIX – началу XX вв., на значительной площади замещена более современной. Этот процесс продолжается и в настоящее время. Характерно преобладание офисной застройки над жилой. В самом центре селитебная компонента мала. Предприятия промышленности единичны и не формируют промзон. Плотность постоянного населения низкая, но наблюдается огромное преобладание так называемого «дневного населения». Наиболее крупные озелененные территории – Александровский и Тайницкий сады Кремля, площади Болотная, Старая и Новая и бульвары. Из водоемов здесь только Чистые пруды, р. Москва и Водоотводный канал, имеющие искусственные берега. В пределах рассматриваемой зоны присутствуют такие типы незастроенных местобитаний, как скверы, бульвары и газоны.

Зона II. Историческая окраина Москвы (XVII в.), ныне – часть ее центра. Ограничена Бульварным и Садовым кольцом (Энциклопедия Москва, 1997). Ширина зоны в

среднем – 1 км, площадь – 1 км². Застройка офисно-жилая, основу которой составляют здания XIX–XX вв., в значительной степени замещенные более современными. Немногочисленные промышленные предприятия не образуют промзон. Плотность ночного населения выше, чем в зоне I, однако дневное также преобладает над ночным. Набор биотопов аналогичен зоне I (Тихонова и др., 1997а,б), однако их количество и размеры возрастают. Самые значительные по площади озелененные территории: сады Эрмитаж и Аквариум, газоны вокруг Центрального дома художника. Водоемы: р. Москва, Водоотводный канал, р. Яуза, Патриаршие пруды.

Зона III. Исторический пригород Москвы XVIII–XIX вв., ныне – периферия ее центра. Граница зоны с одной стороны проходит по Садовому кольцу, с другой ее внешний край удален на 4,5 км от центра города. Ширина зоны около 2 км, площадь – 45 км² (Тихонова и др., 1997а,б). Исторически в застройке преобладали 2–3-этажные дома мещан и загородные дворянские усадьбы с парками. В конце 1880-х гг. начали складываться промышленные зоны. Прежняя застройка в значительной степени замещена более современной; преобладает жилая, частично совмещенная с офисной (61%), промзоны составляют 15% территории. Плотность ночного и дневного населения очень высока, однако плотность дневного меньше, чем в первой зоне. Озелененные участки представлены преимущественно усадебными парками. Эти биотопы занимают 5% территории. Кроме того, в зоне отмечены газоны, скверы, бульвары, полосы отчуждения и кладбище (Донское), бурьяны, влажные биотопы по берегам водоемов, представленных реками Москвой и Яузой и более чем двадцатью прудами.

Зона IV. Исторически – периферия города, начала XX в., ныне – промышленный пояс Москвы (Энциклопедия Москвы, 1997). Внешняя граница проходит в 8 км от центра города, ширина зоны – 3,5 км, площадь – 137 км² (Тихонова и др., 1997а,б). Прежде преобладала застройка пригородного сельского и полу сельского типов, в первое десятилетие XX в. начали складываться промышленные зоны. В настоящее время практически вся прежняя жилая застройка замещена более современной (ее доля всего 30% территории зоны, что в 2 раза ниже, чем во второй зоне), а промзоны развились в главную составляющую ландшафта (36%, что более чем в 2 раза превышает их долю во второй зоне; это единственная территория города, где промышленная застройка преобладает над жилой). Средняя плотность как дневного, так и ночного населения относительно низкая. Сравнительно много незастроенных территорий. Имеются крупные спортивные сооружения: стадионы – Лужники, Динамо и Юных пионеров, озелененные территории медицинских учреждений (больницы им. Боткина, Кашенко и др.), а также учреждений науки и культуры (территория МГУ, Центрального дворца пионеров, академических институтов и другие). Парки занимают 8% территории. Зоне присуще большое количество хорошо озелененных старых (XIX в.) городских кладбищ, продолжающих функционировать. Характерны также полосы отчуждения благодаря присутствию густой сети железных дорог. Здесь имеются крупные (Москва и Яуза) и множество малых (Сетунь, Кровянка, Котловка, Чура) рек, частично протекающих в естественных берегах, а также искусственных водоемов (многочисленные пруды, периферия зоны омывается водохранилищем Перервинского гидроузла), вдоль которых возникают влажные биотопы. К особенностям этой части города можно отнести наличие значительных по площади участков с луговой растительностью (Ходынское поле, ипподром), а также сельскохозяйственных объектов (Останкинское тепличное хозяйство). Имеются газоны, бульвары, скверы, сады, бурьяны, дворы плодоовощных баз.

Зона V – это исторические пригороды Москвы 30–50-х гг. XX в. В настоящее время преимущественно жилая часть города. Наиболее яркий пример – Черемушки, ставшие символом сплошной жилой застройки конца 50–60-х гг. Граница проходит в пределах от 8 до 12,5 км от центра города, площадь – 290 км² (Тихонова и др., 1997а,б). Доля жилой застройки составляет 37%, территория промзон более чем в 2 раза меньше – всего 16%. Ночное население имеет относительно высокую плотность и преобладает над дневным. Бывшие подмосковные города и поселки (Перово, Люблино, Текстильщики, Кунцево и др.) в настоящее время полностью вошли в структуру Москвы, став ее районами (Энциклопедия Москва, 1997). Ранее существовавшие сельские и дачные поселки практически полностью снесены и в период конца 60-х – конца 80-х гг. застроены заново, как и подавляющая часть прежних сельскохозяйственных земель, разделявших пригородные населенные пункты. В данной зоне сохранились крупные лесные массивы: часть Лосинового острова, Измайловский и Терлецкий и парки: Главный ботанический сад РАН, парк Победы и другие. Все эти биотопы занимают 18% площади. Присутствуют обширные территории с естественной луговой растительностью: Мневники, Крылатское, Курьяново, Коломенское и др. Для зоны характерно большое количество влажных биотопов вдоль рек, протекающих в естественных берегах. Имеется также ряд искусственных гидротехнических сооружений, таких как каналы, спрямляющие русло р. Москвы, и Гребной в Крылатском, водохранилища (Перервинское и Химкинское на периферии зоны), а также пруды, крупные водоемы на месте карьеров в Строгино и Крылатском. Значительное место занимают сельскохозяйственные предприятия, преимущественно тепличные. В данной зоне присутствуют газоны, бульвары, скверы, бурьяны, дворы овощных баз, сады, полосы отчуждения, кладбища. Последние невелики по площади и были интегрированы в структуру города вместе с прежними пригородными поселениями.

Зона VI – современная периферия Москвы и ее ближайшие пригороды, часть которых административно считается городскими районами, тогда как другие отнесены к категории самостоятельных населенных пунктов (Химки, Красногорск, Мытищи, Реутов, Люберцы и другие). Внутренняя граница зоны проходит в 12,5 км от центра города, внешняя – менее определена. В целях сопоставления данных по картометрически получаемым долям основных компонентов городского ландшафта внешняя граница зоны условно определена нами в 20 км от центра Москвы. Площадь зоны – 766 км², при этом доля жилой застройки городского типа составляет 22% территории (Тихонова и др., 1997а,б). Она сложилась либо за счет замещения сельской и дачной пригородной, либо (чаще всего) в результате сноса и перепланировки прежних деревень и сельскохозяйственных земель. Сформировавшиеся в 70–90-е гг. XX в. крупные жилые массивы еще не образовали непрерывной структуры и зачастую были разделены значительными по площади незастроенными участками. В ряде мест сохранились сельские и дачные населенные пункты. Доля промзон составляет 9% от территории зоны, при этом некоторые из них находятся в стадии формирования и роста. Наблюдается значительное преобладание ночного населения над дневным. Шестая зона включает в себя часть так называемого лесопаркового защитного пояса. Большинство лесных массивов относится к категории лесопарков и ландшафтных парков, например Тропарево. Эти биотопы занимают 27% территории. Крупные городские кладбища, в настоящее время функционирующие и расширяющиеся. Сохранилось значительное количество луговых территорий. Имеется большое число влажных биотопов вдоль рек и крупных

водоемов (реки: Москва, Яуза, Сходня, Сетунь, Чертановка, Городня, Чермянка, Ичка и другие, каналы им. Москвы и Деривационный, Химкинское водохранилище, на месте карьеров в Рублево, Борисовские пруды). Есть и естественные озера. В данной зоне (более чем в других) представлены сельскохозяйственные овощеводческие земли и сады.

Предложенные нами классификация населенных пунктов и зонирование городов отражают эволюцию и динамику преобразования природных и аграрных территорий в городские ландшафты вследствие урбанизации. Выделенные зоны различаются по долям техногенных и не техногенных ландшафтообразующих компонентов и их соотношению. Кроме того, для каждой зоны характерна специфическая роль в функциональной организации территориальной структуры города. Центральные зоны городов настолько сильно отличаются от остальной его части, что выделение чисто селитебной территории в условиях их мозаичной офисно-жилой застройки не представляется возможным. В них также отсутствуют промзоны и большие древесно-кустарниковые биотопы. Более близки к природным территориям окраины населенных пунктов, в том числе малого и крупнейшего городов. В крупнейшей городской агломерации они более подвержены процессам урбанизации, поскольку почти полностью окружены антропогенно преобразованными ландшафтами.

Глава 6

ТИПОЛОГИЯ МЕСТООБИТАНИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТАХ

С точки зрения пригодности для жизнедеятельности мелких млекопитающих местообитания в населенных пунктах неоднородны и могут весьма значительно различаться по целому ряду факторов. Прежде всего, их следует разделить на две отдельные категории: постройки человека (техноценоз) и незастроенные территории (биоценоз). При этом в пределах каждой из этих категорий довольно отчетливо выявляются разные типы. На их качества и состояние большое влияние оказывает и то, в пределах какого населенного пункта они расположены. Учитывая все эти особенности, типология пригодных для жизнедеятельности мелких млекопитающих местообитаний будет дана в этой главе отдельно для сельских населенных пунктов и городов.

6.1. Сельские населенные пункты

Техноценоз сельских поселений выражен еще сравнительно слабо и имеет много отличий от городского. В деревнях он представлен, главным образом, жилыми и животноводческими постройками человека. Сооружения разного технического назначения (гаражи, мастерские и прочие) составляют небольшую часть. Поэтому основные наши исследования были сосредоточены в указанных выше строениях человека, которые и будут описаны в данной главе.

6.1.1. Постройки

Нами были выделены и обследованы несколько типов построек человека.

1. Жилые дома. Чаще всего это, так называемые дома сельского типа, одноэтажные деревянные с подвалами и дворовыми пристройками. Их возраст мог варьировать в довольно широких пределах от десятка до ста и более лет. В большинстве случаев эти строения имели печное отопление (дровами, торфом, углем) и реже отапливались природным газом. В некоторых населенных пунктах встречались жилые двухэтажные деревянные дома. В последние десятилетия все чаще стали строить кирпичные дома одно- двух- и даже трехэтажные. В поселках городского типа обследованы также многоэтажные многоквартирные панельные и кирпичные строения, так называемые жилые дома городского типа.

Работы по учету мелких млекопитающих велись как в постоянно обжитых домах, так и во временно заселенных людями. Зверьков отлавливали в подвалах, жилых комнатах, кухнях, кладовых, на верандах и на чердаках.

2. Хозяйственные постройки человека. Прежде всего, обследовали деревянные и кирпичные частные сараи, предназначенные для хранения инвентаря, дров, корма для скота и сельскохозяйственных продуктов. Работали также и в помещениях, где содер-

жали домашних животных. Это – индивидуальные постройки селян с личным скотом (коровы, козы, свиньи, овцы), домашней птицы (куры, гуси, утки, индейки) и прочих животных (кролики, нутрии).

Кроме того, учеты мелких млекопитающих проводили в крупных постройках, таких как склады комбикорма и кормокухни на звероферме и помещения для хранения фуража рядом с коровниками и свинарниками. Из животноводческих объектов обследованы: четырехэтажное здание кролиководческого комплекса, несколько колхозных свинарников и помещения для содержания крупного рогатого скота (коров и телят).

В сельских населенных пунктах работали еще в нескольких типах построек. В помещениях технического (гаражи) и административного (сельсоветы) назначения. Были обследованы пищевые объекты (столовые, магазины, продуктовые склады), а также и строения прочего хозяйственного назначения (ветлечебница, медпункт, гостиница, сберкасса и некоторые другие).

6.1.2. Незастроенные территории

В пределах всех изученных сельских населенных пунктов выделены 14 типов местообитаний, наиболее характерных для агроландшафтов средней полосы России, где проводились наши работы.

1. Территории, непосредственно прилегающие к домам человека. Здесь ловушки выставляли вдоль периметра зданий.

2. Территории, отведенные под индивидуальную сельскохозяйственную деятельность селян и дачников. В основном это были огороды разных размеров. В данном типе местообитаний преобладали овощные культуры (картофель, морковь, свекла, огурцы, помидоры и прочие) нередко с сочетанием элементов сада и цветников. На многих огородах имелись пленочные парники, в некоторых случаях и отапливаемые теплицы для выращивания на продажу цветов и овощей. Садов как таковых в индивидуальном пользовании селян было немного. Все они, как правило, являлись частью огородов, и поэтому включены нами в анализ в качестве данного типа биотопа. Небольшие типично фруктовые сады встречались только в пределах поселков городского типа и нами слабо обследованы, как и сравнительно крупные яблоневые сады, удаленные на 2–3 км от указанных населенных пунктов.

3. Бурьяны. Участки сельских населенных пунктов, ранее затронутые деятельностью человека или эпизодически подверженные ей (заброшенные огороды, компостные кучи, территории вокруг животноводческих объектов, деревенские свалки и межи, поросшие рудеральной и сегетальной растительностью и оставленные под пары поля).

4. Заросли кустарников. Участки внутри и на окраинах сельских населенных пунктов, покрытые местными, а в отдельных случаях и интродуцированными породами (сирень, чубушник, желтая акация, дерен, жимолость татарская и др.), главным образом кустарниками.

5. Кладбища. Имеются не во всех сельских населенных пунктах. Обычно это сравнительно небольшие территории с сетью дорожек, тропинок и древесно-кустарниковыми насаждениями. Кустарниковая растительность представлена как местными лесными, луговыми и рудеральными видами (крушина, малина, можжевельник, бересклет и проч.), так и культурными сортами (чубушник, сирень, спирея, жимолость, шиповник и др.). В травостое преобладают автохтонные виды. В небольшом количестве встречаются культурные сорта (золотой шар, астры, флоксы и некоторые другие).

6. Палисадники – небольшие озелененные участки перед жилыми домами. Для них обычны декоративные кустарники и цветочные посадки.

7. Свалки в сельских населенных пунктах – места (как правило, ямы), куда сбрасывают бытовой мусор.

8. Пустыри чаще всего встречаются на территориях поселков городского типа. Сравнительно небольшие по площади и возникающие в местах интенсивного воздействия человека. Травостой скуден и находится в угнетенном состоянии.

9. Газоны – это участки луговой растительности (иногда украшенные цветочными клумбами), расположенные вдоль пешеходных дорожек и перед зданиями. Они встречались только в поселках городского типа.

10. Парки – это, как правило, остатки вобранных поселками участков леса (в Старое-Мелково), реже искусственно созданные (Селихово). Площадь данных биотопов сравнительно невелика. Рекреационная нагрузка значительная. Имеется парковая и лесная зоны. Доля последней обычно мала. В парковой зоне много пешеходных дорожек, есть лавочки и оборудованные детские площадки.

11. Крупные агроценозы, находящиеся за пределами сельских населенных пунктов. Это, главным образом, поля зерновых (рожь, овес, ячмень, пшеница, кукуруза), овощных (картофель, морковь, свекла, турнепс, капуста, кабачки и проч.) и зернобобовых (горох, чечевица, вика).

12. Луга пойменные и материковые. Менее трансформированные деятельностью человека биотопы, окружающие сельские населенные пункты. Многие из этих местообитаний регулярно окашиваются. Влажные пойменные луга редко используются под покос и выпас скота.

13. Леса, как правило, еще более удаленные от населенных пунктов ценозы и еще менее подверженные антропогенному воздействию. Это коренные хвойные и смешанные леса, а также вторичные мелколиственные формации, возникшие на месте сведенных автохтонных ценозов

14. Влажные биотопы. В эту категорию вошли биотопы, обычно находящиеся далеко за пределами населенных пунктов: подтопленные берега, заболоченные территории и острова Ивановского водохранилища.

Из перечисленных выше типов местообитаний внутри и вокруг сельских населенных пунктов регулярные работы проводили, главным образом, в восьми по схеме, указанной в главах 3 и 4: дома, территории вокруг домов, сараи, огороды, бурьяны, поля, луга и леса. По мере их удаления от центров деревень и поселков городского типа и по мере снижения на них антропогенного воздействия.

6.2. Городские населенные пункты

Биотопы урбанизированных территорий еще более разнообразны, чем в сельских населенных пунктах. Данные городские ценозы, несмотря на большое внешнее сходство, имеют вполне очевидные и объяснимые отличия от аналогичных местообитаний в сельских населенных пунктах. Здесь на урбанизированных территориях, как и в рудеральных ландшафтах, помимо сохранившихся естественных территорий, возникли новые искусственные, созданные человеком и более нигде не встречающиеся местообитания (Лунц, 1966). Это в полной мере относится к постройкам в целом, а также, в частности, и к городским.

6.2.1. Постройки

В трех городах были обследованы следующие наиболее распространенные типы построек, в которые могли заходить мелкие млекопитающие, а некоторые виды даже длительно или постоянно обитать в них:

1. Помещения технического назначения. К этой категории отнесены фабричные и заводские здания (цеха и подсобные помещения), гаражи, мастерские и т.п.

2. Хозяйственно-административные постройки. К этому типу отнесены почты, конторы, сберкассы и прочие здания.

3. Жилые дома городского типа – это кирпичные, панельные или блочные многоэтажные здания. В эту категорию были включены строения просветительного, оздоровительного и культурного назначения: школы, аптеки, больницы и некоторые другие.

4. Хозяйственные постройки – непродовольственные склады и помещения для хранения инвентаря и некоторые другие строения.

5. Жилые дома сельского типа. Обычно такие постройки приурочены к городским окраинам и представляют собой одно- реже двухэтажные деревянные дома.

6. Продуктовые склады, а также хранилища овощей и фруктов.

7. Пищевые предприятия: столовые, рестораны, кафе, кондитерские и некоторые другие фабрики по производству продуктов питания.

8. Оранжереи и теплицы. В основном это постройки, расположенные на территориях тепличных овощных, цветоводческих хозяйств, ботанических садов и т.п.

9. Животноводческие постройки. Редкий тип, встречающийся в основном на окраинах городов. Нами были обследованы свинарники, коровники и птицефабрики. В крупнейшей городской агломерации еще и зоопарк, а также животноводческие павильоны бывшей ВДНХ (Выставки достижений народного хозяйства). В настоящее время – ВВЦ.

6.2.2. Незастроенные территории

На основании обследования в целом более 900 разных местообитаний в малом городе, крупнейшем городе, в крупнейшей городской агломерации, а также в городах других географических рангов выделено 20 типов биотопов.

1. Газоны – территории, наиболее часто встречающиеся в пределах городов, с посеянной или оставленной с декоративной целью естественной травянистой растительностью. К газонам относятся и те участки, где растительность сильно угнетена вследствие вытаптывания. Обычно эти биотопы имеют сравнительно небольшую площадь и почти полностью изолированы от других незастроенных участков. Они расположены по всей территории городов от центра и до окраин, испытывают сильную антропогенную нагрузку и регулярно скашиваются. Видами-эдикаторами среди растений являются мятлик луговой, тимopheевка, овсяница красная и луговая, райграс пастбищный.

2. Бульвары – широкие аллеи с преобладанием открытых пространств, вдоль которых высажены деревья и декоративные кустарники (Энциклопедия Москва, 1997). Их площадь невелика, но чаще всего превышает таковую у газонов. Грунты, как правило, насыпные (Исаков, Казанская, 1978). Эти территории также характеризуются значительной изолированностью от других незастроенных участков. Бульвары встречаются во всех частях города. Рекреационная нагрузка на них велика. Преобладающие дре-

весные породы: липа, клен, рябина, тополь, вяз, каштан, среди кустарников преобладают сирень, чубушник, жимолость, спирея, боярышник и некоторые другие (Минин, 2006). Условия обитания для зверьков здесь несколько лучше, чем на газонах: площади крупнее, появляются древесно-кустарниковые ярусы и др.

3. Скверы имеют некоторое сходство с бульварами, но хорошо отличаются от них большей площадью, конфигурацией и флористическим составом. По всем перечисленным характеристикам данный тип биотопа гораздо ближе к регулярным паркам, чем к бульварам. Закладка скверов, как правило, осуществляется на насыпных грунтах (Энциклопедия Москва, 1997). Они могут иметь значительную изоляцию даже на окраинах города и испытывают довольно сильную рекреационную нагрузку. Скверы сочетают в себе клумбы, небольшие цветники, газоны, живые изгороди и разнообразные древесно-кустарниковые насаждения, дорожки (главным образом асфальтированные), скамейки, детские площадки, резе малые скульптурные формы и небольшие искусственные водоемы.

4. Луга – это биотопы, растительные компоненты которых представлены сообществами многолетних трав (Быков, 1983; Тихонова и др., 2004в). Почвы городских лугов почти всегда естественного происхождения. В городах ближе к центру луга невелики (это скорее луговые участки) и испытывают сильную рекреационную нагрузку. На окраинах – это большие по площади территории, значительно удаленные друг от друга и гораздо менее нарушенные (Рысин, 1998б). Данные местообитания характеризуются сходным флористическим составом (злаки, осоки, разнотравье). Городские луга – это особые растительные сообщества, сильно отличающиеся от аналогичных природных. Эти местообитания, включающие исконно луговые виды трав, рудеральные, солеустойчивые газонные и натурализованные южные сорняки и декоративные виды, находятся в постоянном изменении (Рысин, 1998б). На урбанизированных территориях лучше сохранились пойменные луга. Суходольные же, как правило, застраиваются домами (Авилова, 1998; Насимович, 1998а).

5. Бурьяны – биотопы, характерные для рудеральных участков. Их грунты в зависимости от первоначального использования могут сильно различаться по составу, быть как естественного, так и антропогенного происхождения (Клауснитцер, 1990). Эти местообитания обычно имеют связь с другими незастроенными территориями и спорадически распределены по городу (Тихонова и др., 1998б). Рекреационная нагрузка на них невелика. Данным биотопам присуща богатая рудеральная флора, чаще всего она представлена несколькими видами лебеды, бодяка, полыни, пыреем ползучим, крапивой двудомной и некоторыми другими

6. Дворы плодоовощных баз – весьма своеобразные биотопы со специфической и богатой кормовой базой (Рыльников, 1984; Карасева и др., 1990). Сюда возможен завоз мелких млекопитающих с сельскохозяйственной продукцией (Ермолаева и др., 2000). Поэтому изучение данных местообитаний представляет особый интерес. Значительная часть территорий покрыта асфальтом. Дворы имеют разные площади и степень изолированности. Ближе к окраинам они крупные и менее изолированы от других незастроенных территорий. Почти все дворы испытывают достаточно сильную антропогенную нагрузку. Не заасфальтированные участки (чаще всего по периметру заборов) зарастают рудеральной растительностью, нередко захламливаются отходами овощей, сломанной тарой, упаковочным материалом и т.п. (Карасева и др., 1990, 1999).

7. Поля (главным образом, овощных и зерновых культур) – территории, имеющие сравнительно большую площадь, слабо изолированы от других местообитаний и расположены ближе к окраинам. Они представляют собой возделанные сельскохозяйственные земли. Антропогенная нагрузка зависит от характера агротехнических мероприятий. Данные агроценозы могут значительно различаться составом флоры и почв, режимом водоснабжения и интенсивностью использования пестицидов и гербицидов.

8. Межи – это окраины полей, неширокие полосы, покрытые травянистой растительностью. Антропогенная нагрузка на них меньшая, чем в полях. Данный тип биотопа представляет собой экотон, расположенный между агроценозом и прилегающими к нему незастроенными территориями. Как правило, эдификаторами межей являются сеgetальные, рудеральные, культурные и луговые виды трав.

9. Сады – особый тип агроценозов, где культивируют древесно-кустарниковые породы. Площадь этих биотопов довольно сильно варьирует. Ближе к городскому центру они невелики, на окраинах же занимают большие территории (Тихонова и др., 2010а; Суров и др., 2011). Антропогенная нагрузка зависит от расположения садов в городе и характера агротехнических мероприятий, и в целом невелика (Ниценко, 1974; Нуртдинова, 2005; Тихонова и др., 2010б). Почвы естественные, но могут быть сильно удобрены (Клауснитцер, 1990). Много открытых участков, высота и плотность травяного покрова, который в ряде садов время от времени скашивают, во многом зависит от степени рекреационной нагрузки (вытаптывания). Ближе к городским центрам он может находиться в сильно угнетенном состоянии. А на периферии травостой развит хорошо.

10. Полосы отчуждения вдоль железных дорог – эти узкие вытянутые вдоль железнодорожных полотен территории обеспечивают связь городских и загородных биотопов. Обычно железные дороги имеют сложную разветвленную структуру и в крупных городах присутствуют на всей территории, кроме центра. Грунты либо насыпные (ближе к центру), либо естественные (на окраинах). Рекреационная нагрузка на полосы отчуждения зависит от ряда факторов: расположения в городе, площади и некоторых других. Растительность здесь разнообразна и имеет большое количество адвентивных (инвазийных) видов. Железные дороги играют важную роль в обогащении синантропной флоры. Сравнительно много рудеральных сеgetальных и луговых травянистых растений. Обычны на полосах отчуждения кустарники (карагана, жимолость, дёрен, спирея и т.д.) и деревья (тополь, клен, береза) (Тихонова и др., 1997в).

11. Берега водоемов (в основном рек) – незастроенные участки с естественными почвами. Их размеры и степень изолированности определяются положением относительно городского центра: ближе к окраинам отмечено увеличение площади и снижение рекреационной нагрузки. Растительность вдоль рек представлена богатым набором видов, как травянистых, так и древесно-кустарниковых. Отмечается большое количество влаголюбивых трав: осоки, череда, недотрога, тростник, рогоз и др. (Тихонова и др., 2002б; Тихонов и др., 2003). Часто помимо травянистых сообществ рядом с водоемами встречаются «куртинно-поляные ассоциации» (Казанская, 1978), представленные разнотравьем и кустами ивы, ольхи, вербы, черемухи.

12. Кладбища городов имеют сходство со скверами и незначительно отличаются от некоторых типов парков. Размеры их могут варьировать и определяются временем возникновения и удаленностью от центра. Особенностью кладбищ является специфическая рекреационная нагрузка, а на старых кладбищах и эмоционально обусловленное отсутствие значительных антропогенных нарушений. Много открытого грунта,

поросшего теневыносливыми нитрофильными опушечными видами трав (недотрога, сныть, копытень) (Тихонова и др., 2002а). Часто встречаются клен, липа, ясень. В кустарниковом ярусе преобладают сирень, жимолость, чубушник, калина.

13–16. Парки – территории с преобладанием древесной растительности естественного и искусственного происхождения, значительно различающиеся размерами и структурой (Ниценко, 1974). Изучая фауну парков, раньше их традиционно рассматривали как единый тип биотопов (Карасева и др., 1990, 1999). На самом деле эти местообитания весьма неоднородны и в городах разного географического ранга могут быть разделены на четыре категории (Тихонова и др., 1997а,б, 2009б).

13. Мелкие деградирующие парки имеют небольшую площадь (до 10 га) и характеризуются сильной изоляцией, чрезмерной рекреационной нагрузкой и значительным урбанистическим прессом. Почвы как насыпные, так и естественные. Эти биотопы, как правило, располагаются ближе к городским центрам, в крупнейшем городе и крупнейшей городской агломерации они, как правило, происходят от старых регулярных усадебных парков (Тихонова и др., 2009б). В малом городе заложены человеком сравнительно недавно, но уже находятся в состоянии дигрессии (Тихонова и др., 2001б). Деградирующие парки имеют только парковую зону в сильно угнетенном состоянии. Флористический состав представлен устойчивыми к антропогенной нагрузке видами: тополь, клен, реже липа. Травянистый покров значительно деградировал, местами вообще отсутствует.

14. Регулярные парки – средние и небольшие по площади (не более 100 га), они имеют меньшую изоляцию и испытывают значительную (но меньшую, чем деградирующие парки) рекреационную нагрузку. Эти биотопы могут происходить как от старых регулярных парков, так и быть вновь созданными. Почвы, как правило, естественные. Эти парки широко распространены во всех городах. В них, так же как и в предыдущем типе биотопов, присутствуют парковая зона, лесной нет или же она очень незначительна (Дубяго, 1969; Тишков, 1978; Горохов, 1985; Лесная энциклопедия, 1985; Рысин, 2003). Местные древесные породы представлены липой, кленом, вязом, ясенем, березой. Среди инвазийных растений: тополь, веймутова сосна, колючая ель, западная туя и другие, завезенные человеком не только из других природных зон, но даже с других континентов (Полякова, 1992). Травяной покров угнетен, но не в такой степени, как в предыдущем типе парков, представлен злаками, снытью, различными видами недотрог и др. (Тихонова и др., 1997а).

15. Ландшафтные парки – это средние и крупные биотопы (до 200 га), слабо изолированные и испытывающие не столь сильную рекреационную нагрузку и урбанистический пресс (Горохов, 1985; Лесная энциклопедия, 1985; Тихонова и др., 2006д, 2007, 2009б). Они в большинстве своем происходят от вобранных городами лесов и искусственно созданных лесопосадок паркового типа на естественных почвах (Рысин, 1998а; Самойлов, Морозова, 1998). В ландшафтных парках представлена лесная зона, которая по своим размерам сопоставима с парковой (Лесная энциклопедия, 1985). Эти биотопы – динамичные системы, уже адаптированные к существующему урбанистическому прессу. Они характеризуются более сложным ландшафтом и сохраняют черты, присущие природным экосистемам (Казанская, 1978; Полякова, 1992). Флористический состав разнообразнее, чем в предыдущих типах парков: древостой складывается из липы, осины, березы, клена, вяза, дуба и хвойных пород, хорошо выражен подлесок. Травостой сходен с таковым в лесах (Коваль, 1978; Полякова, 1992), но подвержен

большей рекреационной нагрузке, что приводит к преобладанию видов, устойчивых к вытаптыванию (Казанская, 1978). В этих местообитаниях интродуцированы и натурализованы декоративные виды, но все же явно преобладают аутохтонные (Рысин, 2003).

16. Лесопарки – крупные лесные массивы, имеющие связь со многими незастроенными территориями городов и пригородными лесами. Рекреационная нагрузка невысока и локализована в окраинных частях. В данных биотопах лесная зона доминирует, а парковая занимает лишь незначительную часть площади (Полякова, 1992). Лесопарки – устойчивые экосистемы, во многом сохранившие черты природных лесных сообществ (Леса Москвы, 2001). Они разнообразны и неравномерно распределены в городах, в основном приурочены к городским окраинам (Рысин, 1998). Большая часть лесопарков – средневозрастные вторичные мелколиственные, также сохранились еловые, березово-еловые фрагменты и остатки сосновых боров и широколиственных лесов (Казанская, 1978; Котелова, 1978; Быков, 1985; Лесная энциклопедия, 1985; Энциклопедия Москва, 1997; Леса Москвы, 2001; Рысин, 2003).

17. Кустарники. В городах это сравнительно небольшие территории обычно с естественными почвами, покрытые разными видами кустарников. Данные биотопы могут значительно различаться степенью рекреационной нагрузки в зависимости от расположения в черте городов.

18. Пустыри – как правило, территории антропогенного происхождения, имеющие скудную растительность. Обычно это травянистые рудеральные виды, устойчивые к вытаптыванию (Клауснитцер, 1990).

19. Свалки – места, куда сваливают бытовой, строительный и прочий мусор, включая и пищевые отходы. В городах они чаще всего находятся ближе к окраинам (Тихонова и др., 2001а,б, 2006б).

20. Огороды – небольшие агроценозы, в которых горожане выращивают овощные и ягодные культуры. Почвы естественные, но обычно с большим количеством органических и минеральных удобрений. Как правило, данный тип биотопа приурочен к периферии городов или расположен в сохранившихся речных поймах (Тихонов и др., 2009б, 2009в).

Итак, выделенные нами типы биотопов различаются целым рядом факторов: от экологических особенностей самих местообитаний до качества окружающих их урбанизированных территорий. Принципиальное значение может иметь расположение биотопа в урбосистеме. Экологические условия местообитаний во многом зависят от характера, степени и качества застройки. Все это, в свою очередь, значительно влияет на структуру сообществ мелких млекопитающих – обитателей урбосценозов.

Глава 7

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕЛЬСКИХ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ

Воздействие человека на природу нашей страны началось еще в период первоначального заселения региона. «Сельскохозяйственный ландшафт быстро распространился в лесной и в смежных с ней зонах России за последние три столетия» (Кириков, 1960). К изменению облика коренных ландшафтов и замене лесов открытыми пространствами привело развитие земледелия и скотоводства (Максимов, 1948, 1964, 1984, 1989; Спелбер, 1988). В более поздние времена уменьшению лесистости способствовали рост сельских населенных пунктов, а впоследствии и городов (Баруш, 1980; Букштынов и др., 1981). Особенно в центральных густонаселенных районах Европейской России, имеющих развитое сельское хозяйство (Максимов, 1964). Здесь происходили существенные изменения в структуре растительного покрова, которые в значительной степени повлияли на видовой состав и численность мелких млекопитающих (Невский, 1960; Бочаров, 1961; Кучерук, 1976; Новиков, 1979; Карасева и др., 1989; Карасева, Тихонова, 1990; Шилова, 1990; Неронов и др., 2001; Brow, 1999 и др.).

7.1. Состояние изученности фауны мелких млекопитающих сельских населенных пунктов и агроландшафтов

Окультуривание ландшафта принято рассматривать как арену синантропизации животных (Исаков, 1969; Гладков, Рустамов, 1975; Баруш, 19980; Мешкова, Федорович, 1996 и др.). Некоторые виды мелких млекопитающих положительно реагируют на антропогенное преобразование ландшафта и благодаря этому увеличивают численность и ареал. К таким видам можно отнести серую и черную крыс (Траханов, 1983; Кучерук, Кузиков, 1985; Серая крыса, 1990; Кучерук, Карасева, 1992; Лапшов, Кучерук, 1994 и др.), домовую мышь (Баруш, 1980; Домовая мышь..., 1994; Кучерук, Лапшов, 1994; Котенкова, Мунтяну, 2006, 2007; Котенкова, Мальцев, 2010 и др.). Кроме синантропных видов область своего распространения благодаря деятельности человека удалось расширить и некоторым гемисинантропам, главным образом полевой мыши и восточноевропейской полевке (Гладкина, 1969; Ивантер, 1975; Большаков, Шубникова, 1986; Карасева и др., 1989, 1992; Карасева, Тихонова, 1990; Кучерук, Карасева, 1992; Тихонова и др., 1992; Барановский и др., 1994; Тихонов и др., 1996; Опарин и др., 2002а,б, 2003; Чибелев, 2004; Картавцева и др., 2011; Pye et al., 1999; Hippolyte, 2006 и многие другие).

Выделяют разнообразные формы влияния деятельности человека на животный мир, среди которых важное место принадлежит образованию сельских (рурализация), а

потом и городских (урбанизация) населенных пунктов (Наумов, 1963; Баруш, 1980; Кучерук, 1988). Этому посвящена разнообразная литература. Но все еще недостаточно изучена лесная зона Европейской части России. Работы, посвященные анализу видового состава и численности мелких млекопитающих – обитателей сельских населенных пунктов, стали появляться, главным образом, после 40-х годов (Кучерук, 1946, 1976, 1988; Формозов, 1932, 1947; Свириденко, 1950; Дмитриева, 1958, 1964; Максимов, 1964; Чабовский, Дарголец, 1964; Мунтяну и др., 1988, 1989; Никитина и др., 1988; Тихонов, 1991б; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1994; и др.). При этом в них обычно либо приведен список видов, либо дано самое общее описание биотопического распределения зверьков. Одни зоологи рассматривают только обитающих в постройках человека грызунов (Косминский, 1960; Ксенц, 1988; Мелкова, 1987, 1989, 1983; Мелкова, Квашнин, 1994; Rowe et al., 1983; Росоцк et al., 2004 и др.). В более многочисленных работах других исследователей дается анализ фауны мелких млекопитающих агроценозов (Кулик, 1951; Башенина и др., 1957; Шилова, 1999; Максимов, 1964; Рубина, Кучерук, 1957; Карасева, 1951, 1960; Шилова и др., 1982; Башенина, 1987; Тупикова и др., 2000; Gaisler, Zapletal, 1964; Gaisler et al., 1967; Tattersall, 1999; Macdonald et al., 2000; Huppolyte, 2006; Zhang et al., 2007 и многие другие). В последние десятилетия появляются более подробные публикации, отражающие особенности размещения мелких млекопитающих в сельскохозяйственных ландшафтах. Многие из них основаны на материале, собранном в средней полосе Европейской части России (Паловский, Охотский, 1980; Демидов, 1983; Тихонова, Тихонов, 1986а, 1990; Башенина, 1987; Истомин, 1988; Никитина и др., 1988; Тихонов, Карасева, 1990; Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1994; Богомоллов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1994; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001). Но все еще недостаточно обследованы территории, прилегающие к населенным пунктам и испытывающие на себе их воздействие (Свириденко, 1950; Корнеева, Шпиякин, 1978; Томашевский, Тихонова, 1986; Томашевский и др., 1986; Шаталова, Жигарев, 1986; Тихонова и др., 1988; Полушина др., 1988; Богомоллов и др., 2003, 2008; Тихонова и др., 2006в). Мало изучена фауна мелких млекопитающих таких сравнительно новых типов поселков, как туристические базы и садово-огородные поселки (Москвитин и др., 1987; Ксенц, 1988; Тихонова, Тихонов, 1995; Нуртдинова, 2005; Дзюев, 2006; Тихонова и др., 2010).

7. 2. Видовой состав и особенности биотопического распределения мелких млекопитающих сельских населенных пунктов

7.2.1. Мелкие млекопитающие, обитатели временных поселений человека (турбаза)

Данный тип населенного пункта был обследован в течение двух лет (1988 и 1989 гг.).

В помещениях турбазы доминировала серая крыса (*Rattus norvegicus*) и отсутствовала домовая мышь (*Mus musculus*). На территории вокруг построек обилие серой крысы и рыжей полевки (*Myodes glareolus*) было одинаковым. Полевка обычна, хотя и немногочисленна внутри строений. Желтогорлая мышь (*Sylvaemus tauricus*), отсутствующая в хвойном лесу, на территории турбазы заходила в постройки, отловлена на газонах и лужайках между жилыми домами (табл. 6).

Установлено, что в целом численность зверьков на турбазе выше, чем в прилегающих к ней естественных биотопах. Вероятно, это вызвано возникновением на терри-

Таблица 6. Видовой состав мелких млекопитающих на территории временного поселения человека

Биотоп	обилие в баллах	серая крыса	желтогорлая мышь	рыжая полевка	обыкновенная бурозубка	малая бурозубка
постройки	3	**	+	*	+	
территории вокруг построек	2	*	+	*	+	
газоны, лужайки и бурьяны между домами	4	+	+	**	*	
свалка	3	**				
хвойный лес	2	+		**	*	+

Примечание. + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

тории временного поселения людей новых экологических ниш, позволяющих на небольшой площади обитать большему количеству зверьков, чем в бедном экологическими нишами сосновом бору. Помимо разнообразных построек и свалок на турбазе появились заросли декоративных и диких кустарников и лиственных пород деревьев (клен, осина, береза, рябина, липа) и более обильного, чем в лесу, травостоя. Немаловажным фактором, влияющим на структуру населения мелких млекопитающих, обитающих на территории временного поселения человека, следует считать и особую кормовую базу, сильно отличающуюся от естественной.

Поскольку данный населенный пункт появился сравнительно недавно, на его территории, скорее всего, еще не успел сформироваться какой-либо определенный тип фауны мелких млекопитающих, присущий тем или иным типам сельских и городских населенных пунктов. На видовом составе зверьков также сказывается отчетливо выраженная сезонность функционирования турбазы. Но, тем не менее, структуру населения мелких млекопитающих можно с определенным допущением считать начальным этапом формирования нестабильной фауны временных поселений, в которых еще отсутствует отчетливо выраженный характер хозяйственной деятельности человека.

7.2.2. Мелкие млекопитающие садово-огородного поселка

Здесь работали ежемесячно в течение нескольких лет (1985–1995 гг.). Для сравнения обследованы леса, подверженные антропогенному воздействию разной степени: первый участок расположен непосредственно на территории поселка; второй – в пяти км от него в окрестностях г. Ясногорска; третий – удален на 50 км.

Из синантропных видов в постройках человека отловлены черная (*Rattus rattus*) и серая крысы, а также домовая мышь (табл. 7). Их обитание, как в строениях, так и на огороде носило сезонный характер (в летне-осенний период). Постройки садово-огородного поселка различались между собой не только типом архитектуры, но и хозяйственным назначением. В жилых домах чаще ловили полевою (*Apodemus agrarius*) и малую лесную

Таблица 7. Видовой состав мелких млекопитающих на территориях садово-огородного поселка и его окрестностей

	Биотоп							
	Дома	Территории вокруг домов	Сараи	Огороды	Бурьяны	Поля	Луга	Леса
Обилие в баллах	2	2	2	3	4	2	3	3
Серая крыса	+	+	**	+	+		+	+
Домовая мышь	**	+	+	+	+		+	
Полевая мышь	+	+	+	+	**	+	*	+
Малая лесная мышь	+	+	+	+	+	*	+	*
Желтогорлая мышь	+	+	+	+	+	*	+	+
Мышь-малютка			+	+	+		+	
Восточноевропейская полевка	*	*	*	**	**	+	+	+
Обыкновенная полевка	+	+	+	*	*	*	*	+
Полевка-экономка				+	+		+	+
Темная полевка				+				+
Водяная полевка				+	+	+		
Рыжая полевка	+	+	+	+	+	+	+	**
Лесная мышовка								+
Обыкновенная бурозубка	+	+	+	+	*	+	**	**
Малая бурозубка				+	+		+	+
Средняя бурозубка						+	+	+
Малая белозубка				+	+		+	+
Обыкновенная кутора				+	+	+	+	+
Европейский крот				+	+	+	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

(*Sylvaemus uralensis*) мышей. Желтогорлую мышь, рыжую полевку, домовую мышь и обыкновенную бурозубку (*Sorex araneus*) – реже. Единичны – черная, серая крысы и домовая мышь. Наиболее часто зверьки посещали комнаты на первых этажах.

Теплицы – временные сооружения (с мая по октябрь) из крупных рам, обтянутых полиэтиленовой пленкой, где в течение всего вегетационного периода выращивали

овощные культуры (помидоры, перец, огурцы). Этот тип строений характеризуется особым микроклиматом (высокая влажность: 85–90% и температура: 25–35°). Здесь численность мелких млекопитающих была выше, чем в дачных домах (5.0 зверьков на 100 л/с, 6 видов). Преобладали малая лесная мышь и виды-двойники обыкновенной полевки. Редко в теплицу заходила рыжая полевка, еще реже – обыкновенная бурозубка и желтогорлая мышь. Единична домовая мышь.

В хозяйственных постройках (деревянные сараи), где хранился садовый инвентарь, а к осени и сельскохозяйственные продукты, видовой состав зверьков разнообразнее, а их численность немного выше (9 видов и 6.0 зверьков на 100 л/с). В отловах явно превалировала рыжая полевка (табл. 7). Обычными были малая лесная и полевая мыши. Другие виды мелких млекопитающих очень редко посещали этот тип постройки.

Самая низкая численность и бедный видовой состав мелких млекопитающих установлены на территориях, непосредственно прилегающих к дачным домам.

В огородах обилие зверьков оказалось выше, чем в строениях. Однако оно было ниже, чем в расположенных рядом лесу и лугу. Фоновый вид – рыжая полевка, субдоминант – малая лесная мышь (табл. 7). Всего отмечено 12 видов мелких млекопитающих, самыми редкими среди которых были малая белозубка (*Crocidura suaveolens*) и желтогорлая мышь.

В прилегающем к огородам лесу зарегистрирована высокая численность мелких млекопитающих и установлено обитание 17 видов (табл. 7). В более удаленном от поселка лесном массиве при одинаковом обилии зверьков отловлено 16 видов. А в лесу, удаленном на 50 км – 14. Везде доминировала рыжая полевка. Таким образом, в лесу, подверженном незначительному антропогенному воздействию, видовой состав мелких млекопитающих оказался более разнообразным, благодаря появлению в нем синантропных видов грызунов. Сходные данные были получены в лесах Московской области (Жигарев, 1993, 1999, 2004а,б, 2006)

На разнотравных лугах, расположенных сразу за садово-огородным поселком, зарегистрировано обитание 12 видов мелких млекопитающих при явном преобладании обыкновенной полевки (табл. 7).

Таким образом, напрашивается вывод, что среда сельского населенного пункта такого типа как садово-огородный поселок, созданного человеком, влияет на исходную природную фауну мелких млекопитающих более заметно, чем временное поселение человека в лесу. Этот поселок существует с 1982 г. и имеет отчетливо выраженную направленность хозяйственной деятельности человека. Руральное (сельское) преобразование исходных территорий (лес-опушка-луг) привело к изменению видового состава мелких млекопитающих. Увеличилось количество видов в связи с появлением ранее отсутствующих здесь синантропов. Изменилась структура населения зверьков за счет возрастания доли гемисинантропов (главным образом луговых) на фоне ее снижения у экзантропных видов грызунов и насекомоядных. В целом подобную «стадию развития фауны» мы предлагаем характеризовать как начальный этап формирования структуры населения мелких млекопитающих временных поселений человека, в которых уже имеется отчетливо выраженное направление хозяйственной деятельности людей.

7.2.3. Мелкие млекопитающие малообжитых деревень

В четырех малообжитых деревнях Верхневолжья, где работы велись с 1986 по 1990 гг., преобладали виды-двойники обыкновенной полевки. Различия в видовом со-

ставе зверьков между этими населенными пунктами невелики: в одной из деревень отсутствовала малая лесная мышь, в другой – желтогорлая мышь, а в третьей и четвертой присутствовали оба вида.

В жилых помещениях деревень численность зверьков невысока, отмечено восемь видов (табл. 8). Чаще остальных встречалась рыжая полевка. Обычна восточноевропейская полевка, редка серая крыса. Еще реже в домах отлавливали зверьков других видов. На территории, расположенной непосредственно вокруг домов, обнаружены те же виды мелких млекопитающих. Численность их здесь была несколько ниже. Чаще остальных отлавливали восточноевропейскую и рыжую полевок. Другие виды были редки (табл. 8). В хозяйственных постройках (сараях) доли восточноевропейской и рыжей полевок тоже оказались сопоставимыми.

Сравнительно высокая численность и самое большое количество видов зарегистрировано в огородах малообжитых деревень. Фон здесь составляли обыкновенная и восточноевропейская полевки и обыкновенная бурозубка (табл. 8).

Та же картина наблюдалась и в бурьянах. В полях, окружающих обследованные нами малообжитые деревни, отловлено 10 видов мелких млекопитающих при явном преобладании обыкновенной полевки (табл. 8). В лугах она содоминировала с обыкновенной бурозубкой. В лесах, прилегающих к деревням, удалось зарегистрировать обитание 14 видов, два из которых превалировали – рыжая полевка и обыкновенная бурозубка.

Все жилые дома деревень разделили на группы в зависимости от длительности проживания в них людей. В первую вошли постройки, где селяне находились в течение всего года, во вторую – дома, где люди жили только в теплое время года. По нашим данным, в домах, где человек проживает постоянно, численность зверьков оказалась ниже (табл. 9). Заметно реже в таких домах встречалась рыжая полевка, и отсутствовала обыкновенная бурозубка. В домах с временными жителями реже, чем в предыдущих, регистрировали заходы восточноевропейской полевки. Превалирующим видом становится рыжая полевка.

В зависимости от степени удаленности от естественных биотопов жилых домов выделено три группы. В первую вошли здания, расположенные в центре деревень. Во вторую – те, которые граничили с лугами. В третью – на границе деревни и леса. Для достоверности сравнения выбраны дома, не имеющие существенных архитектурных различий. Наиболее многочисленными были мелкие млекопитающие, обитающие в домах, расположенных рядом с лесными массивами (третья группа). Фон здесь составляли лесные виды: рыжая полевка и желтогорлая мышь. Внутри строений, стоящих рядом с лугами (вторая группа), численность зверьков тоже была сравнительно высокой, но здесь превалировали луговые виды (серые полевки). В домах, расположенных в центре деревни (первая группа), численность зверьков самая низкая. Явно преобладала восточноевропейская полевка.

Сараи различались обилием и видовым составом обитающих в них мелких млекопитающих в зависимости от характера использования этих построек. Там, где содержались сельскохозяйственные животные, отмечена более высокая численность зверьков, чем в сараях без домашних животных (табл. 10). Самой обильной в животноводческих помещениях оказалась серая крыса. Немного уступала ей по численности восточноевропейская полевка. Оба эти вида, скорее всего, привлекало наличие большого количества корма (комбикорм, сено, питательные смеси и т.д.). Здесь

Таблица 8. Видовой состав мелких млекопитающих на территориях малообжитых деревень и их окрестностей

Обилие в баллах	Биотоп							
	Дома	Территории вокруг домов	Сараи	Огороды	Бурьяны	Поля	Луга	Леса
	2	1	2	3	3	2	2	3
Серая крыса	+	+	+	+				
Домовая мышь	+	+	+					
Полевая мышь	+	+	+	+	+	+	+	
Малая лесная мышь	+	+	+	+	+	+	+	+
Желтогорлая мышь	+	+	+	+	+			+
Мышь-малютка				+	+	+	+	
Восточноевропейская полевка	*	*	*	*	*	+	+	+
Обыкновенная полевка			+	*	*	*	*	+
Полевка-экономка			+	+	+	+	+	+
Темная полевка				+	+	+		+
Водяная полевка				+	+			+
Рыжая полевка	**	+	*	+	+	+	+	**
Лесная мышовка				+				+
Обыкновенная бурозубка	+	+	+	*	*	+	*	**
Малая бурозубка				+				+
Малая белозубка				+	+		+	+
Кутора				+	+		+	+
Европейский крот				+	+	+	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

отсутствовала желтогорлая мышь. В сараях, не предназначенных для содержания сельскохозяйственных животных, отмечено преобладание рыжей полевки. Очень редко ловили серую крысу, отсутствовала домовая мышь (табл. 10). Эти местообита-

Таблица 9. Видовой состав мелких млекопитающих домов с разной длительностью проживания в них людей малообжитых деревень

	Тип домов	
	С постоянными жителями	С временными жителями
Обилие в баллах	1	2
Серая крыса	+	+
Домовая мышь	+	
Полевая мышь		+
Малая лесная мышь		+
Желтогорлая мышь	+	+
Восточноевропейская полевка	**	+
Рыжая полевка	+	**
Обыкновенная бурозубка		+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Таблица 10. Видовой состав мелких млекопитающих хозяйственных построек (сараев) малообжитых деревень

	Тип постройки	
	С сельскохозяйственными животными	Без сельскохозяйственных животных
Обилие в баллах	3	2
Серая крыса	**	+
Домовая мышь	+	
Полевая мышь	+	+
Малая лесная мышь	+	+
Желтогорлая мышь		+
Восточноевропейская полевка	**	+
Рыжая полевка	+	**
Обыкновенная бурозубка	+	+
Малая белозубка	+	

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

ния не были столь привлекательны для синантропных видов из-за отсутствия пищи. Рыжая полевка, скорее всего, находила для себя достаточное количество подходящих убежищ. Другие виды мелких млекопитающих крайне редко посещают хозяйственные постройки человека.

Малообжитая деревня – следующая стадия развития населенного пункта, в котором уже есть постоянное, хотя и немногочисленное, население людей. Это предполагает, что и влияние на исходную фауну мелких млекопитающих должно быть иным, чем во временных поселках (не имеющих и даже имеющих сельскую специфику). Поскольку малообжитые деревни, как правило, занимают сравнительно небольшие площади, а степень антропогенного воздействия на прилегающие к ним природные территории еще невелика, то и перестройка структуры коренной фауны зверьков не должна быть существенной. Именно это мы и наблюдали при изучении мелких млекопитающих таких деревень. С одной стороны в малообжитых сельских населенных пунктах обитают несвойственные для данных широт инвазийные синантропные виды. С другой стороны – здесь (даже в постройках человека) все еще велика доля коренного лесного экзоантропа – рыжей полевки. Кроме того, наличие сельских населенных пунктов, как правило, приводит к увеличению доли луговых видов. В данном случае – это восточноевропейская и менее склонная к обитанию на территориях, подверженных антропогенному воздействию, обыкновенная полевка. Это, по определению Н.В. Тупиковой с соавторами (2000), виды-агроценофилы. Другой луговой вид – полевая мышь – в малообжитых деревнях лесной зоны России уступает в обилии обоим видам полевок. Видимо, такой тип фауны следует считать «сопутствующим данной стадии развития населенного пункта» – небольшим постоянным поселениям человека с хорошо выраженным характером его хозяйственной деятельности. Основная направленность таких деревень – земледелие и стойловое животноводство.

7.2.4. Мелкие млекопитающие обжитых деревень

Из шести населенных пунктов данного типа более подробно обследованы две деревни. В целом в обжитых деревнях чаще встречались виды-двойники обыкновенной полевки (главным образом восточноевропейская полевка), обыкновенная бурозубка и полевая мышь (табл. 11). Вторыми по обилию оказались малая лесная и желтогорлая мыши. Настоящие синантропы – домовая мышь и серая крыса – преобладали только в постройках человека. Остальные виды мелких млекопитающих были редки.

В жилых постройках человека доминировала домовая мышь (табл. 11). Второе место по численности занимала восточноевропейская полевка, которую отлавливали, главным образом, в подвалах и подсобных нежилых помещениях. Обычна серая крыса. Реже заходили в дома лесные виды.

На территориях вокруг домов наблюдали сходную картину распределения видов (табл. 11). Аналогично и в хозяйственных постройках.

В огородах обжитых деревень отловлено самое большое количество видов – 17. Преобладала восточноевропейская полевка. Обычными были обыкновенная полевка и полевая мышь.

Самая высокая численность и богатый видовой состав были свойственны бурьянам данных населенных пунктов (табл. 11). Здесь доминируют полевая мышь и вос-

Таблица 11. Видовой состав мелких млекопитающих на территориях обжитых деревень и их окрестностей

	Биотоп							
	Дома	Территории вокруг домов	Сараи	Огороды	Бурьяны	Поля	Луга	Леса
Обилие в баллах	2	2	2	3	4	2	3	3
Серая крыса	+	+	**	+	+		+	+
Домовая мышь	**	+	+	+	+		+	
Полевая мышь	+	+	+	*	**	+	*	+
Малая лесная мышь	+	+	+	+	+	*	+	*
Желтоглая мышь	+	+	+	+	+	*	+	+
Мышь-малютка			+	+	+		+	
Восточноевропейская полевка	*	*	*	**	**	+	+	+
Обыкновенная полевка	+	+	+	*	*	*	*	+
Полевка-экономка				+	+		+	+
Темная полевка				+				+
Водяная полевка				+	+	+		
Рыжая полевка	+	+	+	+	+	+	+	**
Лесная мышовка								+
Обыкновенная бурозубка	+	+	+	+	*	+	**	**
Малая бурозубка				+	+		+	+
Средняя бурозубка						+	+	+
Малая белозубка				+	+		+	+
Кутора				+	+	+	+	+
Европейский крот				+	+	+	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

точноевропейская полевка. Второе место делят обыкновенная полевка и обыкновенная бурозубка. Серая крыса и малая лесная мышь – немногочисленны. Доля остальных видов незначительна.

Типичными видами мелких млекопитающих полей были обыкновенная полевка, полевая и малая лесная мыши. Прочие виды малочисленны и редки.

В лугах обнаружено 16 видов зверьков (табл. 11). Превалировала обыкновенная бурозубка, второе место по обилию делили полевая мышь, обыкновенная полевка. Обычны в луговых ценозах рыжая полевка и полевка-экономка (*Microtus oeconomus*). Остальные виды – редки.

В лесах, окружающих обжитые деревни, доминировали лесные виды зверьков – рыжая полевка и обыкновенная бурозубка (табл. 11). Вторая по встречаемости – малая лесная мышь. Редко отлавливали пашенную полевку и лесную мышовку. Еще реже – серую крысу.

Более подробный анализ населения зверьков жилых построек человека показал, что видовой состав и численность в домах с постоянно и временно проживающими людьми имели различия (табл. 12). Так же, как и в малообжитых деревнях, первую группу домов мелкие млекопитающие посещали реже. Здесь отсутствовала обыкновенная бурозубка. Фон составляли домовая мышь и восточноевропейская полевка. В постройках с временными жильцами превалировала восточноевропейская полевка.

Численность зверьков, обитающих в постройках с сельскохозяйственными животными, оказалась в два раза выше, чем в постройках, где скот не содержали (табл. 13). При этом в первом типе сараев среди отловленных мелких млекопитающих превалировала серая крыса. Обычна – восточноевропейская полевка. Не было зарегистрировано ни одного случая захода сюда рыжей полевки. В то время как в сараях, не предназначенных для содержания домашних животных, отловлено восемь видов зверьков, в числе которых была и рыжая полевка. Чаще прочих видов отлавливали восточноевропейскую полевку. Численность серой крысы здесь низка (табл. 13).

Таблица 12. Видовой состав мелких млекопитающих домов с разной длительностью проживания в них людей обжитых деревень

	Тип домов	
	С постоянными жителями	С временными жителями
Обилие в баллах	1	2
Серая крыса	+	+
Домовая мышь	*	+
Полевая мышь	+	+
Малая лесная мышь	+	+
Восточноевропейская полевка	*	*
Рыжая полевка	+	+
Обыкновенная бурозубка		+
Малая белозубка	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Таблица 13. Видовой состав мелких млекопитающих хозяйственных построек (сараяв) обжитых деревень

	Тип постройки	
	С сельско-хозяйственными животными	Без сельско-хозяйственных животных
Обилие в баллах	2	1
Серая крыса	**	+
Домовая мышь	+	+
Полевая мышь	+	+
Малая лесная мышь	+	+
Восточноевропейская полевка	*	*
Рыжая полевка		+
Обыкновенная бурозубка	+	+
Малая белозубка	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Обжитая деревня – следующая стадия развития постоянно функционирующего сельского населенного пункта, в котором антропогенное воздействие на окружающую среду более ощутимо, чем в малообжитой деревне. Поэтому и преобразование исходной фауны на этих руральных территориях значительно заметнее. Прежде всего, это касается возрастания доли синантропных видов зверьков не только в постройках человека, но и на прилегающих к ним незастроенных участках (в безморозные сезоны года). Усиление рурализации ландшафтов лесной зоны средней полосы России приводит к еще большему увеличению доли луговых видов. Они (восточноевропейская и обыкновенная полевки, полевая мышь) превалируют практически во всех типах местообитаний (кроме построек человека). Доля лесных видов невелика. Такую структуру сообществ мелких млекопитающих мы называем руральным типом, сопутствующим населенным пунктам, сравнительно крупным по площади, постоянно заселенным людьми, интенсивно занимающимися сельским хозяйством (главным образом земледелием).

7.2.5. Мелкие млекопитающие поселков городского типа

Численность зверьков на территории поселков городского типа была значительно ниже, чем в окружающих естественных биотопах. Непосредственно в самих населенных пунктах, а также и в прилегающих к ним агроценозах преобладала полевая мышь. Обычна – серая крыса (табл. 14). Доля лесных видов мала.

В жилых домах поселков отловлено семь видов зверьков, их численность невысока. Превалировали серая крыса и домовая мышь (табл. 14). Реже в помещения заходили полевая мышь и восточноевропейская полевка.

Вокруг домов встречались шесть видов мелких млекопитающих. Доминанты те же, что и в домах. Во всех хозяйственных постройках (сараях) также доминировала серая крыса.

Таблица 14. Видовой состав мелких млекопитающих на территориях поселков городского типа и их окрестностей

	Биотоп														
	Дома	Территории вокруг домов	Сараи	Газоны	Скверы	Пустыри	Свалки	Кустарники	Кладбища	Парки	Огороды	Бурьяны	Поля	Луга	Леса
Обилие в баллах	1	1	2	1	2	2	2	2	3	3	3	4	2	3	4
Серая крыса	*	*	**		+		*	+	+	+	+	+			+
Домовая мышь	*	*	+	+	+		+		+	+	+	+			
Полевая мышь	+	+	+	*	*	*	*	+	**	**	*	**	*	*	*
Малая лесная мышь	+	+	+		+	+	+	*	+	+	+	+	+	+	**
Желтогорлая мышь			+						+	+	+	+			+
Мышь-малютка			+								+			+	+
Восточно-европейская полевка	+	*	*	+	+	+	+	+	+	+	**	*	+	+	+
Обыкновенная полевка									+		*	+	*	*	+
Полевка-экономка											+	+	+	+	+
Рыжая полевка			+					+	+	+	+	+	+	+	*

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

На газонах поселков зарегистрировано обитание всего трех видов зверьков, на пустырях – пяти, а в скверах – шести. Везде фоновым видом оказалась полевая мышь. На свалках она содоминировала с серой крысой (табл. 14). В зарослях кустарников

среди шести обнаруженных видов наиболее обычной была малая лесная мышь, которая на кладбищах явно уступала в обилии полевой. Особенно многочисленна полевая мышь была в городских парках. В огородах поселков городского типа численность мелких млекопитающих сравнительно высока, количество видов больше, чем в предыдущих местообитаниях. Здесь преобладала восточноевропейская полевка (табл. 14). Далее следовали обыкновенная полевка и полевая мышь. В пределах данных населенных пунктов самая высокая численность зверьков отмечена в местообитаниях с рудеральным типом растительности, где зарегистрировано 15 видов. В бурьянах абсолютно доминировала полевая мышь, на долю которой приходилось более 80% от общего населения мелких млекопитающих. Обычны восточноевропейская полевка и малая лесная мышь. Численность зверьков в прилегающих к поселкам агроценозах была довольно низкой. Фон составляли обыкновенная полевка и полевая мышь (табл. 14). Реже отлавливали восточноевропейскую полевку и малую лесную мышь. Численность мелких млекопитающих на лугах выше, чем в полях. Фоновые виды те же. Остальные – немногочисленны. Опушки прилегающих к населенному пункту смешанных лесов характеризовались большим разнообразием видов и высокой численностью мелких млекопитающих. Эти местообитания представляют собой экотоны между лесными массивами и лугами и включают большое количество бурьянниковых растений. Видом-доминантом являлась малая лесная мышь (табл. 14). Обычны полевая мышь, рыжая полевка и обыкновенная бурозубка.

При более детальном анализе удалось установить некоторые отличия видового состава мелких млекопитающих в зависимости от типа построек. Так, в деревянных одноэтажных домах поселков городского типа отмечено большее количество видов, численность зверьков была выше, чем во всех других зданиях (табл. 15). Преобладающий вид – серая крыса, вторая по встречаемости – домовая мышь. Регулярно регистрировали заходы в помещения этого типа полевой мыши и восточноевропейской полевки. Незначительную долю в выловах составляли малая лесная мышь, малая белозубка и обыкновенная бурозубка.

В одноэтажных кирпичных домах зарегистрировано всего четыре вида, численность зверьков – низкая (табл. 15). Фон составляли серая крыса и домовая мышь. Практически аналогичная картина наблюдалась и в многоэтажных кирпичных (и блочных) жилых домах поселков. Установлено всего одно отличие в видовом составе зверьков, обитающих в зданиях этого типа, от одноэтажных кирпичных построек. В многоэтажных строениях не удалось отловить малую белозубку.

Сравнительный анализ населения зверьков в хозяйственных строениях выявил, что в животноводческих постройках поселков численность мелких млекопитающих в несколько раз выше, чем в сараях, где содержался инвентарь и сельхозпродукты (табл. 16). В сараях с домашними животными отловлено девять видов грызунов и насекомых. Абсолютный доминант таких построек – серая крыса, обычна домовая мышь, остальные немногочисленны и редки. В сараях, в которых не содержали сельскохозяйственных животных, зарегистрированы заходы шести видов мелких млекопитающих (табл. 16).

В целом структура населения мелких млекопитающих поселка городского типа существенно отличается от таковой не только в малообжитой, но и в обжитой деревнях. Прежде всего, обилием синантропов. Кроме того, в поселках преобладали гемиси-

Таблица 15. Видовой состав мелких млекопитающих разных типов домов поселков городского типа

	Тип домов		
	Одноэтажные деревянные	Одноэтажные кирпичные	Многоэтажные кирпичные и блочные
Обилие в баллах	2	1	1
Серая крыса	**	*	**
Домовая мышь	*	*	*
Полевая мышь	+	+	+
Малая лесная мышь	+		
Восточноевропейская полевка	+		
Обыкновенная бурозубка	+		
Малая белозубка	+	+	

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Таблица 16. Видовой состав мелких млекопитающих хозяйственных построек (сараяв) поселков городского типа

	Тип постройки	
	С сельскохозяйственными животными	Без сельскохозяйственных животных
Обилие в баллах	3	1
Серая крыса	**	+
Домовая мышь	*	+
Полевая мышь	+	+
Малая лесная мышь	+	+
Мышь-малютка	+	
Восточноевропейская полевка	+	+
Рыжая полевка	+	
Обыкновенная бурозубка	+	+
Малая белозубка	+	

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

нантропы, главным образом полевая мышь. Доля экзоантропов (особенно лесных) была еще меньше, чем в деревнях (даже хорошо обжитых). Степень антропогенного воздействия (преобразование ландшафта, рекреационная нагрузка и прочее) на окружаю-

щую среду данных типов руральных поселений по сравнению с деревнями выше. Все это не могло не сказаться на фауне зверьков, обитающих на территориях внутри и вокруг поселков городского типа. Произошли весьма существенные перестройки структуры населения мелких млекопитающих. Можно сказать, что здесь процессы рурализации постепенно заменяются процессами урбанизации. А фауну зверьков данного этапа формирования населенного пункта» следует отнести к «промежуточному, или переходному типу от типично сельской к городской».

7.2.6. Мелкие млекопитающие зверофермы

Особый интерес представляет исследование видового состава и численности диких мелких млекопитающих, вселяющихся из природных ценозов на территории звероферм.

С 1988 по 1992 гг. была обследована звероферма с прилегающими территориями и здание кролиководческого комплекса (Тихонов, Тихонова, 1994).

В четырехэтажном кролиководческом комплексе на протяжении всех сезонов года поддерживалась определенная температура и влажность воздуха. Имелись специальные помещения для хранения корма (в основном комбикорма и сена). Здесь отловы грызунов велись на всех четырех этажах в каждом животноводческом отсеке (всего их шестнадцать).

Абсолютным доминантом в здании оказалась восточноевропейская полевка (табл. 17). Она обитала в основном на четвертом этаже, редко перемещаясь на третий. Серая крыса здесь не так многочисленна, как другие виды, и встречалась, главным образом, на первом и втором этажах здания. Более обычная домовая мышь равномерно распределялась по всем этажам. По нашим данным, полевая мышь выше первого этажа не поднималась.

На газонах, окружающих кролиководческую ферму, численность зверьков была примерно такой же, как в помещении. Отмечено четыре вида. Самые многочисленные – восточноевропейская полевка и полевая мышь. Домовая мышь и обыкновенная бурозубка – единичны.

Бурьяны хозяйственной территории фермы занимают большую площадь (меньшая часть занята постройками и дорогами). Высокие заросли, состоящие из разных видов полыни, лебеды, злаков, крапивы и других рудеральных растений, не скашиваются в течение всего года. Здесь же при высокой численности отмечено и большое количество видов мелких млекопитающих (табл. 17). Наиболее массовой в этих рудеральных сообществах была полевая мышь (до 70% от общего числа). К обычным видам можно отнести серую крысу и восточноевропейскую полевку. Остальные виды – малочисленны.

Бурьяны животноводческой части расположены на периферии зверофермы. Они окружают норковые и песцовые шеды. Это густые высокие заросли крапивы, лебеды, полыни и разнообразных злаков. Почва под ними более влажная и удобрена пометом зверей и остатками мясной пасты. В бурьянах зарегистрирована самая высокая численность мелких млекопитающих при абсолютном преобладании полевой мыши, которая составляла около 90% от общего числа видов.

На опушке леса, прилегающего к звероферме, численность зверьков очень высока (табл. 17). Доминант – полевая мышь (около 60% в выловах). Вторая по обилию обыкновенная бурозубка, третья – рыжая полевка. Обычны восточноевропейская полевка, малая лесная мышь, серая крыса, полевка-экономка.

Таблица 17. Видовой состав мелких млекопитающих зверофермы на территории поселка городского типа (Старое-Мелково, Тверская обл.)

	Биотоп				
	Здания	Газоны	Бурьяны хозяйственной части	Бурьяны животноводческой части	Оушка леса рядом с фермой
Обилие в баллах	3	3	4	5	5
Серая крыса	*		**	*	*
Домовая мышь	*	*	*	*	
Полевая мышь	*	**	***	***	***
Малая лесная мышь				*	*
Восточно-европейская полевка	***	***	**	**	*
Полевка-экономка			*		*
Водяная полевка			*		
Рыжая полевка			*	*	**
Обыкновенная бурозубка	*	*	*	*	**
Обыкновенная кутора			*		*

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Мы рассматриваем звероферму не в качестве одной из разновидностей сельского населенного пункта, а как один из типов животноводческих объектов, заметно влияющих на структуру населения мелких млекопитающих, расположенного рядом с поселением людей. Наиболее подходящим он оказался для гемисинантропа – полевой мыши. Здесь были созданы благоприятные условия для ее жизнедеятельности: возникли оптимальные местообитания (густые и высокие бурьяны), и появилась дополнительная и весьма калорийная пищевая база (остатки кормов сельскохозяйственных животных). Сходную картину ранее наблюдали и вокруг животноводческих объектов других типов (Вахрушев, 1988; Тихонова, 1990а; Тихонов и др., 1992).

7.3. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих сельских населенных пунктов

Как видно из вышесказанного, антропогенная трансформация биотопов в сельских населенных пунктах оказывает значительное влияние и на видовой состав, и на обилие мелких млекопитающих, обитающих на этих территориях. Поэтому сравнение фаун помогает установить, насколько экологически близки условия рассматриваемых биотопов, и высказать предположение о том, в каком направлении будут происходить изменения структуры населения коренных природных ценозов в результате хозяйственной деятельности человека, в данном случае связанной с возникновением и функционированием разных типов населенных пунктов.

С помощью политететического объединительного метода кластерного анализа – евклидова расстояния (см. главу 4) сравним сформировавшиеся фауны мелких млекопитающих на территориях населенных пунктов, начиная с временного поселения человека в коренном хвойном лесу.

Наибольшее сходство видового состава и численности зверьков установлено между лесом и прилегающими к нему зарослями бурьянов (рис.11). Довольно близким оказалось население мелких млекопитающих небольших луговых участков турбазы и территорий вокруг домов. Менее сходны видовой состав и обилие зверьков, обитающих в домах.

Анализ фауны мелких млекопитающих садово-огородного поселка выявил, что в наиболее близкую группу объединились населения зверьков огородов и расположенных на них хозяйственных построек (рис. 12). Другая сходная группа – дома и окружающие их территории. К этим двум образовавшимся объединениям ближе оказались луга, а далее всего отстояли лесные ценозы, которые входили в отдельную группу.

Фауны мелких млекопитающих малообжитой деревни по сходству объединились следующим образом: в первую более близкую группу вошли огороды и бурьяны, к ним на несколько большем удалении присоединились луга и поля (рис. 13). Сходным оказалось население зверьков в сельских домах и на территориях, прилегающих к ним. Хозяйственные постройки (сарай) занимали в кластере промежуточное положение между этими двумя образовавшимися группировками. В целом же все перечис-

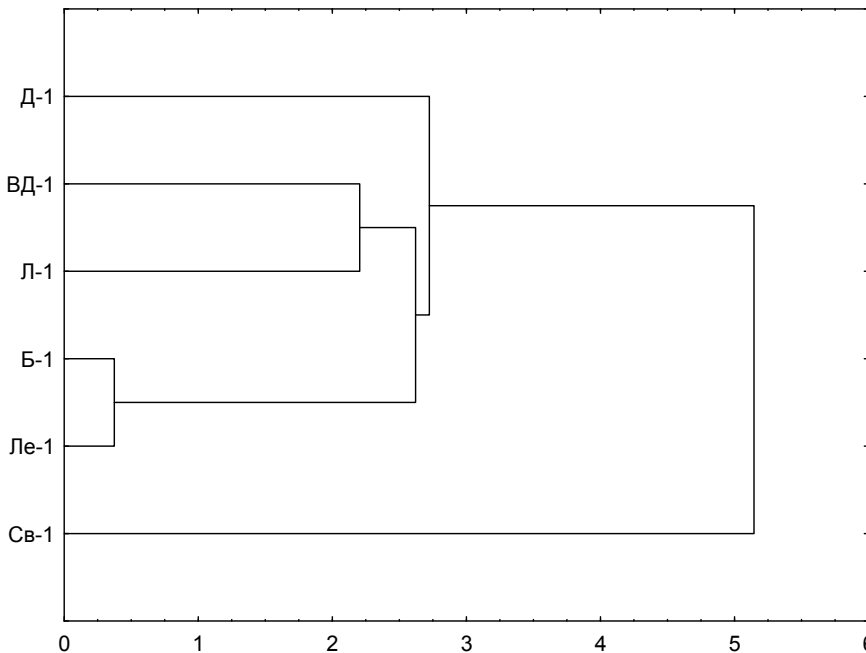


Рис. 11. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на территории турбазы.
Обозначения: Д-1 – дома, ВД-1 – вокруг домов, Л-1 – луга, Б-1 – бурьяны, Ле-1 – леса, Св-1 – свалки.

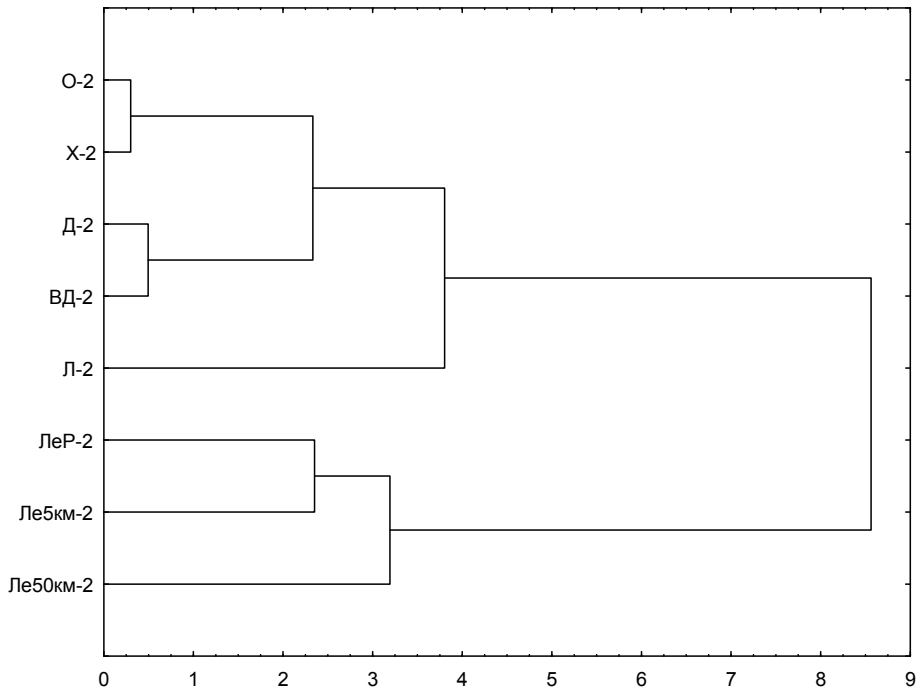


Рис. 12. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих местообитаний на территории садово-огородного поселка.

Обозначения: О-2 – огороды, Х-2 – хозяйственные постройки, Д-2 – дома, ВД-2 – вокруг домов, Л-2 – луга, ЛеР-2 – лес рядом, Ле5км-2 – лес в 5 км, Ле50км-2 – лес в 50 км.

ленные биотопы были близки по видовому составу и обилию обитающих в них зверьков и образовывали общую группу, которую можно условно обозначить как «фауна мелких млекопитающих малообжитой деревни». Фауна коренного сообщества – леса отстояла от данной группы на значительном удалении. Это позволяет нам предположить, что среда данного населенного пункта, созданная человеком, оказала влияние на структуру сообществ мелких млекопитающих, обитающих непосредственно на территории малообжитой деревни, но пока еще слабо затронула исходную фауну окружающих лесов.

В обжитой деревне наиболее сходными оказались населения мелких млекопитающих домов и территорий вокруг них (рис. 14). Близки к ним были и сараи. Далее в эту группу в следующей очередности по сходству видового состава и обилия зверьков вошли поля, луга и огороды. Все они и составляют так называемую «фауну обжитой деревни», значительно отстоящую от фауны коренных лесов, окружающих данный тип сельского населенного пункта. Промежуточное положение в кластере занимало население мелких млекопитающих бурьянов, встречающихся, главным образом, на окраинах населенного пункта. Мы видим, что и в случае с обжитой деревней хозяйственная деятельность человека преобразовала видовой состав мелких млекопитающих на территориях, непосредственно занятых самим населенным пунктом, и мало изменила «коренную фауну зверьков», обитающих в расположенных за деревней лесах.

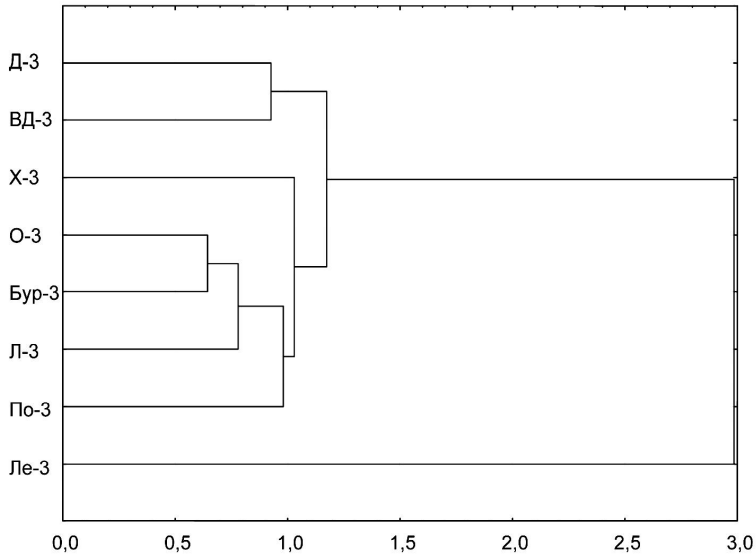


Рис. 13. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на территории малообжитой деревни.

Обозначения: Д-3 – дома, ВД-3 – вокруг домов, Х-3 – хозяйственные постройки, О-3 – огороды, Бур-3 – бурьяны, Л-3 – луга, По-3 – поля, Ле-3 – леса.

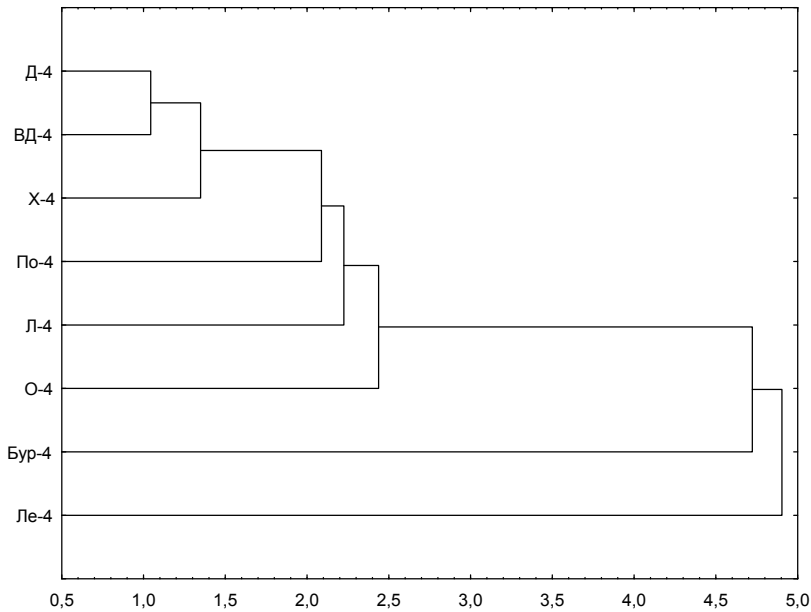


Рис. 14. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на территории обжитой деревни.

Обозначения: Д-4 – дома, ВД-4 – вокруг домов, Х-4 – хозяйственные постройки, О-4 – огороды, Бур-4 – бурьяны, Л-4 – луга, По-4 – поля, Ле-4 – леса.

Структура кластерных объединений фаун мелких млекопитающих биотопов поселка городского типа оказалась более разнообразной и сложной, чем во всех предыдущих типах сельских населенных пунктов. Здесь выделяются несколько подгрупп с разными уровнями сходства. Наиболее близким оказалось население зверьков газонов и пустырей (рис. 15). Сюда же, но при меньшем уровне сходства, вошли скверы и прилегающие к поселку поля. Другая обособленная группа представлена парами: дома-территории вокруг них, сараи и свалки. Все эти биотопы, образно говоря, составили «ядро фауны мелких млекопитающих поселка городского типа», к которому на разном удалении присоединились фауны расположенных на окраинах населенного пункта биотопов: кладбищ, лугов, кустарников, парков и бурьянов. Большую дистанцию в кластере от них имели огороды. Возможно, это объясняется тем, что данный тип местообитаний в основном расположен вне поселка, от которого его отделяли обширные заросли рудеральной растительности. По-видимому, на структуре населения мелких млекопитающих сказывалась территориальная близость лесов и экологические особенности самих биотопов, сочетающих в себе элементы древесно-кустарниковых ценозов (садов), типичных огородов и рудеральных сообществ (бурьянов).

Как и в предыдущих населенных пунктах, леса занимали в кластере самое обособленное положение (рис. 15).

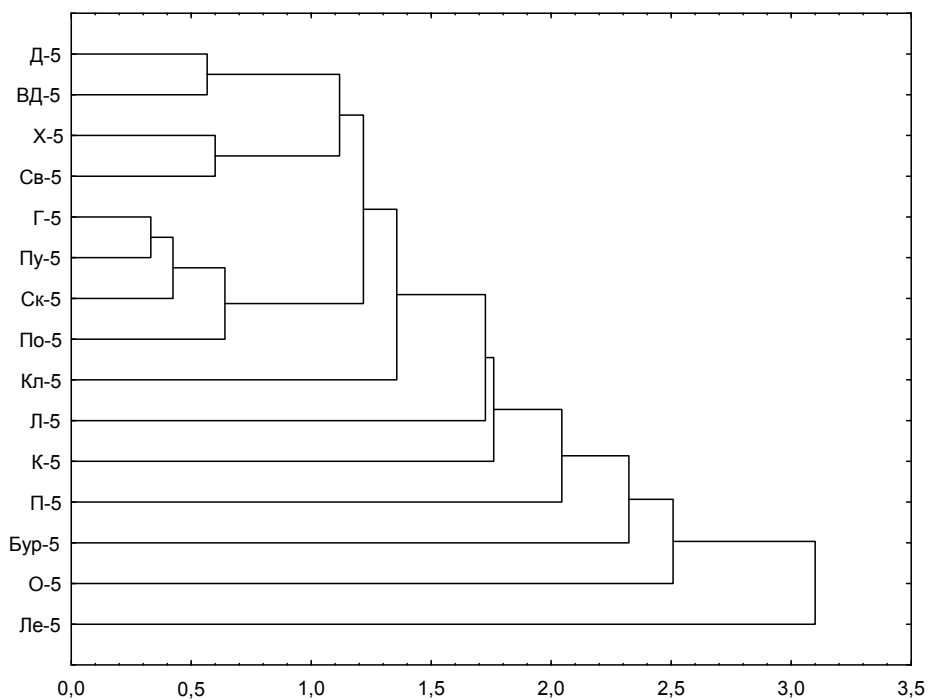


Рис. 15. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на территории поселка городского типа.

Обозначения: Д-5 – дома, ВД-5 – вокруг домов, Х-5 – хозяйственные постройки, Св-5 – свалки, Г-5 – газоны, Пу-5 – пустыри, Ск-5 – скверы, Кл-5 – кладбище, О-5 – огороды, Бур-5 – бурьяны, Л-5 – луга, К-5 – кустарники, П-5 – парк, По-5 – поля, Ле-5 – леса.

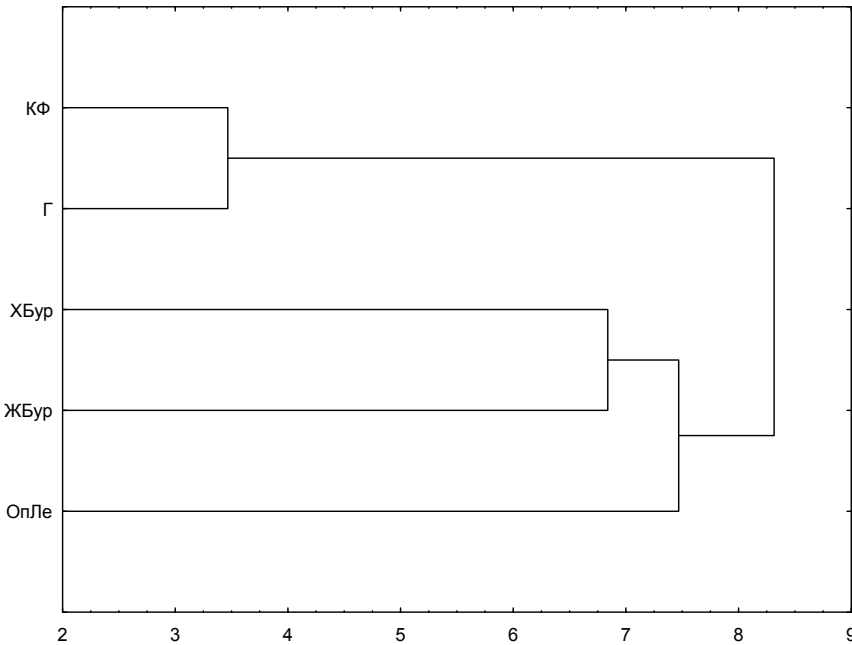


Рис. 16. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на территории зверофермы.

Обозначения: КФ – здание кролиководческого комплекса, Г – газоны вокруг, ХБур – бурьяны хозяйственной части, ЖБур – бурьяны животноводческой части, ОпЛе – опушки леса.

Биотопы зверофермы по сходству фаун и обилию мелких млекопитающих расположились в кластере следующим образом: наиболее близки по этим параметрам оказались здание кролиководческого комплекса и окружающие его газоны (рис. 16). В другую и менее сходную группу объединились бурьяны хозяйственной и животноводческой части зверофермы, еще далее от них отстояли опушки прилегающего к звероферме леса.

Видовой состав мелких млекопитающих сельских населенных пунктов во многом зависел от специфики самого населенного пункта и особенностей окружающих его биотопов. Временные поселения человека и поселки с сезонной антропогенной нагрузкой характеризовались преобладанием экзоантропных видов, присущих окружающим природным ценозам. Доля гемисинантропов и особенно синантропов невелика. В малообжитых деревнях все еще много лесных видов, но уже начинает возрастать количество луговых видов (главным образом гемисинантропов) и грызунов-синантропов. В обжитых деревнях доли экзоантропов и гемисинантропов сопоставимы. В сельских поселках городского типа лесные экзоантропные виды явно уступают луговым гемисинантропным. Здесь уже велика доля синантропных видов.

Главная особенность биотопического распределения мелких млекопитающих заключалась в том, что в жилых домах и на прилегающих к ним незастроенных территориях отмечено самое малое количество видов. Наибольшим оно оказалось в местобитаниях с умеренным антропогенным воздействием или в биотопах экотонального типа.

Таким образом, сельские населенные пункты по обилию и составу видов мелких млекопитающих, обитающих в них, неоднородны. По этим признакам отчетливо прослеживается некий «эволюционный ряд», характеризующий стадии перехода от одного типа руральной фауны к другому, в зависимости от степени и вида антропогенной нагрузки, оказываемой каждым поселком на окружающую территорию.

Данный этап сравнительного анализа структуры населения мелких млекопитающих на рурально преобразованных территориях был начальным в наших исследованиях. В дальнейшем проведено более детальное исследование сообществ зверьков с учетом их экологических особенностей и адаптивных возможностей. Этому посвящена следующая глава данной книги.

Глава 8

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕЛЬСКИХ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ И НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОНОВЫХ ВИДОВ

Видовой состав и обилие грызунов и насекомоядных и их биотопическое распределение в сельских населенных пунктах, рассмотренные в предыдущей главе, дают лишь общее представление о населении мелких млекопитающих, но не могут в полной мере охарактеризовать структуру их сообществ. Но если мы хотим знать много больше о сообществе, а не только о его видовом составе, требуется более подробное и адекватное описание его структуры (Наумов, 1963; Уиттекер, 1980; Джиллер, 1988; Hariolas, Tulapurkar, 2007). Такой анализ необходим, не только чтобы понять, каким образом организовано сообщество – эта живая система, взаимодействующих между собой видовых популяций (Ульямсон, 1975; Уиттекер, 1980; Одум, 1991; Бигон и др., 1996), но и определить значимость того или иного вида, оценить перспективы его выживания в данных условиях, установить в каком направлении будут происходить изменения при преобразовании среды, например антропогенном (Коли, 1979; Пианка, 1981; Шилова, 1987, 1990; Джиллер, 1988; Клауснитцер, 1990; Mac Arthur, Wilson, 1967; Keve, 1983). Поэтому для более детального сравнительного анализа в нашей работе были использованы следующие показатели, характеризующие структуру и состояние многовидового сообщества: соотношение долей видов, имеющих разную склонность к синантропии, показатель видового разнообразия и урбанистический градиент, позволяющий выявить степень антропогенной трансформации природных ценозов.

8.1. Структура сообществ мелких млекопитающих населенных пунктов

На территории временного поселения людей был отловлен только один синантропный вид – серая крыса. На свалке, в жилых домах и на территориях вокруг них доля этого синантропа оказалась выше, чем у экзоантропов (рис. 17). Очень мала она на открытых луговых участках. В бурьянах и лесах абсолютно доминировали экзоантропные виды.

Следовательно, такое антропогенное воздействие и подобное преобразование сравнительно небольшой территории, расположенной среди коренных лесных ценозов, не могут оказать существенного влияния на окружающую среду. Интродукция синантропных видов в этих условиях носит весьма ограниченный фрагментарный характер, поскольку синантроп – серая крыса могла обитать только в биотопах антропогенного происхождения, да и то временно (пока на турбазе жили люди). Во все другие типы биотопов заходы данного вида единичны и, скорее всего, носили случайный характер.

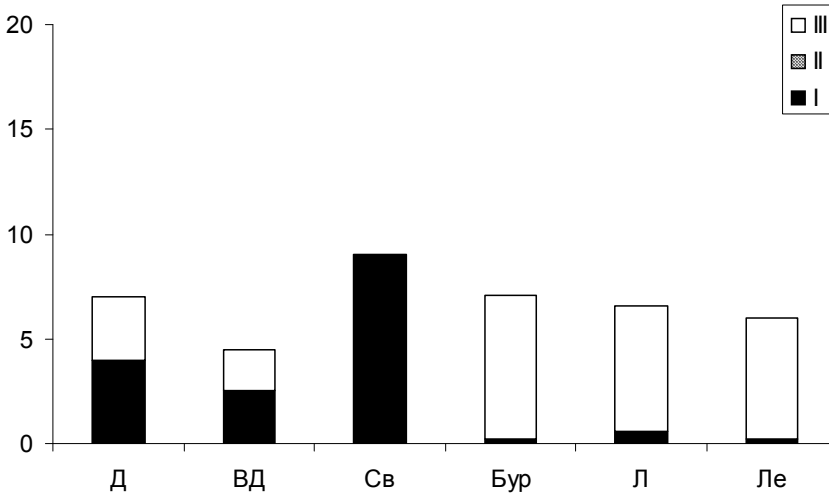


Рис. 17. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории временного поселения человека.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – биотопы
 Обозначения: Д – дома, ВД – вокруг домов, Св – свалка, Бур – бурьяны, Л – луговые участки, Ле – лес; I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы

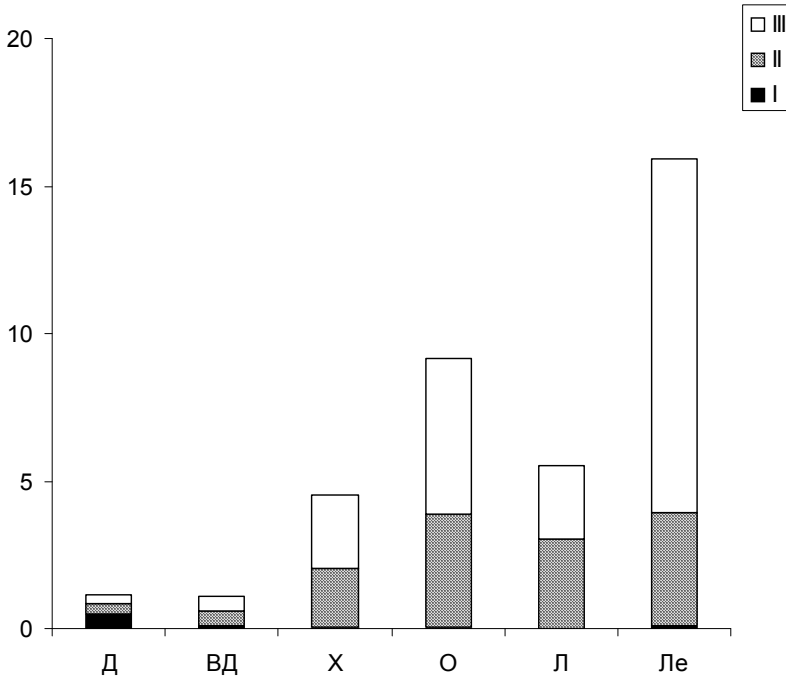


Рис. 18. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории садово-огородного участка.

Обозначения: Д – дома, ВД – вокруг домов, Х – хозяйственные постройки, О – огороды, Л – луговые участки, Ле – лес; I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

В садово-огородном поселке доля синантропов, представленных здесь тремя видами (домовой мышью, серой и черной крысами) мала (рис. 18). Встречались они, главным образом, в постройках и на территориях, прилегающих к ним. На лугах, окружающих поселок, довольно велика доля луговых гемисинантропов, а также в огородах, где явно преобладали экзоантропные виды. В расположенном рядом с садово-огородным поселком лесу долевого вклад в население мелких млекопитающих экологически ограниченных синантропов в несколько раз меньший, чем у коренных экзоантропных видов.

В сообществах мелких млекопитающих, обитающих на территории малообжитой деревни, доля синантропных видов выше, чем в предыдущем типе сельского населенного пункта. Здесь они распространены в жилых и хозяйственных постройках человека и вокруг них. Сравнительно много синантропов отлавливали в бурьянах, где их доля вполне сопоставима с гемисинантропами (рис. 19). В большинстве типов местообитаний малообжитой деревни доминирующей группой в сообществах являются экзоантропы, особенно велика их доля в лесах, прилегающих к населенному пункту.

В обжитых деревнях соотношение видов, имеющих разную склонность к синантропии, иное. В отличие от малообжитой деревни в ней синантропы не просто присутствуют, а уже явно преобладают во всех типах деревенских построек и на территориях вокруг них (рис. 19, 20). Но при этом в других типах биотопов их доля незначительна. На первое место по долевого вкладу в общее население мелких млекопитающих в бурьянах и огородах выходят луговые гемисинантропы. В полях их доля сопоставима с экзоантропными видами, которые явно преобладают на лугах и в окружающих населенный пункт лесах (рис. 20).

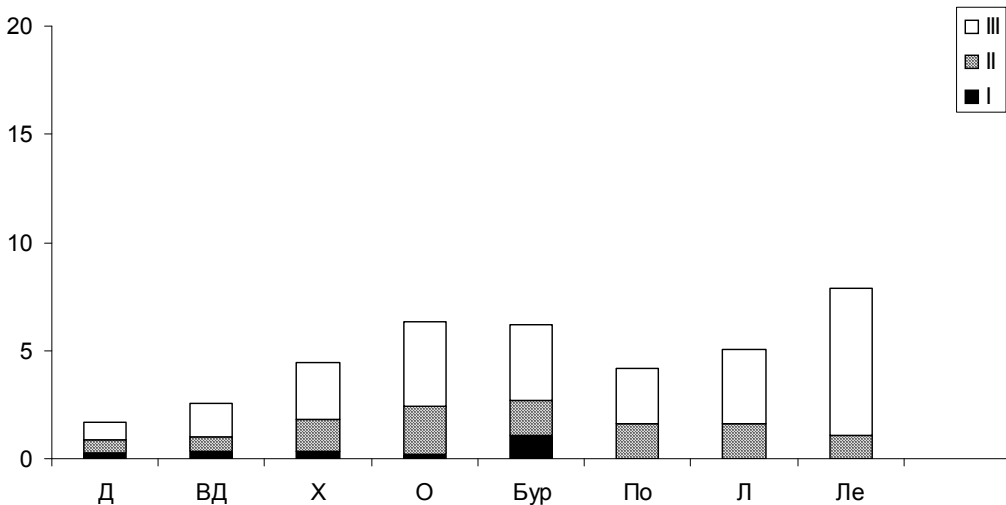


Рис. 19. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории малообжитой деревни.

Обозначения: Д – дома, ВД – вокруг домов, Х – хозяйственные постройки, О – огороды, Бур – бурьяны, По – поля, Л – луга, Ле – лес; I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

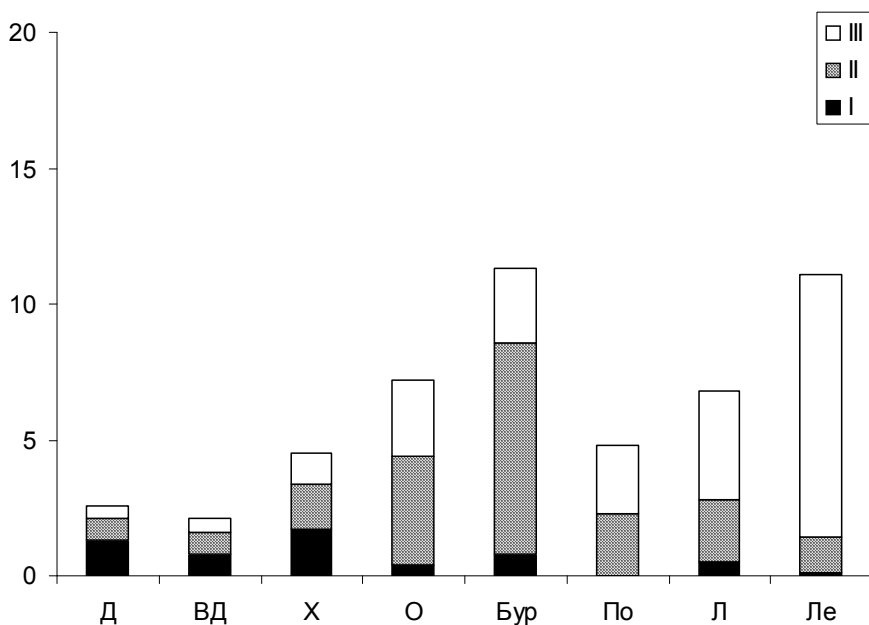


Рис. 20. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории обжитой деревни.

Обозначения: Д – дома, ВД – вокруг домов, Х – хозяйственные постройки, О – огороды, Бур – бурьяны, По – поля, Л – луга, Ле – лес; I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

Еще большие перестройки в структуре сообществ мелких млекопитающих происходят на территории сельского поселка городского типа: на фоне продолжающегося возрастания доли настоящих синантропов абсолютными доминантами подавляющего большинства биотопов становятся гемисинантропные виды (рис. 21). Синантропы значительно превалируют во всех типах построек и на территориях вокруг них. На свалках поселка их доля сопоставима с таковой у гемисинантропов, которые являются доминантами в бурьянах, полях, зарослях кустарников, огородах, парках, скверах и на кладбищах. Присутствие в биотопах поселка экзоантропов (особенно лесных видов) – явление более редкое, чем во всех рассмотренных выше сельских населенных пунктах (рис. 17–21). В этом поселок городского типа оказался ближе к малым городам, чем к деревням.

Итак, по соотношению долей видов, имеющих разную склонность к синантропии, по характеру их биотопического распределения и продолжительности их встречаемости на территории сельского населенного пункта уже можно составить предварительное представление о степени рурального преобразования исходного природного ландшафта (Баруш, 1980; Тихонов и др., 1992, 2002, 2008б; Шилова, Калинин, 1994; Tischler, 1973; Tunur et al., 2005)

Другим показателем при изучении изменения структуры сообществ в зависимости от степени антропогенного воздействия может служить биоразнообразие животных (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Истомин, 1988; Одум, 1991; Тихонова и др., 2003а,б; Жигарев, 2004б; Богомолов и др., 2008; Haeseler, 1972; Povolny, Sustek, 1982; Mazancscount et al., 2008). Анализ видового разнообразия сообществ мелких млекопи-

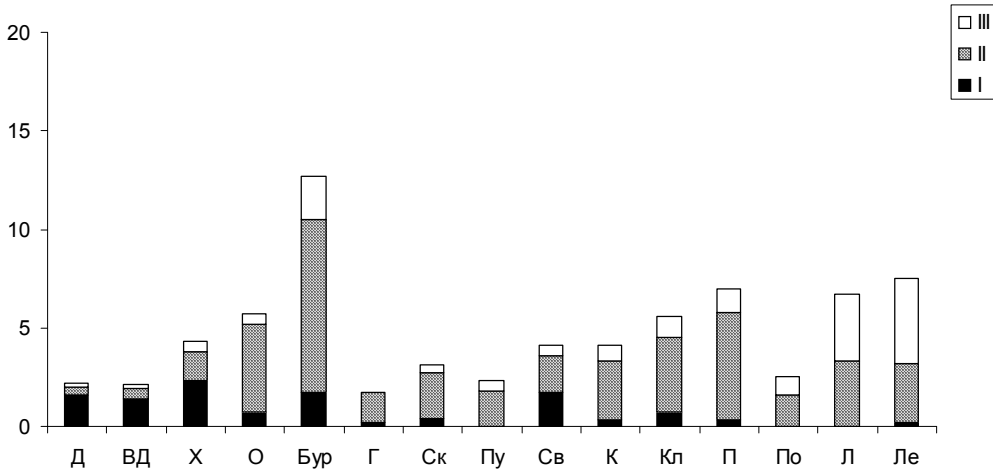


Рис. 21. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории поселка городского типа.

Обозначения :Д – дома, ВД – вокруг домов, Х – хозяйственные постройки, О – огороды, Бур – бурьяны, Г – газоны, Ск – скверы, Св – свалки, К – кустарники, Кл – кладбища, П – парки, По – поля, Л – луга, Ле – лес; I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

тающих, зависящего от количества и обилия видов, и наличия доминантов, показал, что кроме определенных присущих каждому населенному пункту различий выявляются и общие закономерности.

Большинству биотопов временного поселения людей, расположенного в лесу, при- сущее низкое разнообразие обитающих в них зверьков (рис. 22). По-видимому, харак- тер антропогенного воздействия на среду оказался таков, что не способствовал увели- чению видового разнообразия. Сходную картину наблюдали на территории Верхне- волжской провинции и другие исследователи (Повалишина и др., 1968; Истомин, 1988, 1994).

В садово-огородном поселке самые низкие показатели разнообразия мелких мле- копитающих выявлены для жилых домов, а самыми высокими они оказались в бли- жайшем лесу, подверженному умеренному антропогенному воздействию (см. рис. 22). Примерно таким же оно оказалось и на огородах.

Постройки человека малообжитой деревни, как и во всех предыдущих типах на- селенных пунктов, характеризовались сравнительно низким видовым разнообразием, а самым высоким оно оказалось в сообществах мелких млекопитающих огоро- дов. В бурьянах и лесах, прилегающих к деревне, оно было примерно одинаковым (см. рис. 22).

В жилых домах обжитой деревни и на территориях вокруг них зарегистрировано самое низкое видовое разнообразие зверьков, а самое высокое – в бурьянах, затем в порядке убывания: в огородах и лесах (см. рис. 22). Следовательно, можно предпо- ложить, что в данном случае антропогенное воздействие и возникновение новых типов местообитаний способствовали увеличению видового разнообразия сообществ мел- ких млекопитающих – обитателей этого типа сельского населенного пункта.

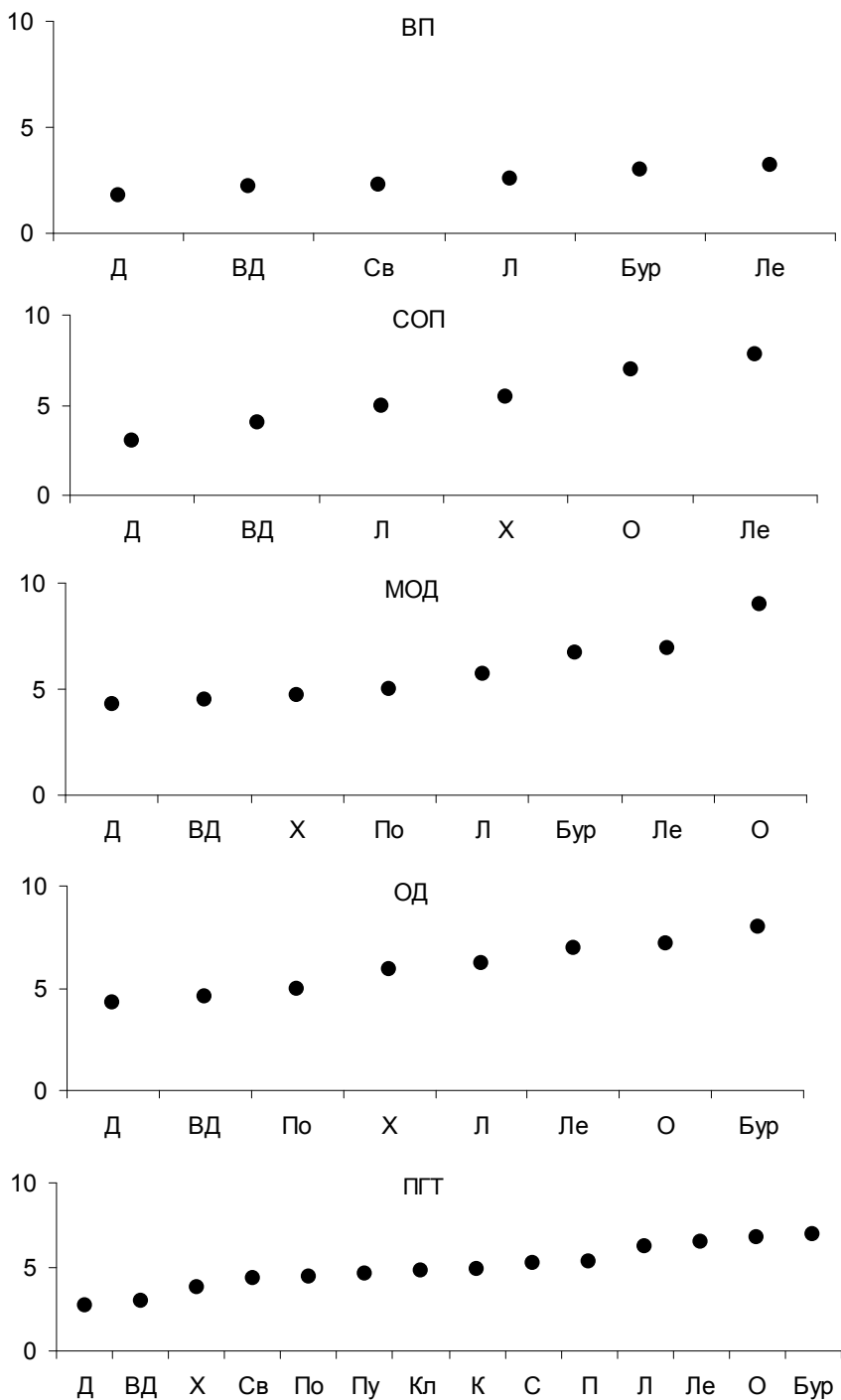


Рис. 22. Видовое разнообразие мелких млекопитающих разных населенных пунктов. Ось ординат – показатели коэффициента видового разнообразия (d), ось абсцисс – биотопы. Обозначения биотопов, как к рисункам 17–21.

В поселке городского типа в разряд местообитаний с бедным видовым разнообразием можно отнести газоны, постройки человека и окружающие их территории (см. рис. 22). Самый высокий индекс разнообразия, как и в обжитой деревне, был присущ бурьянам. На втором и третьем месте по величине этого показателя оказались сообщества лесов и огородов.

Таким образом, в населенном пункте данного типа в результате хозяйственной деятельности человека возникают биотопы, характеризующиеся разным видовым разнообразием зверьков. Самым низким оно оказалось в местообитаниях, испытывающих наибольшую антропогенную нагрузку. Прежде всего это постройки человека. При умеренном антропогенном воздействии на биотопы поселка городского типа, биоразнообразия в них может быть таким же, как в естественных ценозах (лесах) и даже выше (рудеральные сообщества).

В целом характер и степень антропогенного воздействия на территории и окрестности поселка городского типа, по-видимому, не способствовали возрастанию видового разнообразия мелких млекопитающих, даже несмотря на возникновение большого количества новых биотопов, не встречающихся на территориях других сельских населенных пунктов (парки, скверы, палисадники, газоны и др.). Скорее всего, это связано с качеством данных местообитаний и сильной антропогенной нагрузкой на них. Поселок городского типа – наиболее урбанизированная территория, нежели все остальные обследованные нами типы сельских населенных пунктов.

Итак, практически во всех сельских населенных пунктах самое низкое видовое разнообразие установлено в жилых домах и на территориях, прилегающим к ним. В поселке городского типа еще меньшим оно было на газонах. От прочих населенных пунктов поселки отличались не только этим. Так, во временных сельских поселениях наибольшее богатство видов выявлено в лесах, в малообжитых деревнях – в лесах и огородах, в обжитых деревнях – в огородах и бурьянах. Кроме того, не всегда в ряду, характеризующем возрастание биоразнообразия, сходные биотопы из разных типов населенных пунктов имели одинаковое видовое разнообразие (рис. 22). Многое здесь зависело не только от самого местообитания, но и от специфики сельского населенного пункта.

Все рассматриваемые сельские поселения человека возникали и развивались в пределах ландшафтов, где исконным типом ценозов являются смешанные леса. Связанные с этим процессы рурализации и, в какой-то мере, процессы урбанизации не могли не отразиться на состоянии автохтонной биоты (Томашевский и др., 1988; Пономарев и др., 1994; Полякова и др., 2001). Возникающие внутри и в окрестностях сельских населенных пунктов новые типы биотопов по-разному влияли на структуру сообществ мелких млекопитающих. Используя урбанистический А-Е-градиент, мы смогли оценить, насколько существенными оказались эти структурные перестройки.

В пределах временного поселения людей самыми высокими показателями арбореальности (а, следовательно, и А-Е-градиента), как и следовало ожидать, характеризовались сообщества мелких млекопитающих окружающих лесов (рис. 23). Население зверьков в бурьянах, возникших на границе леса и турбазы, тоже имело высокий индекс арбореальности, а ближе всех к понятию «антропогенно опустыненное сообщество» оказалась свалка турбазы.

Распределение биотопов садово-огородного поселка вдоль кривой А-Е-градиента имело иные закономерности. Сходство заключалось в том, что в лесу показатели ин-

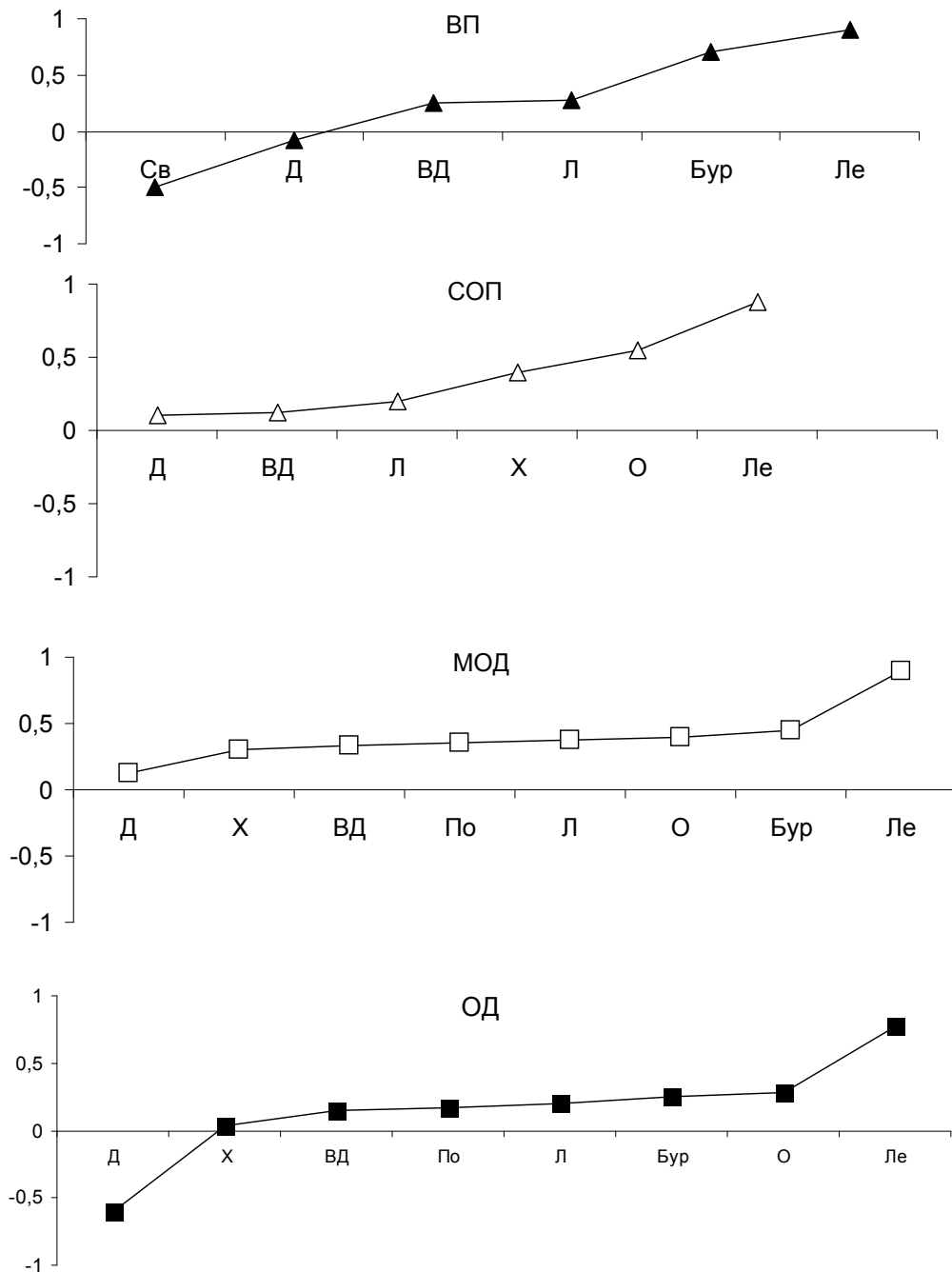


Рис. 23. А-Е-градиенты разных населенных пунктов. МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа. Ось ординат – показатели А-Е-градиента, ось абсцисс – биотопы. Обозначения биотопов, как к рисункам 17-21.

декса арбореальности были самыми высокими (см. рис. 23). Затем шло плавное понижение значений А-Е-градиента от огородов, где все еще довольно высока доля лесных видов, через хозяйственные постройки, луга до жилых домов. Этот тип строений, благодаря присутствию луговых гемисинантропов и синантропных видов, становился ближе к понятию «луговое сообщество», то есть на графике это соответствует близким к нулю значениям.

В малообжитой деревне высокий индекс арбореальности был присущ только окружающим ее лесам (см. рис. 23). Население зверьков большинства биотопов от бурьянов до хозяйственных построек более всего соответствовало условному определению «лесостепной» или «лесолуговой тип сообществ». А самый низкий показатель арбореальности выявлен для фаун мелких млекопитающих, посещающих жилые дома человека.

В обжитой деревне разница показаний А-Е-градиента между населением мелких млекопитающих лесных ценозов и всеми остальными выражена более резко (см. рис. 23). Это может свидетельствовать о том, что прилегающие леса еще мало трансформированы хозяйственной деятельностью человека и более всего соответствуют понятию «лесное сообщество». Население грызунов и насекомоядных всех незастроенных территорий обжитой деревни приближалось к условному определению «луговое сообщество». Это происходило в основном за счет высокой доли луговых гемисинантропов – полевой мыши и восточноевропейской полевки. Население зверьков в жилых домах можно образно охарактеризовать как «антропогенную пустыню».

В поселке городского типа под это определение в значительной степени подпадают все типы построек и, в какой-то мере, территории вокруг них, а также свалки и газоны (см. рис. 23). Население мелких млекопитающих в скверах, огородах, полях, лугах и бурьянах поселка можно отнести к «луговому типу». Заросли кустарников, кладбища и парки благодаря все еще большой доле в них лесных видов можно охарактеризовать как «лесостепные сообщества». Как и во всех остальных сельских населенных пунктах, самый высокий индекс арбореальности, а, следовательно, и урбанистический А-Е-градиент, характерен для окружающих поселок лесов.

Антропогенное преобразование среды, сопровождающее возникновение и развитие сельских населенных пунктов, приводит к постепенному сокращению числа экзoантропных видов, в первую очередь лесных, и возрастанию обилия гемисинантропных, главным образом луговых, и увеличению количества и численности синантропных видов. Посмотрим, как это происходит на территориях поселков разного типа, расположенных нами в «гипотетическом эволюционном ряду руральных поселений». В пределах лесной турбазы самую значительную часть населения мелких млекопитающих составляли экзoантропы (рис. 24). Здесь существенную долю имел и синантропный вид – серая крыса. Однако это явление носило временный сезонный характер и стало возможно лишь благодаря наличию столовой, пищевого склада и свалки для пищевых отходов, функционирующих только во время заезда туристов.

Долевое участие экзoантропов в населении мелких млекопитающих садово-огородного поселка в целом было меньшим, чем на территории временного поселения человека. Здесь отмечено много луговых гемисинантропов (см. рис. 24). Доля настоящих синантропов невелика.

В малообжитой деревне наблюдалась сходная с садово-огородным поселком картина соотношения видов, имеющих разную склонность к синантропии (см. рис. 24).

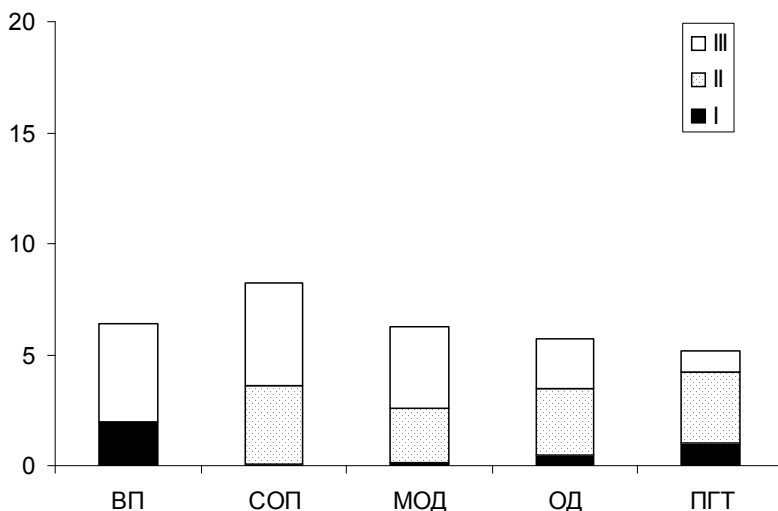


Рис. 24. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии в пяти сельских населенных пунктах.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – населенные пункты. Обозначения: ВП – временное поселение, СОП – садово-огородный поселок, МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

В обжитой деревне произошли количественные изменения долевого соотношения трех экологических групп грызунов. Значительно сократилась доля экзоантропов при увеличении ее у синантропов при этом долевой вклад гемисинантропов практически не изменился (см. рис. 24).

В поселке городского типа этот процесс становился еще более заметным. Он выразился в существенном возрастании количества синантропов, которое происходило на фоне сильного сокращения доли экзоантропных видов и некоторого возрастания доли гемисинантропов (см. рис. 24).

Таким образом, можно говорить о том, что рурализация природных ландшафтов лесной зоны средней полосы России выглядит как процесс постепенного преобразования территорий из типично лесных в лугоподобные. В зависимости от направленности хозяйственной деятельности населения и темпов роста поселков трансформация исходных территорий происходит, по-разному. Но в конечном итоге это приводит не только к перестройке растительного покрова (появляются поля, сеяные луга, пастбища, сады, огороды и т.д.), но и животного населения. Одни малоприспособленные виды исчезают, другие интродуцируются человеком и прекрасно адаптируются к жизни рядом с ним. Это – инвазийные синантропы, ранее не встречающиеся на территории лесной зоны средней полосы России. Существуют и автохтонные вобранные виды, которые положительно реагируют на рурализацию. Их принято называть агроценофилами, главным образом, это луговые грызуны (Баруш, 1980; Кучерук, 1988; Тупикова и др., 2000; Неронов др., 2001). Перестройку структуры сообществ мелких млекопитающих, связанную с увеличением численности этих видов, мы характеризуем как пере-

ход от коренного лесного типа фауны к луговому. Этот переход подтверждается увеличением доли в сообществах луговых гемисинантропов и сокращением доли лесных экзоантропов. А также хорошо выраженным падением А-Е-градиента «лесного сообщества в малообжитых сельских населенных пунктах», до «лугового сообщества», в хорошо обжитых и значительно преобразованных деятельностью человека деревнях и поселках.

8.2. Некоторые экологические особенности мелких млекопитающих сельских населенных пунктов

Одними из важных показателей экологического успеха вида служат его обилие и широта распространения на определенной территории (Северцов, 1941; Свириденко, 1943, 1944; Christian, 1971). Подводя итог сравнительному анализу и исходя из выбранных нами критериев, можно выделить пять наиболее успешных (приспособленных) видов мелких млекопитающих, встречающихся на территориях всех обследованных нами сельских населенных пунктов. Это – полевая мышь, восточноевропейская полевка, рыжая полевка, малая лесная мышь и обыкновенная полевка. Именно их экологические особенности будут проанализированы в данном разделе главы с учетом адаптивных возможностей, позволяющих приспособиться к обитанию на территориях и в окрестностях рассматриваемых нами населенных пунктов.

8.2.1. Демографическая структура популяций

Это – достаточно убедительный, хотя и не единственный показатель, характеризующий состояние населения того или иного вида в разных условиях среды. Важным для популяции является пластичность, т.е. способность быстро реагировать на изменения условий обитания, например, путем эффективной перестройки половозрастной структуры (Калабухов, 1962; Коли, 1979; Шилов, 1997).

Про соотношение демографических групп полевой мыши в обследованных нами руральных ландшафтах можно сказать следующее: в садово-огородном поселке преобладающей группой оказались молодые самцы. Доли остальных популяционных групп сопоставимы (табл. 18). В малообжитой и обжитой деревнях это соотношение иное. Доминирующей группой становятся взрослые самцы, оттесняя молодых на второе место. В поселке городского типа происходит еще более резкая перестройка демографической структуры. В этом типе сельского населенного пункта у полевой мыши явно преобладают взрослые самки. Далее в порядке убывания – взрослые самцы, молодые самцы и молодые самки. Наибольшие различия в соотношении половозрастных групп данного вида установлены между населением малообжитой деревни и поселка городского типа ($\chi^2 = 12.07$ df=3 $p < 0.02$), а также между садово-огородным поселком и поселком городского типа ($\chi^2 = 10.0$ df=3 $p < 0.05$) (табл. 18).

В популяциях малой лесной мыши, обитающей на территориях садово-огородного поселка и малообжитой деревни, явно преобладали молодые самцы, самкам этой возрастной категории принадлежало второе место (см. табл. 18). В обжитой деревне преобладающей демографической группой становятся взрослые самцы, доли других групп примерно равны. В популяциях малой лесной мыши поселка городского типа доминировали взрослые самки. Несколько меньше здесь было самцов этой возрастной категории. Самой малочисленной группой в данном типе сельского населенного

Таблица 18. Половозрастная структура популяций пяти фоновых видов грызунов на территориях сельских населенных пунктов

Вид	Пол	возраст	Населенный пункт			
			садово-огородный поселок	малообжитая деревня	обжитая деревня	поселок городского типа
Полевая мышь	♂	взрослые	25.4	32.9	28.9	29
		молодые	30.5	29.3	26.6	21.4
	♀	взрослые	23.7	15	22.9	31.2
		молодые	20.4	22.8	21.6	18.4
Малая лесная мышь	♂	взрослые	20.8	20	28	31
		молодые	31.2	33	25	19
	♀	взрослые	18.1	20	24	35
		молодые	29.9	27	23	15
Рыжая полевка	♂	взрослые	19.1	18.8	18.8	18.5
		молодые	30.3	38.9	37.5	44
	♀	взрослые	24.4	15.3	13.7	13
		молодые	26.2	27	30	27.8
Восточно-европейская полевка	♂	взрослые	24.8	22.8	27.1	26.6
		молодые	24.2	29.7	19.8	17.7
	♀	взрослые	28	24.7	33.5	34.4
		молодые	23	22.8	19.6	21.3
Обыкновенная полевка	♂	взрослые	9.7	26.9	28.1	23.5
		молодые	41.1	29.8	24.7	17.6
	♀	взрослые	21.8	23.8	25.8	41.3
		молодые	27.4	19.5	21.4	17.6

пункта оказались молодые самки. Половозрастная структура популяций малой лесной мыши в поселке городского типа достоверно отличалась от таковой в садово-огородном поселке ($\chi^2 = 34.2$ df=3 $p < 0.0002$), в малообжитой деревне ($\chi^2 = 30,1$ df=3 $p < 0.0002$) и в обжитой деревне ($\chi^2 = 26.6$ df=3 $p < 0.002$) (см. табл. 16).

Доминирующей группой популяций рыжей полевки на территориях всех типов сельских населенных пунктов (особенно в пределах поселка городского типа) были молодые самцы (см. табл. 16). Второе место везде занимали самки-сеголетки. Соотношение взрослых самцов и самок имело более изменчивый характер: в садово-огородном поселке преобладали самки, во всех остальных населенных пунктах – самцы. Наи-

более заметные различия долевого соотношения половозрастных групп выявлены между популяциями рыжей полевки в садово-огородном поселке и на территории поселка городского типа ($\chi^2 = 13.96$ $df=3$ $p<0.003$) (см. табл. 18).

В популяциях восточноевропейской полевки в пределах садово-огородного поселка чаще регистрировали взрослых самок, доли других демографических групп были примерно равны (см. табл. 18). В малообжитой деревне это соотношение менялось, здесь доминирующими становятся самцы-сеголетки. В населении полевков – обитателей обжитой деревни и поселка городского типа – преобладали взрослые особи, прежде всего, самки (см. табл. 18). Достоверные различия в соотношении половозрастных групп восточноевропейской полевки выявлены между населением зверьков малообжитой деревни и поселка городского типа ($\chi^2 = 130$ $df=3$ $p<0.00001$), садово-огородного поселка и поселка городского типа ($\chi^2 = 124$ $df=3$ $p<0.00001$), обжитой деревни и поселка городского типа ($\chi^2 = 96.6$ $df=3$ $p<0.0001$), а также и между популяциями малообжитой и обжитой деревень ($\chi^2 = 8.5$ $df=3$ $p<0.04$) (см. табл. 18).

Наибольший долевым вклад в население обыкновенной полевки садово-огородного поселка составляли молодые самцы (см. табл. 18). Самой малочисленной группой оказались взрослые самцы, что совпадает с данными других исследователей, работавших на других руральных территориях (Башенина, 1962, 1972), которые связывают это с большей уязвимостью данной демографической группы в природных биотопах. Однако в малообжитой деревне взрослые самцы занимали второе место по встречаемости в популяции, уступая лишь молодым самцам. В обжитой деревне взрослые самцы уже превалируют, следующими по величине долевого вклада оказались взрослые самки, которые в поселке городского типа становились самой многочисленной демографической группой, тогда как взрослые самцы занимали второе место.

Таким образом, структура популяций обыкновенной полевки оказалась чувствительной к данному типу антропогенного воздействия. Особенно заметные различия долевого соотношения половозрастных групп полевков выявлены между популяциями из садово-огородного поселка и поселка городского типа ($\chi^2 = 25.3$ $df=3$ $p<0.0001$). Обнаружены они также между демографическими структурами вида садово-огородного поселка и обжитой деревни ($\chi^2 = 18.6$ $df=3$ $p<0.0004$); садово-огородного поселка и малообжитой деревни ($\chi^2 = 16.6$ $df=3$ $p<0.0004$); а также между популяциями малообжитой деревни и поселка городского типа ($\chi^2 = 12.6$ $df=3$ $p<0.0004$) (см. табл. 18).

Большинство рассматриваемых видов в сельскохозяйственных ландшафтах характеризовалось пластичностью популяционных структур. Особенно чувствительными к изменению степени и качества руральной нагрузки, возникающей в сельских населенных пунктах по мере их обжитости и роста, оказались виды-двойники обыкновенной полевки. Менее пластична структура популяций рыжей полевки. У нее во всех населенных пунктах преобладали молодые самцы. Возможно, сельские поселения представляют собой маргинальные в экологическом смысле местообитания для такого вида, как лесной экзотроп. Поэтому они заселяются, главным образом, молодым во время его расселения из более благоприятных лесных ценозов.

8.2.2. Интенсивность размножения

Этот параметр зависит как от внешних, так и от внутренних факторов, и характеризует состояние популяций в разных условиях обитания (Тупикова, 1964; Коли, 1979; Дэвис и др., 1976; Бигон и др., 1989; и др.). Интенсивность размножения и ее пластич-

ность во многом зависят от адаптивных возможностей вида (Лэк, 1957; Башенина, 1962, 1974; Жигарев, 1993; Rowe et al., 1983; Mader, 1980а,б, 1983 и др.).

Самая высокая интенсивность размножения полевой мыши зарегистрирована в обжитых сельских населенных пунктах (обжитая деревня и поселок городского типа) (табл. 19). Здесь зафиксирован и наибольший процент размножающихся взрослых и молодых самок и созревших самцов-сеголеток.

У малой лесной мыши самой высокой репродуктивной активностью характеризовались взрослые самки в обжитой деревне, несколько меньшей она оказалась в малообжитой деревне, а самой низкой в поселке городского типа, где нами не обнаружено ни одной молодой размножающейся самки (см. табл. 19).

Таблица 19. Участие в размножении пяти фоновых видов грызунов на территории сельских населенных пунктов

Вид	Пол	возраст	Населенный пункт			
			садово-огородный поселок	малообжитая деревня	обжитая деревня	поселок городского типа
Полевая мышь	♂	взрослые	100	99.6	100	100
		молодые	5.5	5	8.8	13
	♀	взрослые	70	72.5	80.5	85.3
		молодые	5	3	6.5	15
Малая лесная мышь	♂	взрослые	95	99	100	100
		молодые	4	3.2	3.5	1.5
	♀	взрослые	66.7	70	75	60.5
		молодые	5	4.5	1.5	0
Рыжая полевка	♂	взрослые	100	100	100	100
		молодые	6.8	6	5	0
	♀	взрослые	90	80	75.5	50
		молодые	14.5	12.8	8.8	2
Восточно-европейская полевка	♂	взрослые	100	100	100	100
		молодые	2	5	6.7	3.5
	♀	взрослые	80	75	84.5	88.2
		молодые	5.5	6	8.8	10
Обыкновенная полевка	♂	взрослые	100	100	100	100
		молодые	14	10	0	0
	♀	взрослые	70	74.5	60.5	50
		молодые	10,5	7.5	2.5	0

Для рыжей полевки характерны иные закономерности размножения. Отмечено постоянное снижение доли репродуктивно активных взрослых самок по мере увеличения антропогенного воздействия. Самая высокая интенсивность воспроизводства присуща самкам (включая и молодых) из популяций садово-огородного поселка (см. табл. 19). А самой низкой она оказалась на территории поселка городского типа.

Наибольшее количество взрослых и молодых размножающихся самок восточноевропейской полевки зарегистрировано в поселке городского типа (см. табл. 19). Меньше их оказалось в обжитой деревне и садово-огородном поселке и еще меньше в малообжитой деревне.

Обыкновенная полевка только на малонаселенных человеком территориях имела сравнительно высокие репродуктивные показатели. Так, в садово-огородном поселке и малообжитой деревне отмечено самое большое количество размножающихся самок (см. табл. 19). В поселке городского типа зарегистрировано менее всего беременных взрослых самок и вообще не обнаружено таковых среди самок-сеголеток. Подобные закономерности установлены и на территории других географических регионов (Мунтяну и др., 1989, 2007; Тихонов, Тихонова, 1993; Тихонов и др., 2009а,б).

Сравнивая интенсивность размножения пяти фоновых видов грызунов в разных населенных пунктах, удалось выявить следующие закономерности: с усилением антропогенного воздействия на биотопы возрастала репродуктивная активность у полевой мыши и восточноевропейской полевки. У обыкновенной и рыжей полевок установлены иные репродуктивные ответы на трансформацию среды человеком. Интенсивность размножения этих видов падала по мере усиления пресса рурализации и урбанизации. Интенсивность воспроизводства в популяциях малой лесной мыши в местообитаниях, подверженных умеренному антропогенному воздействию, возрастала (по сравнению с мало преобразованными этими воздействиями территориями). Но когда трансформация ценозов становилась значительной (как в поселке городского типа), репродуктивная активность этих видов резко падала. Похожие реакции были отмечены и другими исследователями (Черноусова, 2001; Шадрина, Вольперт, 2004; Шадрина, 2006; Yin Baofa et al., 2006)

8.2.3. Размеры выводков

По количеству эмбрионов на одну размножающуюся самку выявлены различия между выводками полевой мыши садово-огородного поселка и поселка городского типа, а также между малообжитой деревней и поселком городского типа ($p < 0.05$). Пометы полевой мыши из поселка были крупнее (табл. 20).

Интересно, что в ряду от садово-огородного поселка до поселка городского типа на фоне увеличения размеров выводков происходило возрастание эмбриональных потерь (табл. 20).

Достоверных различий по размерам выводков малой лесной мыши в сельских населенных пунктах разного ранга выявить не удалось. Можно лишь говорить о наметившейся тенденции снижения плодовитости этого вида на территориях, подверженных значительному антропогенному воздействию (поселок городского типа), где была зарегистрирована и самая высокая эмбриональная смертность (см. табл. 20).

Рыжая полевка оказалась еще более чувствительной к антропогенным преобразованиям природных территорий. Если в малообжитых поселениях (садово-огородный поселок и малообжитая деревня) плодовитость этого вида довольно высока, то в плот-

Таблица 20. Величины выводков пяти фоновых видов грызунов на незастроенных территориях сельских населенных пунктов

Вид		Населенный пункт			
		садово-огородный поселок	малообжитая деревня	обжитая деревня	поселок городского типа
Полевая мышь	n	13	18	77	186
	M ± m	6.4 ± 0.32	6.2 ± 0.52	7.2 ± 0.88	7.6 ± 0.41
	резорбции (%)	0	0.8	2.1	3.5
Малая лесная мышь	n	36	30	40	15
	M ± m	7.3 ± 1.03	6.5 ± 0.23	6.8 ± 0.22	5.7 ± 0.88
	резорбции (%)	1.6	0.5	1.2	2.8
Рыжая полевка	n	115	38	23	10
	M ± m	6.8 ± 1.28	7.0 ± 0.88	5.4 ± 0.79	4.5 ± 0.48
	резорбции (%)	1.2	0.8	2.5	3.9
Восточно-европейская полевка	n	35	50	105	70
	M ± m	6.2 ± 0.25	6.0 ± 0.83	6.8 ± 0.58	7.5 ± 0.27
	резорбции (%)	1.8	1.5	1.8	2.3
Обыкновенная полевка	n	19	14	16	5
	M ± m	5.6 ± 0.83	5.8 ± 0.55	5.0 ± 0.38	4.2 ± 0.44
	резорбции (%)	0	1.5	1.2	5.5

но заселенном людьми поселке городского типа у него зарегистрированы самые маленькие выводки и наиболее значимые эмбриональные потери ($p < 0.05$) (см. табл. 20).

Величины пометов у восточноевропейской полевки в садово-огородном поселке, малообжитой и обжитой деревнях оказались практически одинаковыми, но имелись значительные различия по данному параметру между популяциями полевок из поселка городского типа и садово-огородного поселка ($p < 0.01$), а также между зверьками из обжитой деревни и поселка городского типа ($p < 0.05$) (см. табл. 20). В поселке количество эмбрионов, приходящихся на одну размножающуюся самку, больше. Здесь зарегистрирован и более высокий показатель эмбриональной смертности, хотя и не достоверно ($p > 0.05$).

Совершенно иную картину изменения плодовитости мы наблюдали в популяциях обыкновенной полевки. Усиление антропогенного пресса способствовало снижению размеров выводков данного вида. Однако достоверные различия по рассматриваемому

параметру выявлены только между пометами полевки из малообжитой деревни, где они были крупнее, и пометами самок из поселка городского типа, где они оказались самыми мелкими ($p < 0.05$) (см. табл. 20). Эмбриональная смертность в выводках тоже, по всей видимости, зависела от степени антропогенного воздействия. Так в популяциях обыкновенной полевки в садово-огородном поселке она не зарегистрирована. В малообжитой и обжитой деревнях эмбриональные потери оказались минимальны, а в поселке городского типа они уже достигали максимальных значений (см. табл. 20).

8.2.4. Соотношение количества выводков разных генераций

В зависимости от условий окружающей среды, численности и внутривидовых факторов животные (прежде всего мелкие млекопитающие) могут принести и выкормить разное количество выводков (Ралль, 1940; Калабухов, 1962; Ландэ., Берроуклаф, 1989; Christian, 1971; Hariolas, Tuliapurkar, 2007 и др.). Число генераций у размножающихся самок имеет и сезонные отличия (Коли, 1979). Так, весной мелкие млекопитающие более репродуктивно активны, чем осенью. И, как следствие этого, количество пометов, приносимых самками весной, как правило, выше (Фетисов, 1946; Тупикова, 1964; Ashby, 1967; и др.). Летом их число у разных видов может колебаться в пределах от 1 до 3 (Башенина, 1962; Европейская рыжая полевка, 1981; Обыкновенная полевка..., 1994 и др.).

В данном разделе главы мы остановимся на анализе числа выводков фоновых видов грызунов в разных типах сельских населенных пунктов.

В популяциях полевой мыши, обитающей на территории садово-огородного поселка, преобладали самки, беременные первый раз (рис. 25). Меньшую долю составляли особи со вторым и еще меньшую с третьим выводками. Похожие закономерности наблюдались у мышей из малообжитой и обжитой деревень. В поселке городского типа доли самок, беременных первый раз и повторно, были сопоставимы.

У малой лесной мыши во всех типах сельских населенных пунктов преобладали особи, имеющие по одному выводку, а самую малую долю составляли самки, беременные третий раз (см. рис. 25). В поселке городского типа они вообще отсутствовали. В остальных сельских поселениях соотношение выводков разных генераций у взрослых размножающихся самок было сходным.

В целом во всех популяциях рыжей полевки разных населенных пунктов преобладали самки, беременные первый раз (см. рис. 25). При этом прослеживается определенная закономерность, заключающаяся в увеличении доли таких особей по мере усиления антропогенного воздействия на местообитания полевки. Если в садово-огородном поселке количество самок с первым и вторым выводком было сопоставимо, то в поселке городского типа уже явно преобладали особи, беременные один раз, и не было зарегистрировано ни одной с третьим выводком.

В популяциях восточноевропейской полевки из садово-огородного поселка, малообжитой и обжитой деревень незначительно преобладали самки, беременные первый раз и менее всего отловлено самок, беременных третий раз (см. рис. 25). В популяциях полевки из поселка городского типа доли особей с одним и двумя выводками были практически одинаковыми.

Иную картину мы наблюдали в популяциях обыкновенной полевки из сельских населенных пунктов разного ранга. В садово-огородном поселке и малообжитой деревне явно преобладали беременные по разу. Доля самок, беременных повторно,

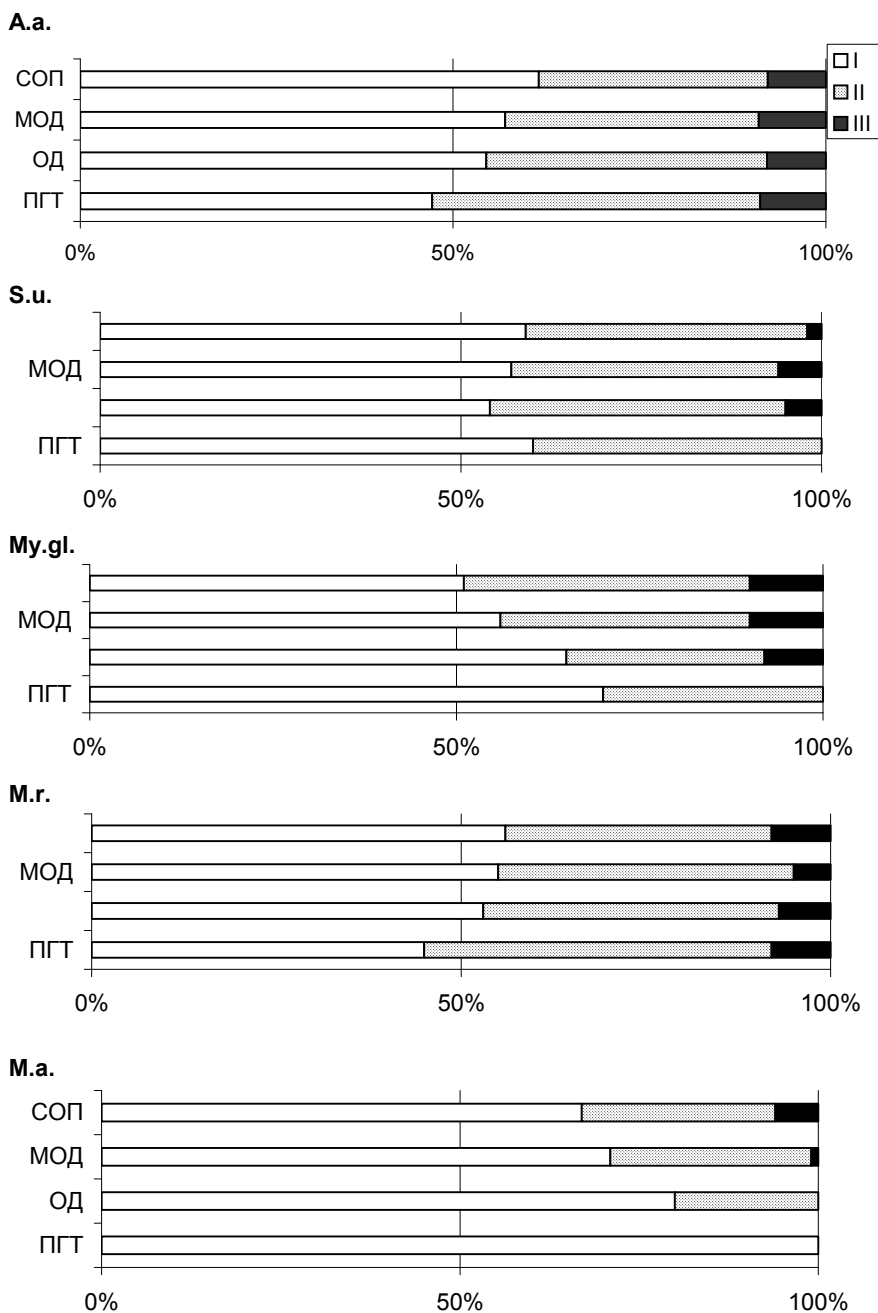


Рис. 25. Соотношение количества выводков разных генераций у пяти фоновых видов грызунов в сельских населенных пунктах.

Ось ординат – населенные пункты, ось абсцисс – доли (%). Обозначения: Населенные пункты – СОП – садово-огородный поселок, МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа. Выводки: I – первые, II – вторые, III – третьи. Виды: А.а. – полевая мышь, S.u. – малая лесная мышь, My.gl. – рыжая полевка, M.r. – восточноевропейская полевка, M.a. – обыкновенная полевка.

невелика, еще меньшей она оказалась у особей, имеющих по три помета (см. рис. 25). На усиление антропогенного воздействия популяции обыкновенной полевки реагировали сокращением количества самок с двумя выводками (обжитая деревня), и уже на территории поселка городского типа нам удалось обнаружить только беременных по одному разу самок.

Асимметрия и эксцесс величин выводков

Оба эти показателя нередко используют для выявления наличия и направления естественного отбора по рассматриваемому признаку (в данном случае по размеру выводка). Для асимметрии характерен сдвиг частот от средних значений. Если он правосторонний – положительный, левосторонний считается отрицательным (Ивантер, Коросов, 1992). Отрицательный эксцесс может свидетельствовать о тенденции к дизруптивному отбору (дивергенции), положительный прямой (островершинный) – о тенденции усиления действия стабилизирующего отбора. (Подробнее см. в главе 4)

Анализ показателей коэффициентов асимметрии и эксцесса величин выводков пяти фоновых видов грызунов выявил, что у малой лесной мыши, рыжей и обыкновенной полевки они распределялись вполне симметрично (табл. 21).

У полевой мыши выявлена достоверная правосторонняя асимметрия по величинам выводков в популяциях зверьков из обжитой деревни и из поселка городского типа ($p < 0.05$) (см. табл. 21). Это может свидетельствовать о действии направленного отбора на увеличение размеров выводков у данного вида.

Направленный на повышение плодовитости отбор установлен и для восточноевропейской полевки из поселка городского типа ($p < 0.05$) (см. табл. 21). У обыкновенной полевки в садово-огородном поселке и малообжитой деревне по показателям эксцесса наблюдается стабилизирующий отбор по размерам выводков ($p < 0.05$).

Таким образом, в условиях антропогенного воздействия, вызванного влиянием разных типов сельских населенных пунктов, наиболее пластичные механизмы репродуктивной адаптации демонстрируют два вида – полевая мышь и восточноевропейская полевка. Их популяционная структура лабильна и изменяется в зависимости от качества среды обитания (в данном случае от типа сельского населенного пункта). На усиление антропогенного воздействия оба вида реагируют увеличением доли репродуктивно активных взрослых самок, возрастанием интенсивности размножения и плодовитости. Все это, по-видимому, следует рассматривать как один из механизмов компенсации пре- (эмбриональные потери) и постнатальной (элиминация молодняка) смертности в популяциях, подверженных значительному антропогенному прессу.

8.3. Динамика численности

Одной из наиболее важных экологических особенностей популяций является их способность к воспроизводству, что в свою очередь определяет обилие и жизнеспособность видов (Ралль, 1940; Одум, 1975; БЭС, 1989; Реймерс, 1994; Christian, 1971). Состояние сообществ животных в природе раздичается в разные периоды и годы. До настоящего времени, и это вполне оправдано, проблема динамики в биологии решалась на уровне популяций (Лэк, 1957; Максимов, 1984; 1989). Популяционный анализ, помимо качественных показателей, оперирует в основном количественными ха-

Таблица 21. Коэффициенты асимметрии и эксцесса величин выводов пяти фоновых видов грызунов в сельских населенных пунктах

Вид	Населенный пункт	Lim	As	m(As)	t(As)	Ex	m(Ex)	t(Ex)
Полевая мышь	СОП	5-8	0.112	0.616	0.19	-1.28	1.19	1.1
	МОД	4-8	0.114	0.536	0.2	-1.2	1.14	1.04
	ОД	5-10	0.57	0.287	1.98*	0.64	0.586	1.02
	ПТТ	5-12	0.68	0.181	3.2*	0.17	0.381	0.4
Малая лесная мышь	СОП	4-10	-0.32	0.346	0.9	0.03	0.681	0.04
	МОД	5-9	-0.04	0.420	0.09	-0.4	0.821	0.5
	ОД	4-9	-0.06	0.490	0.1	-0.82	0.952	0.9
	ПТТ	4-8	-0.07	0.580	0.1	0.22	1.1	0.2
Рыжая полевка	СОП	4-9	0.135	0.255	0.53	-0.87	0.51	1.7
	МОД	5-9	0.05	0.373	0.1	-0.41	0.732	0.5
	ОД	4-7	0.1	0.480	0.2	-0.78	0.944	0.8
	ПТТ	3-7	0.2	0.66	0.3	0.18	1.27	0.1
Восточноевропейская полевка	СОП	4-9	-0.12	0.382	0.3	-0.28	0.749	0.4
	МОД	3-9	-0.008	0.319	0.03	0.64	0.628	1.1
	ОД	3-10	-0.15	0.234	0.6	-0.39	0.277	0.1
	ПТТ	3-11	0.44	0.203	2.2*	-0.38	0.267	0.1
Обыкновенная полевка	СОП	4-6	0.07	0.501	0.14	-1.68	0.800	2.09*
	МОД	3-7	-0.24	0.536	0.4	1.03	0.333	3.1*
	ОД	3-6	-0.75	0.523	1.4	-0.51	1.01	0.5
	ПТТ	2-6	0.1	0.45	0.2	-0.3	1.74	0.2

Примечание: СОП – садово-огородный поселок, МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПТТ – поселок городского типа (* – $p < 0.05$).

рактеристиками популяций – численностью, соотношением полов, скоростью роста, плодовитости а также свойствами животных и окружающей среды, определяющими значения этих характеристик (Коли, 1979). Существуют разнообразные подходы к описанию динамики популяций. Так, в одном случае все особи считаются тождественными, численность популяций выражается как среднее значение за несколько периодов и исследуются причины, по которым численность принимает то или иное значение (Бигон и др., 1989). Следующим шагом является изучение годовых и сезонных колебаний численности зверьков в связи с изменением условий окружающей среды (Старка, Герасимов, 1977; Домбровский, 1983, 1985; Иванкина, 1987; Жигарев, 1993, 2004б).

Этот аспект и будет рассмотрен в данной главе. Влияние на динамику популяций условий окружающей среды складывается из большого количества очень разнообразных компонентов. Имеется целый ряд работ, посвященных зависимости динамики численности от метеорологических факторов, (Викторов, 1955; Воронцов, 1963; Наумов, 1963; Яхонтов, 1969; Максимов, 1984; Elton, 1942 и др.). Некоторые исследователи считают, что пища – ее количество и качество – один из главных факторов изменений численности некоторых видов животных (Поляков, 1954). Трофоклиматическая теория численности, основателем которой считается К.Ф. Рулье (1852), придавала решающее значение в динамике численности животных кормовой базе и климатическим факторам. При этом учитывалось, что последние определяют не только интенсивность размножения и выживаемость популяций, но и состояние кормовой базы (Максимов, 1984). Развитие этой теории дало возможность предвидеть изменение численности отдельных видов грызунов как в районах интенсивного земледелия, так и на территориях, где агротехника не является решающим фактором их численности (Поляков, 1950; 1954; 1964; 1968). Важными критериями таких прогнозов являются для мышевидных грызунов: особенности стациального распределения, возрастной состав популяции, выживаемость особей и интенсивность размножения (Громов, Поляков, 1977).

Другие исследователи придерживаются мнения, что первостепенное значение для изменений численности имеют биотопические факторы (в том числе и антропогенный), в то время как климатические играют второстепенную роль (Ралль, 1940; Северцов, 1941; Лэк, 1957; Калабухов, 1962а; Пегельман, 1962; Дэвис, Кристиан, 1976; Christian, 1971). Предлагались разные варианты этих теорий динамики численности. Но при этом рассматривали всего четыре фактора, способных изменить численность популяций: рождаемость, смертность, иммиграция и эмиграция (Калабухов, 1962а,б; Уильямсон, 1975; Коли, 1979; Шилов, 1985; Реймерс, 1994).

Динамике численности грызунов и насекомоядных посвящена обширная литература, однако многое в этом вопросе остается неясным и требует дальнейшего изучения (Максимов, 1989). Важность таких исследований несомненна, поскольку они представляют не только теоретический интерес, но и большое практическое значение (Кулик, 1951; Свириденко, 1950; Шилов, 1985; Максимов, 1989). При этом очевидна необходимость разработки более эффективных мер по ограничению численности вредных для сельского хозяйства и опасных в эпидемиологическом отношении животных (Башенина и др., 1957; Груздев, 1980; Поляков, 1964).

В связи с этим, несомненно, интересны наблюдения за колебаниями численности мелких млекопитающих, обитающих в окрестностях и внутри населенных пунктов. Особенно в тех, где степень контакта зверьков с человеком повышена и где ввиду

этого нарастание численности грызунов может способствовать возникновению эпизоотии и создавать серьезную эпидемическую опасность (Свириденко, 1950; Калабухов, 1962; Максимов, 1976, 1977; Ващенко и др., 1982; Королев и др., 1984; Вахрушев, 1987 и др.). Наиболее изучены особенности динамики численности мелких млекопитающих в агроценозах (Максимов, 1948, 1964; Кулик, 1951, 1971; Изосов, 1958; Карасева, 1960; Максимов, 1965; Мясников, 1976, 1977; Шилова и др., 1982; Тупикова и др., 2000; Gaisler, Zapletal, 1964; Gaisler et al., 1967; Markov, Kocheva, 2008 и мн. др.). Малоизученными до настоящего времени остаются населенные пункты, особенно сельские (Кучерук, 1988; Клауснитцер, 1990). Известны лишь отдельные работы, посвященные исследованию динамики численности мелких млекопитающих в поселках разных регионов (Томилин, 1953; Шкилев, 1954; Турянин, 1955; Дмитриева, 1958; 1964; Лебедев, Савина, 1963; Мясников, 1976; Солдатов, Шереметьев, 1982; Домбровский, 1983 и некоторые другие). Еще в меньшей степени изучены особенности динамики мелких млекопитающих в разных типах построек человека. В существующих на эту тему публикациях рассматриваются, главным образом, видовой состав, процентное соотношение, численность и миграции зверьков, и обычно отсутствуют данные о сезонной динамике численности (Кучерук, 1946; Лебедев, Савина, 1963; Дмитриева, 1964; Никитина и др., 1988; Тихонов, Карасева, 1990; Mauersberger, 1971; Dickman, Doncaster, 1987)

8.3.1. Динамика численности мелких млекопитающих в разных типах сельских населенных пунктов

На территории временного поселения работали всего два года (1988 и 1989). За это время удалось только установить, что в 1988 г. в пределах и окрестностях турбазы численность мелких млекопитающих была высокой, а в 1989 г. значительно снизилась. В год высокой численности доминировала рыжая полевка, а в год падения этот вид редко регистрировали на территории турбазы. Изменения обилия синантропа – серой крысы зависели, главным образом, от ее сезонных миграций. Так, весной и летом во время заезда отдыхающих серые крысы начинали вселяться на турбазу из расположенной неподалеку (1.5 км) малообжитой деревни. А после закрытия базы осенью этот синантропный вид мигрировал в деревню, переживая там неблагоприятное время года. Похожие сезонные миграции вида мы наблюдали и в другом регионе (Алтайский край) в 1988 г. Серые крысы летом выселялись из сельских населенных пунктов, главным образом, обжитых деревень, а также из крупного свинарника, расположенного в 1 км от реки Катунь, и расселялись вдоль берегов на стоянках рыбаков и туристов. Осенью они покидали эти природные местообитания (Карасева и др., 1988а,б).

По нашим данным, нечто подобное происходило вдоль нескольких рек в Тверской области. Серые крысы летом заселяли берега речек и ручьев и обитали здесь до наступления заморозков. Крысы ныряли, прекрасно плавали, добывая себе пищу в воде и на берегах, подбирали остатки еды рыбаков, посещали расположенные неподалеку поля (в основном, овощные).

На территории и в окрестностях садово-огородного поселка работали с 1984 по 1997 гг., причем с 1988 по 1990 гг. учеты велись ежемесячно.

В целом в поселке движение численности мелких млекопитающих имело вид регулярных колебаний с тремя хорошо выраженными пиками в 1985, 1988 и 1994 гг. (рис. 26). Самые значительные спады наблюдали в 1990 и 1992 гг. Годовые флуктуации оби-

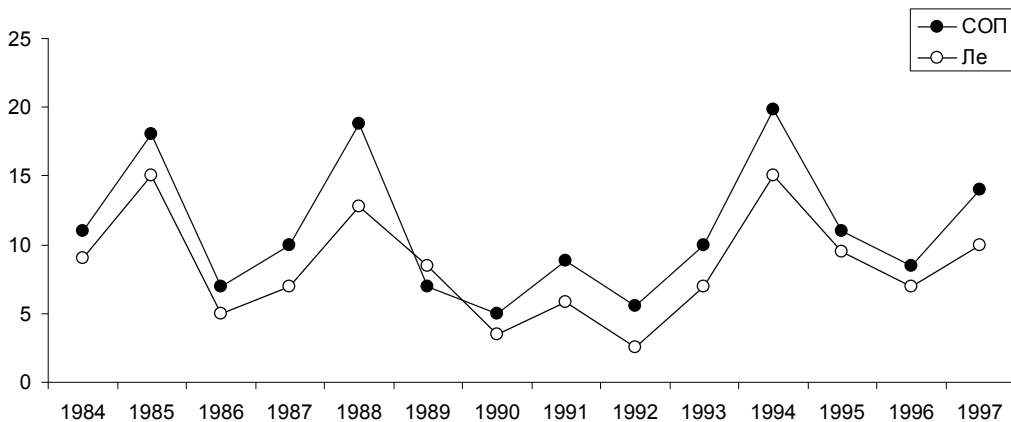


Рис. 26. Динамика численности мелких млекопитающих садово-огородного поселка. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы. Условные обозначения: СОП – садово-огородный поселок, Ле – лес.

лия зверьков в лесу оказались сходными с таковыми в пределах садово-огородного поселка ($r=0.94$ $p<0.05$).

Более детальный анализ сезонной динамики мы имели возможность провести с мая 1988 по июль 1990 г., когда работали ежемесячно в дачных домах, сараях, на огородах и в прилегающем к поселку лесу (рис. 27 и 28).

Изменения численности зверьков в постройках помимо сходства (пики приходились на осенне-зимние периоды, а понижения обычно на поздне-весенние и летние) имели и явные различия ($r=0.33$ $p>0.05$) (см. рис. 28). В дачных домах сезонные колебания зависели от обилия малой лесной мыши, а в сараях – от рыжей полевки. Причем в последний тип постройки вселение зверьков происходило раньше, чем в дачи. Оно начиналось уже в конце лета – начале осени, тогда как в дома мелкие млекопитающие активно вселялись в конце осени – начале зимы. Повышение численности зверьков в строениях в весеннее время, скорее всего, происходило из-за интенсивного таяния снега (Тихонов, 1991а; Тихонова, Тихонов, 1995).

В огороде пики обилия мелких млекопитающих приходились на осеннее время (см. рис. 27). Спады наблюдались, главным образом, зимой реже в конце весны (1989 г.) – начале лета (1990 г.). Нарастание численности зверьков в этом типе местообитаний происходило с середины лета. Рыжая полевка и виды-двойники обыкновенной полевки в огородах наибольшего обилия достигали летом, а малая лесная мышь – осенью. Естественно, что численность всех видов грызунов и насекомоядных, обитающих в этих биотопах, прежде всего, зависела от хозяйственной деятельности человека (сроков посадки, сбора урожая, перекопки и т.д.) и близости от поселка лесного ценоза.

В лесу, прилегающем к огороду, колебания численности определялись состоянием популяций рыжей полевки. Самые значительные подъемы зафиксированы в сентябре-октябре 1988 и 1989 гг., спады – в декабре 1988 г., в мае 1989 и феврале 1990 г. (см. рис. 27).

При сопоставлении колебаний численности мелких млекопитающих в 1988–1990 гг. в огороде и прилегающем к нему лесу выявлено много совпадений ($r=0.6$ $p<0.05$) (см. рис. 27). Постройки имели больше отличий от незастроенных территорий. Осо-

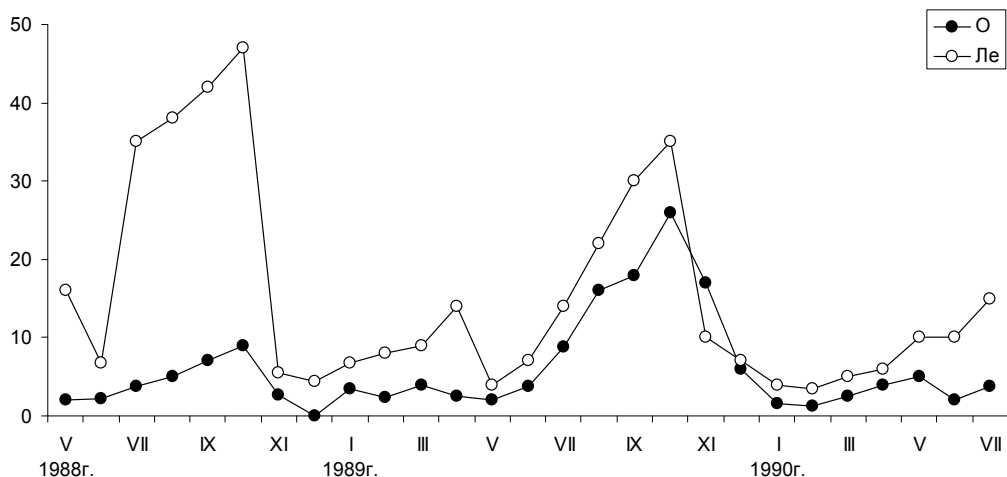


Рис. 27. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих садово-огородного поселка и прилегающего к нему леса.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и месяцы. Условные обозначения: О – огороды, Ле – лес.

бенно заметны они были между флуктуациями обилия зверьков в лесу и в дачных домах ($r = -0.28$) и между огородами и дачами ($r = -0.016$). При этом колебания численности мелких млекопитающих в хозяйственных постройках во многом определялись особенностями флуктуаций обилия зверьков в огородах ($r = 0.72$ $p < 0.05$), а также зависели от состояния численности в ближайшем лесу ($r = 0.55$ $p < 0.05$) (см. рис. 27, 28).

Изменения условий среды обитания могут влиять на демографическую структуру популяций. Эти процессы влекут за собой и изменение генетического состава (Шварц, 1980; Пианка, 1981; Бигон и др., 1986). Важным показателем генетической разнородности является эффективная численность популяций (Яблоков, 1987; Weight, 1938) (см. главу 4). Эффективная численность была рассчитана для фоновых видов грызунов на территории садово-огородного поселка (Тихонова, Тихонов, 1995). Установлено, что до начала интенсивной трансформации среды обитания в популяциях рыжей полевки она равнялась 28.5, а впоследствии возросла до 40.9. Эффективная численность любого вида зависит от демографической структуры популяции и интенсивности размножения. Эффективная численность малой лесной мыши до 1988 г. равнялась 6.4, а затем увеличилась до 15.2. С 1990 по 1997 гг. эффективная численность восточноевропейской полевки была выше, чем у обыкновенной (соответственно 16.5 и 9.4).

Как известно, оптимальное взаимодействие между организмом и изменяющейся средой предполагает некий компромисс между приспособлением к переменам и способностью к их переживанию (Шилов, 1985; Шилова, 1987; Бигон и др., 1989; Одум, 1991). В конкретном случае можно говорить не только о способности переживания процесса трансформации среды обитания, но и об использовании возникших изменений в борьбе с неблагоприятными природными факторами.

В целом трансформация естественных местообитаний в связи с созданием садово-огородного поселка вызвала следующие процессы: повлекла за собой увеличение раз-

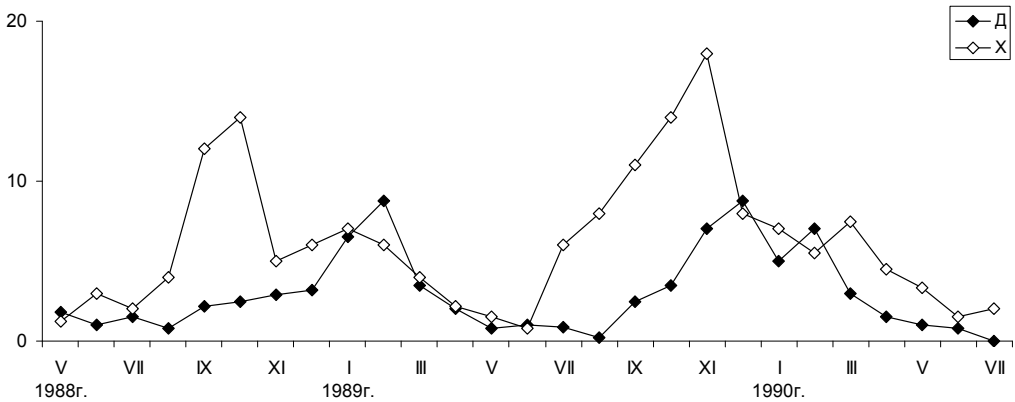


Рис. 28. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих, обитающих в постройках садово-огородного поселка.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и месяцы. Условные обозначения: Д – дома, X – хозяйственные постройки.

нообразия и привела к возрастанию эффективной численности популяций, а следовательно и росту их гетерогенности. То есть процессы, происходящие в сообществах мелких млекопитающих данной территории, можно охарактеризовать как один из вариантов проявления «краевого эффекта», связанного с возникновением «экотона» – садово-огородного поселка, существующего за счет постоянного и направленного антропогенного воздействия.

Более регулярное изучение динамики численности мелких млекопитающих малообжитой деревни проводили летом и осенью 1988 г.; зимой, весной, летом 1989 г. и весной 1990 г.

В жилых домах численность зверьков изменялась следующим образом: с лета по осень она существенно возрастала, зимой несколько снижалась, а весной резко падала (рис. 29). В год высокой численности (1988) ее флуктуации в основном зависели от обилия рыжей полевки, а в год спада (1989) – от восточноевропейской.

Анализ изменения обилия мелких млекопитающих в надворных постройках человека проводили с учетом их хозяйственного использования. В сараях, где в основном хранили дрова и инвентарь, в год подъема численности большего обилия зверьки достигали к концу лета (см. рис. 29). Почти на том же уровне оно держалось до января 1989 г. Весной того же года произошло резкое падение численности. Далее было зарегистрировано незначительное нарастание обилия до мая 1990 г. В сараях, где содержались домашние животные, колебания численности мелких млекопитающих почти не отличались от таковых, происходящих в других типах построек: от домов ($r=0.78$ $p<0.05$), от сараев без сельскохозяйственных животных ($r=0.78$ $p<0.05$). В животноводческих постройках численность мелких млекопитающих во все сезоны года была выше и во многом зависела от обилия в них серых крыс.

В огородах малообжитой деревни с лета по осень 1988 г. зарегистрирован рост обилия зверьков, за которым произошли резкие спады зимой и весной следующего года (рис. 30). Летом того же года отмечен незначительный подъем и снова – падение. Колебания численности мелких млекопитающих в бурьянах деревни значительно

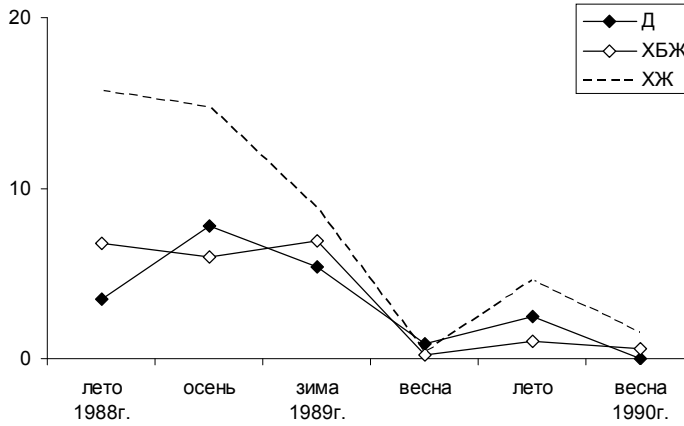


Рис. 29. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в постройках малообжитой деревни.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: Д – дома, ХБЖ – хозяйственные постройки без животных, ХЖ – хозяйственные постройки с животными.

совпадали с таковыми в огородах ($r=0.91$ $p<0.05$). Так же, как и в окружающих малообжитую деревню лугах ($r=0.89$ $p<0.05$) и смешанных лесах ($r=0.76$ $p<0.05$). Только в огородах изменения численности зависели от видов-двойников обыкновенной полевки, в лугах от обыкновенной бурозубки и обыкновенной полевки, а в лесах – от рыжей полевки и бурозубок.

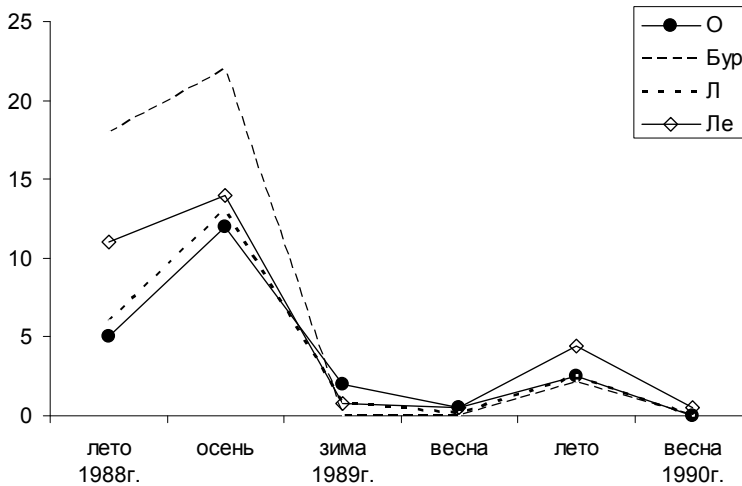


Рис. 30. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях малообжитой деревни и прилегающего к ней леса.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: О – огороды, Бур – бурьяны, Л – луга, Ле – леса.

Много общего имели картины флуктуации обилия зверьков в постройках и на незастроенных территориях населенного пункта. Так, корреляция подобных изменений численности в жилых домах и огородах оказалась довольно высока ($r=0.78$ $p<0.05$). Близкими к данному типу строений по рассматриваемому параметру были бурьяны ($r=0.7$ $p<0.05$), луга ($r=0.64$ $p<0.05$) и даже леса, окружающие деревню ($r=0.57$ $p<0.05$). Аналогичные закономерности характерны и для изменения обилия зверьков других типов хозяйственных построек. В сараях с сельскохозяйственными животными численность мелких млекопитающих изменялась почти синхронно с таковой в огородах ($r=0.78$ $p<0.05$), бурьянах ($r=0.68$ $p<0.05$) и на лугах ($r=0.6$ $p<0.05$) (см. рис. 29, 30). В хозяйственных постройках, предназначенных для хранения инвентаря, и на незастроенных территориях установлено еще меньше сходства в динамике численности зверьков. Соответственно с огородами, бурьянами, лугами и лесами: $r=0.55$, $r=0.4$, $r=0.38$ и $r=0.35$.

Все это может свидетельствовать о том, что преобразования окружающей среды хозяйственной деятельностью человека в малообжитой деревне были еще не столь значимы, а процессы, происходящие в популяциях мелких млекопитающих разных биотопов данного сельского населенного пункта, во многом совпадали с природными.

В жилых домах человека обжитой деревни процент попадания мелких млекопитающих возрастал от лета к зиме 1988 г. (рис. 31). Затем к лету 1989 г. численность грызунов резко падала и вновь увеличивалась зимой, при последующем сильном падении летом 1990 г. Из несинантропных видов грызунов в домах во все сезоны года присутствовала восточноевропейская полевка, наибольшее количество которой зарегистрировано здесь в ноябре 1989 г., а полевой и малой лесной мышью – в ноябре 1988 г. Мелкие млекопитающие обжитой деревни, как правило, вселялись в жилища человека в неблагоприятные сезоны года, обычно с наступлением первых заморозков. А весной зверьки, судя по всему, снова выселялись на незастроенные территории деревни и в природные биотопы.

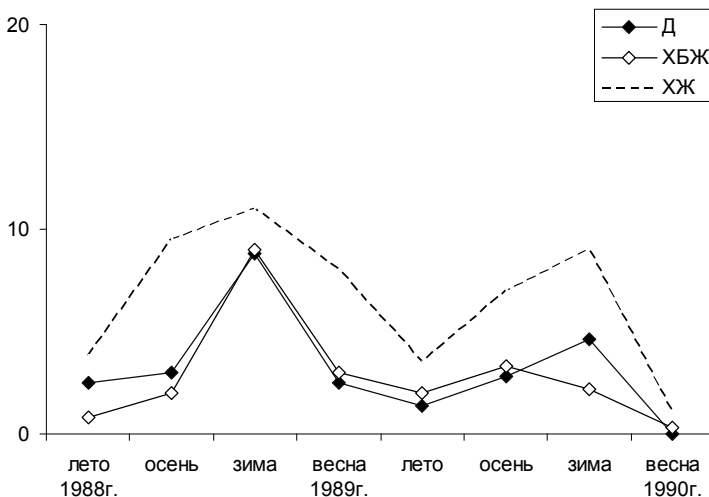


Рис. 31. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в постройках обжитой деревни.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: Д – дома, ХБЖ – хозяйственные постройки без животных, ХЖ – хозяйственные постройки с животными.

В сараях, где не содержали сельскохозяйственных животных, численность мелких млекопитающих зависела от обилия восточноевропейской полевки и максимальных значений оно достигало зимой 1988 г. и осенью 1989 г., минимум зарегистрирован весной 1990 г. (см. рис. 31). Интересен тот факт, что повышение численности в 1988 г. происходило благодаря массовому вселению сюда полевой мыши, а в годы спада обилия – из-за возрастания обилия рыжей полевки и малой лесной мыши.

В сараях с сельскохозяйственными животными численность мелких млекопитающих определялась заселенностью данных построек серой крысой. Однако в осенне-зимние периоды при нарастании ее обилия отмечено массовое вселение в эти сараи полевых мышей и восточноевропейских полевок. В целом же флуктуации численности имели следующий вид: с лета до зимы 1988 г. – рост, затем падение весной 1989 г. и летом 1990 г. (см. рис. 31).

В жилых домах и сараях без сельскохозяйственных животных колебания численности мелких млекопитающих почти полностью совпадали ($r=0.8$ $p<0.05$), причем, как и в хозяйственных животноводческих постройках ($r=0.83$ $p<0.05$). Несколько меньше сходства выявлено между колебаниями обилия зверьков в сараях разного хозяйственного назначения ($r=0.6$ $p<0.05$).

Сезонные изменения численности мелких млекопитающих в огородах обжитой деревни были таковы: значительный рост к осени, снижение к зиме и резкое падение весной (рис. 32). Основу населения зверьков данных местообитаний в летне-осеннее время составляла восточноевропейская полевка. К зиме процент попадания этого вида резко падал, и уже на следующую весну (1990) полевка здесь не была обнаружена. При этом полевая мышь, достигнув максимального обилия в огородах осенью, оставалась довольно многочисленной и в зимний период. Весной следующего года (1990) для данного вида была характерна депрессия.

Динамику численности в бурьянах обжитой деревни определяла полевая мышь. В целом в данном типе биотопа изменения обилия зверьков происходили по следующей схеме: с лета по осень 1988 г. – рост до максимальных значений, зимой незначительное снижение и резкий спад весной 1989 г., после которого численность немного возросла к осени и снизилась до нуля к весне 1990 г. (см. рис. 32).

Численность мелких млекопитающих на лугах, прилегающих к деревне, в основном определялась присутствием здесь обыкновенной бурозубки и восточноевропейской полевки, доли которых к осени значительно сократились на фоне существенного увеличения доли полевой мыши. В целом динамика численности мелких млекопитающих лугов имела большое сходство с флуктуациями обилия видов рудеральных ценозов ($r=0.77$ $p<0.05$) (см. рис. 32). Особого внимания заслуживает факт обитания в бурьянах настоящего синантропа – серой крысы в летне-осеннее время, чего мы не наблюдали в малообжитой деревне.

В ближайшем лесу преобладающими видами были рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. В июле 1988 г. в разряд фоновых попала еще и восточноевропейская полевка, населяющая луга, окружающие данный биотоп. В лесном ценозе движения численности практически полностью совпадали с таковыми в лугах ($r=0.9$ $p<0.05$) (см. рис. 32). В целом изменения обилия мелких млекопитающих на незастроенных территориях обжитой деревни и окружающих ее природных ценозов были единообразны, судя по высокой степени корреляции их флуктуаций (r от $+0.6$ до $+0.8$ $p<0.05$).

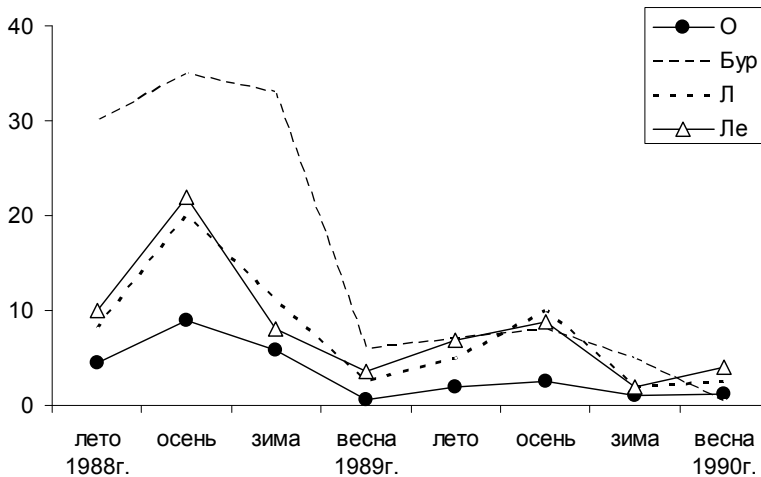


Рис. 32. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях обжитой деревни и прилегающего к ней леса.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: О – огороды, Бур – бурьяны, Л – луга, Ле – леса.

Больше отличий выявлено в характере динамики обилия зверьков в постройках и на незастроенных территориях деревни и вокруг нее. Например, в жилых домах колебания численности мелких млекопитающих совпадали с флуктуациями в бурьянах ($r=0.45$ $p<0.05$) (см. рис. 31, 32). Еще меньшее сходство по данному параметру установлено между домами – огородами ($r=0.3$), лугами ($r=0.28$). Особенно заметно различалась динамика численности мелких млекопитающих жилых построек обжитой деревни и близко расположенного леса ($r=0.04$ $p<0.05$).

Аналогичные закономерности выявлены и для сараев: коэффициент корреляции флуктуаций обилия зверьков в хозяйственных постройках, в которых не содержали сельскохозяйственных животных, с незастроенными территориями таковы: с бурьянами ($r=0.4$), с огородами ($r=0.24$), с лугами ($r=0.24$) и с лесом ($r=-0.06$).

Все это может свидетельствовать о том, что в отличие от малообжитой деревни в обжитой хозяйственная деятельность человека в большей степени преобразовывала территорию. Поскольку изменилась не только структура сообществ мелких млекопитающих, перейдя в категорию «фауна обжитой деревни», но стали очевидными различия между сезонными процессами, происходящими в этих сообществах (сезонные колебания численности). Ни в садово-огородном поселке, ни в малообжитой деревне эти отличия между коренными и нововозникшими ценозами не были столь значимыми ($p>0.05$).

Изменения численности зверьков в жилых домах поселка городского типа носили ярко выраженный сезонный характер. В них отмечено постепенное нарастание обилия с лета до зимы 1988 г., затем резкое падение к весне-лету 1989 г. и еще раз подъем осенью и спад весной следующего года (рис. 33). Характер этих флуктуаций во многом зависел от обилия настоящих синантропов. Причем повышение численности домово́й мыши в домах происходило на месяц раньше, чем у серой крысы. Присутствие обоих видов в жилых постройках человека было практически постоянным во все се-

зоны года. Обилие несинантропных видов во многом определялось состоянием и численностью мелких млекопитающих в окружающих биотопах. Так, в год высокой численности осенью и зимой наблюдались активные миграции грызунов с незастроенных территорий поселка городского типа в дома человека.

Количество мелких млекопитающих в сараях, где не было сельскохозяйственных животных, резко возрастало осенью 1988 г. (см. рис. 33). К весне и лету следующего года процент попадания зверьков существенно снизился, а к осени незначительно возрос снова. Зимой 1990 г. в сараях этого типа мелких млекопитающих не регистрировали (см. рис. 33). Зверьки начали попадаться в ловулы только весной того же года.

В сараях, предназначенных для содержания домашних животных, кривая движения численности имела иной вид, чем в рассматриваемых выше постройках. Здесь максимум обилия зверьков приходился на лето 1988 г. (см. рис. 33). Осенью произошел резкий спад и последующий незначительный подъем к зиме. В следующем году численность зверьков в сараях была довольно высока, а в 1990 г. она существенно сократилась, особенно весной.

Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в разных типах строений поселка городского типа не имела столь выраженного сходства, как в других сельских населенных пунктах. Флуктуации обилия зверьков в жилых домах и сараях без сельскохозяйственных животных характеризовались невысокой степенью корреляции ($r=0.41$). Мало совпадений в движении численности установлено между разными типами хозяйственных построек ($r=0.33$) и еще меньше между домами и сараями, в которых содержали сельскохозяйственных животных ($r=0.18$) (см. рис. 33).

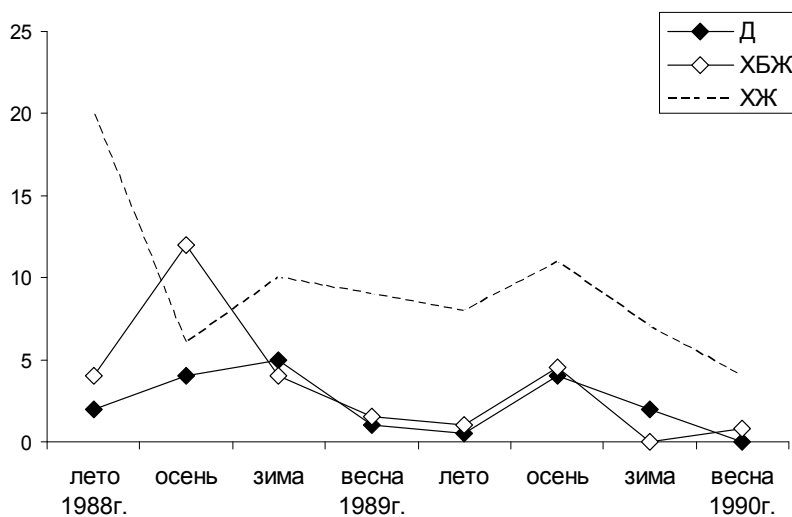


Рис. 33. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в постройках поселка городского типа.

Ось ординат — численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс — годы и сезоны. Условные обозначения: Д — дома, ХБЖ — хозяйственные постройки без животных, ХЖ — хозяйственные постройки с животными.

Динамика численности зверьков в огородах имела много общего с таковой в аналогичных местообитаниях других сельских населенных пунктов: подъемы происходили к осени, спады – зимой, а самое низкое обилие установлено в весеннее время (рис. 34). Возрастание численности мелких млекопитающих с лета по осень было связано с увеличением количества полевой мыши. Летом в огородах преобладала восточноевропейская полевка. В безморозные сезоны в данном типе местообитаний обычны домовая мышь и серая крыса. Но все же большую долю в выловах составляли несинантропные виды.

Бурьяны поселка городского типа отличались от огородов значительными сезонными перепадами численности мелких млекопитающих, но при этом общие закономерности ее изменения были сходны ($r=0.68$ $p<0.05$): максимумы отмечены осенью, минимумы – весной (см. рис. 34).

Колебания численности зверьков на незастроенных территориях поселка городского типа были довольно сходны между собой. При этом они имели значительные совпадения с характером движения обилия зверьков в прилегающих к населенному пункту ценозах: r в диапазоне от 0.6 до 0.88 ($p<0.05$). Несколько меньшее сходство характера сезонной динамики численности выявлены между лесами и бурьянами ($r=0.46$ $p<0.05$).

Изменения обилия зверьков в постройках человека не только имели меньше, чем в других сельских населенных пунктах, совпадений с таковыми на незастроенных территориях поселка городского типа ($r=0.34$), но отличались от характера динамики численности в естественных ценозах, окружающих данный населенный пункт (r от -0.24 до -0.09). Это вполне логично объясняется сезонными перераспределениями мелких млекопитающих на обследуемой территории.

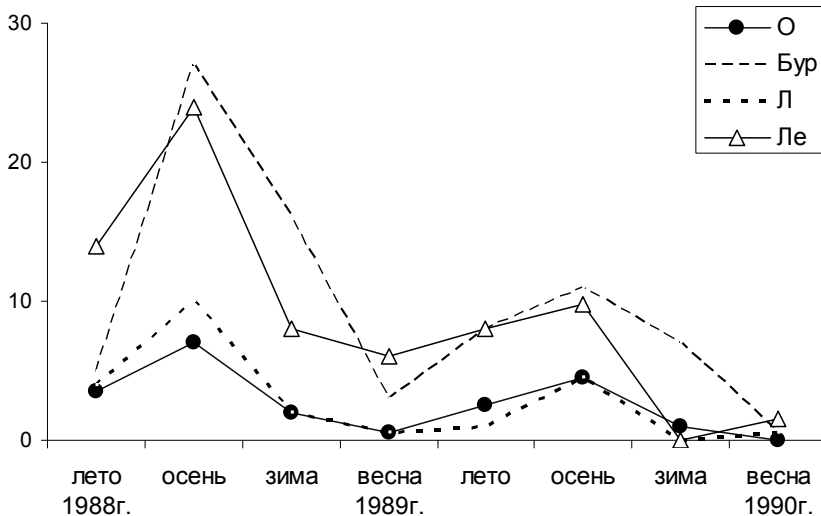


Рис. 34. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях поселка городского типа и прилегающего к нему леса.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: О – огороды, Бур – бурьяны, Л – луга, Ле – леса.

Весьма своеобразные флуктуации обилия зверьков наблюдались в здании кроликокомплекса. Изменения ее кривой характеризовали сезонные отличия от колебаний численности зверьков в других местообитаниях. Так, когда на незастроенных территориях была высокая численность (1988 г.), в четырехэтажном здании кроликокомплекса она была ниже (рис. 35). Затем в отличие от незастроенных территорий происходило плавное нарастание до весны 1989 г., с последующим постепенным понижением к весне 1990 г.

Численность в здании кроликокомплекса определялась обилием постоянно обитающей здесь восточноевропейской полевки, образующей стабильные группы, наиболее крупные на четвертом и третьем этажах. По-видимому, их обилие регулировалось преимущественно внутривидовыми механизмами, а также качеством и сроками проводимых дератизационных работ (Тихонов, Тихонова, 1994). Условия, создаваемые здесь человеком, разительно отличались от природных, поскольку на протяжении всего года на всех этажах здания поддерживались постоянные температура, влажность, освещенность и кормовая база.

Динамика численности мелких млекопитающих на газонах, окружающих кроликокомплекс, имела ярко выраженный сезонный характер. В год обилия (1988) пик приходился на осень (см. рис. 35). Он определялся массовостью восточноевропейской полевки. В годы низкой численности (1989–1990) в выловах преобладала полевая мышь. В зимнее время на протяжении всего периода наблюдений зверьков на газонах отловить не удавалось.

Флуктуации обилия мелких млекопитающих, обитающих в здании и на прилегающих к нему территориях, происходили практически в противофазе ($r = -0.77$ $p < 0.05$). Это позволяет предположить наличие сезонных перемещений грызунов с незастроен-

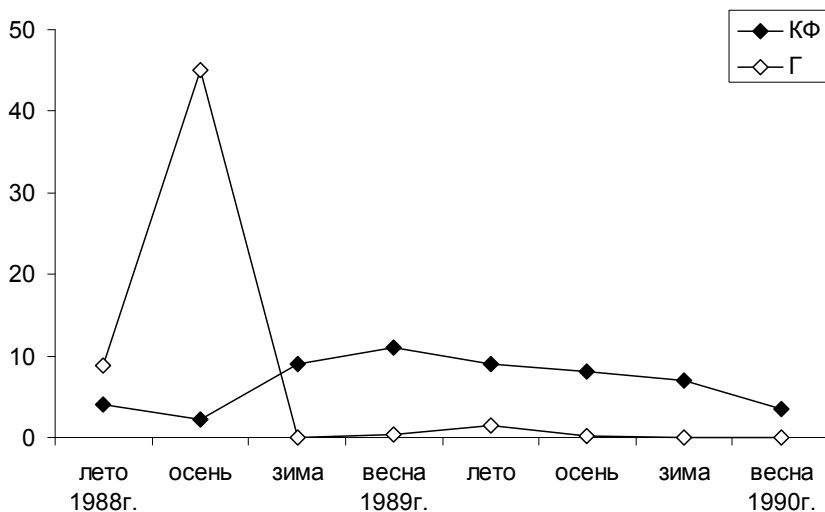


Рис. 35. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в здании кролиководческого комплекса и на газонах вокруг него.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: КФ – кролиководческая ферма, Г – газоны вокруг фермы.

ных территорий в постройки фермы в неблагоприятные периоды года, и наоборот выселение их назад в весенние и летние сезоны.

Между бурьянами хозяйственной части зверофермы и ее животноводческой территории выявлено значительное сходство сезонных изменений численности мелких млекопитающих ($r=0.8$ $p<0.05$) (рис. 36). В 1988 г. пики совпадали и зарегистрированы осенью. Затем произошло общее падение обилия зимой 1988 г. и весной 1989 г., рост к осени этого года и снова спад. Наибольшее отличие этих местообитаний заключалось в том, что в бурьянах хозяйственной части в 1989 г. обилие мелких млекопитающих в целом оказалось выше, чем в бурьянах животноводческой части зверокомплекса. Возможно, это связано с ухудшением экологических условий данного типа биотопа. Поскольку именно в 1989 г. летом и осенью проводилось скашивание бурьянников вокруг шэдов с животными (Тихонов, Тихонова, 1994).

Колебания численности мелких млекопитающих на опушках леса, прилегающего к окраинам зверофермы, были очень сходными с таковыми в бурьянах животноводческой ($r=0.9$ $p<0.05$) и хозяйственной ($r=0.8$ $p<0.05$) частей. Отличие заключалось лишь в том, что неблагоприятные зимние и весенние периоды зверьки на опушках перенесли лучше, если судить по состоянию их обилия (см. рис. 36).

В целом незастроенные территории зверофермы и прилегающие к ней природные биотопы имели много сходства не только по видовому составу обитающих в них мелких млекопитающих, но и по характеру сезонных изменений их обилия. Совершенно иные закономерности динамики численности были присущи диким зверькам, живущим внутри здания кроликофермы. Они не только не совпадали с таковыми на прилегающих газонах, но и отличались от флуктуаций всех других незастроенных территорий (r от -0.29 до -0.45).

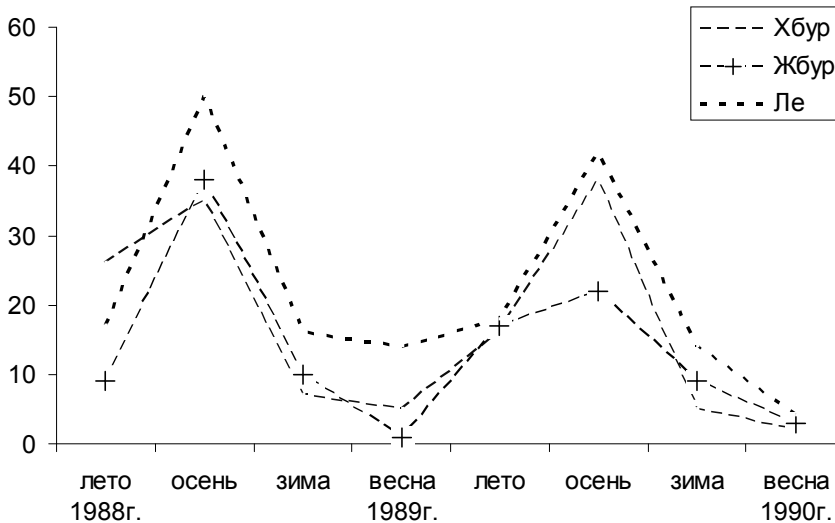


Рис. 36. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в бурьянах зверофермы и в прилегающем к ней лесу.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы и сезоны. Условные обозначения: Жбур – бурьяны животноводческой территории, Хбур – бурьяны хозяйственной части, Ле – леса.

Таким образом, структура сообществ и картина динамики численности мелких млекопитающих на территориях малообжитых сельских населенных пунктов оказалась довольно сходной с таковой в природных ценозах. По-видимому, экология фоновых видов грызунов в большей степени определялась условиями, складывающимися в естественных биотопах. Пока еще не столь преобразованную хозяйственной деятельностью территорию агроландшафта автохтонные мелкие млекопитающие использовали как часть своих участков обитания. В садово-огородном поселке и малообжитой деревне даже население зверьков, зарегистрированных в постройках человека и обитающих на незастроенных территориях, имело довольно много общего.

В обжитых деревнях процесс антропогенного воздействия значительно заметнее. Здесь в большей степени преобразованы территории, входящие непосредственно в сам населенный пункт. Поэтому в структуре сообществ мелких млекопитающих внутри деревни и их экологических особенностях установлено больше сходства, чем в сообществах мелких млекопитающих, обитающих в окружающих обжитую деревню естественных ценозах. Особенно хорошо проявляется эта разница между населением грызунов и насекомоядных построек человека и зверьков из коренных ценозов вне населенного пункта. Начинают проявляться эти различия и между застроенными и незастроенными территориями.

Аналогичные изменения в структуре сообществ мелких млекопитающих и их экологических особенностей становятся еще более очевидными в поселке городского типа – особой разновидности сельского населенного пункта, представляющего собой переходный этап от типично рурального населенного места к малому городу.

Подобные поселки сильно изменяют не только ту территорию, на которой расположены, но и, как города разного географического ранга, начинают значительно влиять на окружающие их ландшафты, формируя, так называемую «пригородную зону» (Хакке, 1987). Поэтому различия в структуре населения и в экологии мелких млекопитающих внутри поселка городского типа и его ближайших окрестностей выражены не так сильно. Однако в данном типе сельского населенного пункта так же, как и в городах, самые значимые различия указанных параметров, как правило, выявляются между постройками человека (особенно жилыми) и незастроенными территориями. В малообжитых населенных пунктах они не так очевидны.

8.4. Особенности биотопической приуроченности фоновых видов

Выше рассмотрены особенности видового состава и других характеристик структуры сообществ, специфики размножения, численности и ее динамики мелких млекопитающих сельских населенных пунктов (глава 7, глава 8 разделы 1–3). В данном разделе мы перейдем к описанию биотопической приуроченности массовых видов.

Свой анализ мы начали с изучения приуроченности синантропа – серой крысы, которая, хотя в данном случае и не относится к числу фоновых видов, но более остальных отловленных нами видов тяготеет к обжитым человеком местам. Крыса имеет склонность к проникновению на территории с интенсивным хозяйственным (в том числе и сельскохозяйственным) освоением (Серая крыса, 1990). Этот вид экологически пластичен. Во многих регионах нашей страны значительная часть его популяций в безморозный период выселяется в природу (Гамбарян, Дукельская, 1955; Дмитриева, 1958, 1964; Рыльников и др., 1984, 1990, 1994; Карасева и др., 1988а; Серая крыса, 1990 и др.).

Серая крыса была отмечена нами во многих биотопах сельских населенных пунктов. При анализе относительной биотопической приуроченности выявили, что, несмотря на обитание крыс в постройках всех обследованных населенных пунктах, только на турбазе и в поселке городского типа приуроченность вида была достоверна, а степень ее высока (от +0.61 до +0.9). Приуроченность к домам турбазы можно объяснить тем, что здесь в месте временного проживания людей создаются весьма привлекательные для вида условия. Это – наличие пищевой свалки, столовой, пищевых складов и остатков продуктов питания в домах отдыхающих и вокруг них. Приуроченность к домам поселка городского типа можно объяснить, во-первых, близким расположением звероводческого комплекса с богатой кормовой базой, и весьма вероятным перемещением оттуда крыс в жилье человека. Во-вторых, наличием в 2–5-этажных зданиях мусоропроводов, а следовательно и большого количества пищевых остатков в мусороприемниках. Известно, что благодаря мусоропроводам пасюки имеют возможность кормиться в подвалах, где они и поселяются (Мелкова, 1987, 1990; Рыльников и др., 1990; Серая крыса, 1990). Именно здесь чаще всего и отлавливали серую крысу, несколько реже на первых этажах и вокруг зданий. В малообжитых и обжитых деревнях самая высокая приуроченность вида была характерна хозяйственным постройкам, главным образом животноводческим, где в обилии были пища и убежища (+0.69 – +0.9).

Другой синантроп – домовая мышь – во временном поселении в лесу отсутствовала. В садово-огородном поселке, малообжитой и обжитой деревнях – единична. В поселке городского типа была обычна, но достоверной приуроченности не имела ни к одному из типов местообитаний (Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1995).

Оба синантропных вида являются индикаторами степени антропогенного преобразования (Баруш, 1980; Мазинг, 1987; Povolny, 1963; Gold, 1974; Yalden, 1980; Homolka, 1983; Dicman, Doncaster, 1987). В малообжитых населенных пунктах доля их мала и возрастает по мере увеличения населенных пунктов. Анализируя результаты многочисленных исследований отечественных зоологов, можно прийти к выводу, что в условиях средней полосы России домовая мышь больше тяготеет к урбанизированным территориям, чем к руральным (Тупикова, 1947; Траут, 1950; Кулик, 1951; Дмитриева, 1958, 1964; Косминский, 1960; Верещагин, Воронов, 1968; Тошигин, 1974; Дайбровский, 1983; Кучерук, 1988; Мелкова, 1989, 1990; и многие другие).

Особый интерес представляет сравнительный анализ особенностей биотопической приуроченности в разных типах сельских населенных пунктов несинантропных видов (Дмитриева, 1958, 1964; Дымин, 1980; Тихонов, 1991а). Это позволит выяснить, какие из автохтонных видов могут успешнее приспособиться к новым условиям обитания, и понять некоторые экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих сельских населенных пунктов (Тихонов, 1991б).

По данным наших исследований присутствие в населенных пунктах полевой мыши тесно связано с уровнем и характером их преобразования, обжитости, а также с объемом и спецификой сельскохозяйственных мероприятий (Тихонова, 1990а; Тихонов, 1991а; Богомоллов и др., 1992; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1995; Тихонова и др., 1994, 1995; Тихонова, 2002). Появление зверька в постройках, а также на территориях вокруг них, отмечено только в садово-огородном поселке, обжитой деревне и поселке городского типа. Однако к этим типам местообитаний вид не был приурочен. Во все годы исследования сельских ландшафтов полевая мышь наиболее многочис-

ленна была в бурьянах, к которым у нее и установлена достоверная биотопическая приуроченность, причем самая высокая ее степень отмечена в поселке городского типа (табл. 22). Приуроченность вида установлена также к опушкам смешанного леса, прилегающего к поселку. Ко всем остальным биотопам данного населенного пункта полевая мышь достоверной приуроченности не проявляла, даже к тем, где она была многочисленна (луга, поля). Таким образом, полевая мышь отдает явное предпочтение биотопам с рудеральным типом растительности. Причем, чем больше в процессе рурализации преобразована хозяйственной деятельностью человека территория сельского населенного пункта, тем выше степень относительной биотопической приуроченности к данным местообитаниям (Карасева, 1979; Тихонова, Тихонов, 1986а; Карасева, Тихонова, 1990; Тихонов, 1991а, 1991б; Тихонова, 1990а; Тихонов и др., 1992).

Малая лесная мышь в садово-огородном поселке проявляла достоверную биотопическую приуроченность к нескольким типам местообитаний. Самая высокая ее степень характерна для широколиственных лесов рядом с поселком (см. табл. 22). Выявлена она также в огородах и постройках. В сельских населенных пунктах Верхневолжья малая лесная мышь ни к одному из местообитаний не испытывала достоверной биотопической приуроченности (Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1995). Следует отметить лишь некоторую тенденцию предпочтения у данного вида к обитанию в парке поселка городского типа. Отсутствие ожидаемого предпочтения малой лесной мышью лесных ценозов Верхневолжья, вероятно, связано с некоторым несоответствием данного типа биотопа (смешанные и хвойные леса подзоны южной тайги) экологии вида. В окрестностях сельских населенных пунктов Приокской провинции лесной физико-географической зоны малая лесная мышь явно тяготела к широколиственным и смешанным лесам с хорошо выраженным подлеском. В них этот вид был вторым по значимости после доминирующей рыжей полевки (Мясников, 1976, 1977; Тихонова, Тихонов, 1986а, 1986б, 1995; Томашевский, Тихонова, 1986; Томашевский и др., 1986).

В целом малая лесная мышь положительно реагировала на незначительное и умеренное сельскохозяйственное преобразование ландшафта. Когда степень рурализации значительно возростала, вид становился малочисленным (Тихонов, Тихонова, 1995; Тихонова, Тихонов, 2003). Похожие данные были получены и другими исследователями, работавшими в лесах Подмоскovie (Быков, 1985; Жигарев, 1983, 2004, 2006; Алпатов, Жигарев, 2001; Алпатов, 2003; Бакун и др., 2003).

Рыжая полевка демонстрировала явную достоверную приуроченность к коренным лесным ценозам, окружающим временное поселение людей, садово-огородный поселок, малообжитую и обжитую деревни (см. табл. 22). Однако при этом вид не проявлял приуроченности к лесам, прилегающим к поселку городского типа и подверженным сильному антропогенному воздействию. В садово-огородном поселке незначительная приуроченность рыжей полевки установлена к хозяйственным постройкам. А в малообжитых деревнях еще и к домам. В целом же рыжая полевка более чувствительна к антропогенному воздействию, чем малая лесная мышь (Жигарев, 2006). Но на незначительные нагрузки на опушке смешанных лесов полевка реагировала увеличением обилия, поскольку в данном местообитании происходило обогащение кормовой базы (Нуриманова, 2010).

Восточноевропейская полевка проявляла себя как эвритопный вид, демонстрируя достоверную биотопическую приуроченность к разным типам местообитаний: домам

(в малообжитой и обжитой деревнях), к хозяйственным постройкам и территориям вокруг домов обжитой деревни, к огородам этой же деревни и садово-огородного поселка, где она также предпочитала еще и бурьяны (см. табл. 22). В поселке городского типа этот вид явно тяготел к полям (см. табл. 22).

Обыкновенная полевка более стенопна: во всех типах деревень она проявляла приуроченность к более удаленным от населенных типов лугам (табл. 20). И только в садово-огородном поселке этот вид демонстрировал достоверную биотопическую приуроченность к огородам.

Выявив основные закономерности видового состава, распределения и структуры сообществ мелких млекопитающих сельских населенных пунктов, перейдем к рассмотрению этих же параметров на территориях городов разного географического ранга, которое будет изложено в последующих главах рукописи.

Примечания к таблице 22: ВП – временное поселение, СОП – садово-огородный поселок, МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа; «←» – вид отсутствует, + – вид присутствует, +0.5 – степень приуроченности.

Глава 9

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТРЕХ ГОРОДАХ РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАНГА

Города – это часть культурного ландшафта, созданного человеком. Но при этом они представляют собой самостоятельную категорию, так называемый девастированный ландшафт (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). Ему присуща долговременная конфронтация природного и антропогенного компонентов (Orpavil, 1978). Это касается не только города и окружающих его территорий, но и вобранных и преобразованных им территорий.

Возникновение, агрегация и концентрация человеческих поселений приводят к значительным изменениям биоты ландшафтов (Гладков, Рустамов, 1975). Структура сообществ во многом зависит от разнообразия среды, созданной человеком. При рассмотрении городов экологами их принято считать урбосистемами, складывающимися из двух компонентов: техноценоза и биоценоза (Баруш, 1980; Мазинг, 1987; Клауснитцер, 1990; Odum, 1977; Masing, 1979). Постройки человека – это часть техноценоза, как правило, малопригодная для обитания автохтонных видов животных (Гладков, Рустамов, 1975). Сообщества мелких млекопитающих урбанизированных территорий в целом и построек в частности – продукт интеракции между человеком, созданной им девастированной средой и популяциями животных в пространстве и во времени (Odum, 1977). И это может служить причиной увеличения ареала не только склонных к синантропии видов (Большаков, Шубникова, 1988; Тихонова и др., 1988; Картавцева и др., 2011).

Как уже говорилось выше, видовой состав и распределение грызунов и насекомоядных – обитателей урбанизированных территорий – могут существенно отличаться от биотопического распределения и обилия зверьков в естественных местообитаниях, окружающих города. На что указывают и другие исследователи населенных пунктов разных географических рангов (Гынгазов и др., 1980; Кучерук, 1988; Пономарев и др., 1994; Кривоногов и др., 2004; Раман, 2004; Заmoreва, Дмитриев, 2007; Gold, 1975; Rauser et al., 1976; Yalden, 1980; Mabelis, 2005; и др.). Это во многом зависит от специфики населенного пункта: его размеров, конфигурации, возраста, функций, наличия внутри городов местообитаний, пригодных для жизнедеятельности мелких млекопитающих, степени изолированности этих территорий от природных экосистем и прочих характеристик (Давыдова и др., 2000; Богомоллов и др., 2001, 2009; Прокофьев, 2006; Тихонов и др., 2008д, Тихонова и др., 2008е, 2010; Суrow и др., 2011). И, конечно, от возможности адаптации тех или иных видов к особым экологическим условиям, складывающимся в населенных человеком местах (Баруш, 1980; Кучерук, Карасева, 1992; Мешкова, Федорович, 1996; Суrow и др., 2011; Povolny, Sustek, 1982; Pye et al., 1999; Mikulova, Frynta, 2001; Загороднюк, 2003; Pockock et al., 2004; Hariolas., Tuliapurka; 2007.

Рассматривая город (урбоценоз) как эволюционно новую среду обитания, освоенную дикими животными, мы учитываем, что эта целостная система включает две составляющие – техноценоз и биоценоз, неразрывно связанные между собой (см. главы 5, 6). Поэтому анализ экологических особенностей мелких млекопитающих любого города должен подразумевать не только описание видового состава, обилия и распределения зверьков на зеленых территориях (в биоценозе), но и изучение тех же самых параметров в постройках человека разного типа и назначения, которые являются частью этого техноценоза (Мазинг, 1987; Клауснитцер, 1990; Тихонова, 1990а, 2002; Тихонова и др., 2009д; Haeseler, 1972; Masing, 1979; Keve, 1983; Dicman, Doncaster, 1987 и др.).

9.1. Видовой состав и распределение мелких млекопитающих в постройках человека

9.1.1. Малый город

В шести обследованных типах строений г. Черноголовка было зарегистрировано восемь видов грызунов и три вида насекомоядных (табл. 23). В помещениях технического назначения чаще остальных отлавливали домовых мышей, редко – серую крысу, очень редко – полевую мышь. Административно-хозяйственные помещения и жилые

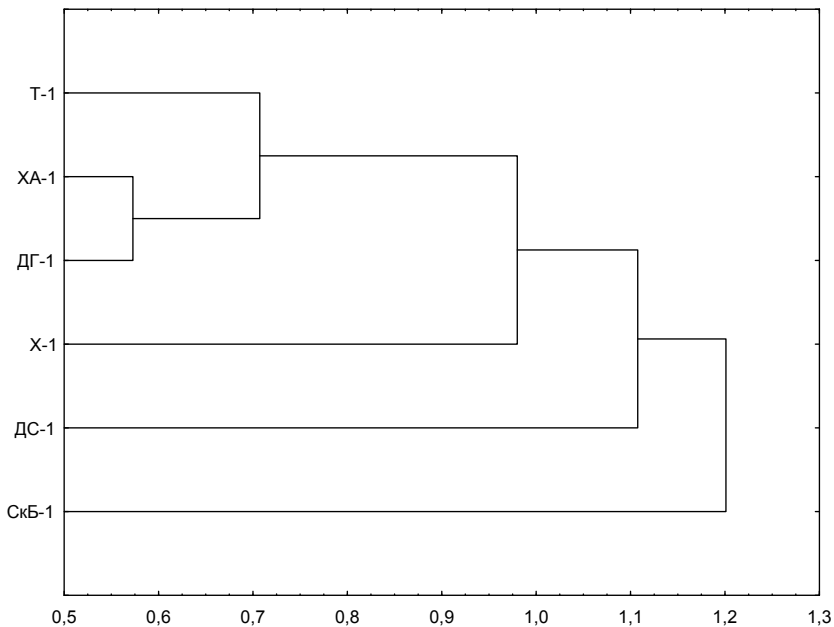


Рис. 37. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих в постройках человека малого города.

Ось ординат – тип постройки, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Т-1 – помещения технического назначения, ХА-1 – хозяйственно-административного, ДГ-1 – городские жилые дома, Х-1 – хозяйственные постройки, ДС-1 – жилые дома сельского типа, СкБ-1 – склады продуктов и хранилища овощей.

Таблица 23. Видовой состав мелких млекопитающих в постройках человека малого города

	Тип постройки					
	Помещения технического назначения	Хозяйственно- административные постройки	Жилые дома городского типа	Хозяйственные постройки	Жилые дома сельского типа	Продуктовые склады и хранилища овощей
Обилие в баллах	1	1	1	2	2	2
Серая крыса	+	+	+	+	+	*
Домовая мышь	*	*	**	*	**	*
Полевая мышь	+	+	+	*	+	*
Малая лесная мышь				+	+	+
Мышь малютка				+		+
Восточно- европейская полевка				+	+	*
Обыкновенная полевка						+
Рыжая полевка				+	+	+
Обыкновенная бурозубка				+	+	+
Малая бурозубка				+	+	+
Малая белозубка		+	+	+	+	+

Примечание: + – вид малочисленен (редок); * – вид обычен; ** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

дома городского типа практически не различались по видовому составу зверьков, входящих и/или обитающих в них. В этих типах построек обычна домовая мышь и единична малая белозубка. В жилых домах сельского типа отловлено девять видов зверьков, среди которых превалировала домовая мышь. Далее в порядке убывания обилия здесь встречались серая крыса, полевая мышь, восточноевропейская полевка, малая лесная мышь, малая белозубка, рыжая полевка и обыкновенная бурозубка. Крайне редка малая бурозубка. В хозяйственных постройках малого города обнаружено десять видов мелких млекопитающих. Для данного типа местообитаний обычными являются два вида: домовая и полевая мыши, а самыми редкими были рыжая полевка,

мышь-малютка и малая бурозубка (см. табл. 23). К наиболее заселенным грызунами и насекомоядными типам построек можно отнести продуктовые склады и овощные хранилища, в которых отловлено 11 видов мелких млекопитающих. Здесь в разряд «обычные» попали серая крыса, домовая и полевая мыши, восточноевропейская полевка. В хранилищах овощей обнаружен и такой редкий для построек малого города вид, как обыкновенная полевка. Причем случаи ее заходов в данный тип помещений оказались даже более частыми, чем у рыжей полевки и особенно у малой бурозубки.

Кластерный анализ (евклидово расстояние) выявил, что менее всего различий по видовому составу и обилию обитающих в них мелких млекопитающих оказались помещения технического назначения, хозяйственно-административные постройки и жилые многоэтажные дома городского типа (рис. 37). Далее всех от этой группы отстояли продовольственные склады с овощными базами и жилые одноэтажные дома сельского типа. Хозяйственные постройки малого города занимали промежуточное положение в кластере между двумя вышеуказанными группами.

9.1.2. Крупнейший город

В крупнейшем городе – Ярославле – менее всего заселены грызунами помещения технического назначения. Здесь установлено обитание домовая мышь, изредка отлавливали серую крысу (табл. 24). Сходная картина видового состава мелких млекопитающих характерна для хозяйственно-административных построек, учреждений общепита и жилых домов городского типа, где обнаружено три вида грызунов. Различия заключались лишь в частоте встречаемости зверьков. Так, в хозяйственно-административных зданиях чаще других видов отлавливали домовую мышь. В жилых домах городского типа при том же доминанте обычным видом становилась серая крыса. На территории учреждений общепита она была преобладающим видом, оттесняя на второе место домовую мышь. Изредка в этих помещениях регистрировали заходы полевой мыши. Внутри учреждений общепита обнаружена еще и малая белозубка. Довольно разнообразный видовой состав зверьков установлен в жилых домах сельского типа, которые располагались ближе к окраинам города. В этих постройках доминировала домовая мышь. Ей несколько уступала серая крыса. Остальные виды редки. Здесь в отличие от перечисленных выше помещений обнаружены малая лесная мышь, рыжая полевка, обыкновенная полевка (в широком смысле) и обыкновенная бурозубка. Еще большее число видов мелких млекопитающих отловлено на продуктовых складах и овощных базах. Примерно в равном соотношении встречались обычные для этих типов построек серая крыса, домовая и полевая мыши, и виды-двойники обыкновенной полевки. Все остальные – редки.

Полученные результаты свидетельствуют, что домовая мышь – самый приспособленный к обитанию в постройках крупнейшего города вид грызунов. Он повсеместно встречается во всех типах строений, входя в категории «обычен» и «преобладает». Второй по частоте поимок вид – серая крыса, которая только в трех типах зданий была редка, в остальных обычна, а в одном преобладала. Полевая мышь оказалась на третьем месте. Она изредка проникала почти во все типы построек (кроме помещений технического назначения), но лишь на продуктовых и овощных базах попадала в категорию «обычна» (см. табл. 24). Все остальные виды по частоте встречаемости в постройках относятся к категории «редки».

Таблица 24. Видовой состав мелких млекопитающих в постройках человека крупнейшего города

Виды	Биотоп						
	Помещения технического назначения	Хозяйственно-административные постройки	Жилые дома городского типа	Хозяйственные постройки	Жилые дома сельского типа	Продуктовые склады и хранилища овощей	Пищевые предприятия
Обилие в баллах	1	1	1	2	2	2	2
Серая крыса	*	*	**	*	**	**	**
Домовая мышь	***	***	***	**	***	**	**
Полевая мышь		*	*	**	*	**	*
Малая лесная мышь				*	*	*	
Мышь-малютка				*		*	
Обыкновенная полевка в широком смысле				*	*	**	
Восточно-европейская полевка				*	*	*	
Обыкновенная полевка				*	*	*	
Полевка-экономка					*	*	
Рыжая полевка				*	*	*	
Обыкновенная бурозубка				*	*	*	
Малая бурозубка				*	*	*	
Малая белозубка				*	*	*	*

Примечание. * – вид малочисленен (редок); ** – вид обычен; *** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

Так же, как и в малом городе, по сходству населения мелких млекопитающих технические, хозяйственно-административные постройки и дома городского типа образуют одну группу (рис. 38). В другую группу вошли хозяйственные строения, продуктовые склады с овощными базами и жилые дома сельского типа. По-видимому, в разных типах построек человека малого и крупнейшего городов складывались сходные

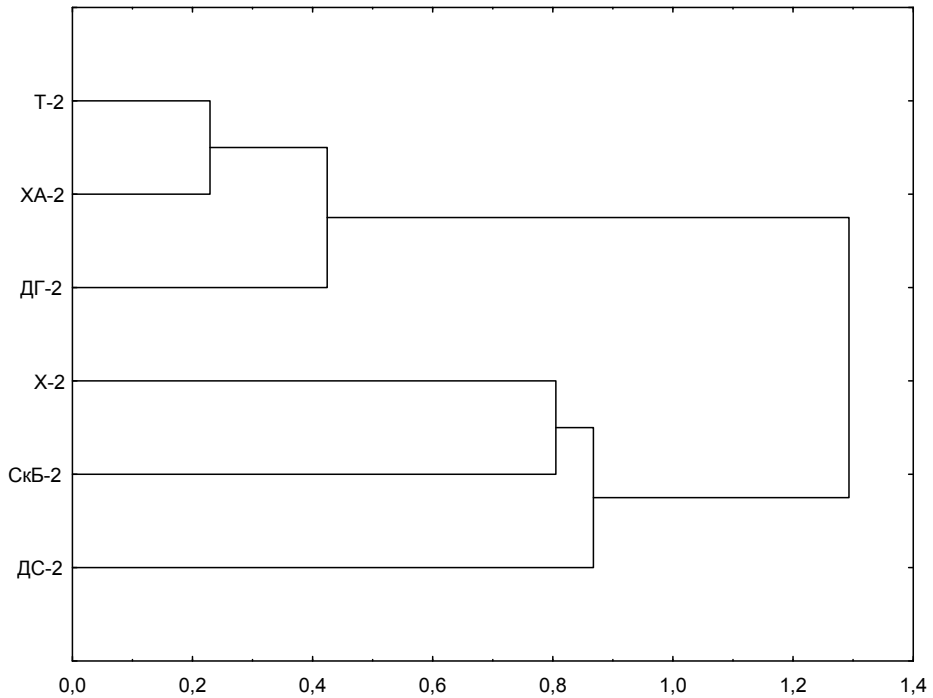


Рис. 38. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих в постройках человека крупнейшего города.

Ось ординат – тип постройки, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Т-2 – помещения технического назначения, ХА-2 – хозяйственно-административного, ДГ-2 – городские жилые дома, Х-2 – хозяйственные постройки, ДС-2 – жилые дома сельского типа, СкБ-2I – склады продуктов и хранилища овощей.

условия, более благоприятные для инвазийных синантропов и малопригодные для автохтонных зверьков. Мы полагаем, что на видовой состав мелких млекопитающих, заходящих в помещения, значительное влияние оказывают не только условия, созданные человеком внутри этих местообитаний, но и внешнее их окружение. Так, в сходных постройках малого города и за его пределами видовой состав зверьков различался (Тихонова, 2002; Тихонова и др., 2006а).

9.1.3. Крупнейшая городская агломерация

В Москве за многолетний период исследований в помещениях технического назначения и в хозяйственно-административных постройках удалось обнаружить всего три вида грызунов (табл. 25). При явном преобладании домовый мышь в данном типе строений в орудия лова изредка попадали серая крыса и полевая мышь. Всего в жилых домах городского типа крупнейшей городской агломерации зарегистрировано пять видов зверьков. Доминировала домовый мышь. Кроме уже перечисленных выше мелких млекопитающих в жилые дома могли заходить малая лесная мышь и малая бело-

Таблица 25. Видовой состав мелких млекопитающих в постройках человека крупнейшей городской агломерации

Виды	Биотоп								
	Помещения технического назначения	Хозяйственно-административные постройки	Жилые дома городского типа	Хозяйственные постройки	Жилые дома сельского типа	Продуктовые склады и хранилища овощей	Пищевые предприятия	Оранжереи теплицы	Животноводческие комплексы
Обилие в баллах	1	1	1	2	2	2	2	2	2
Серая крыса	*	*	**	*	**	**	**	*	***
Домовая мышь	***	***	***	**	**	**	**	**	**
Полевая мышь	*	*	*	**	*	**	*	**	**
Малая лесная мышь			*	*	*	*	*	*	*
Мышь-малютка					*	*		**	*
Обыкновенная полевка в широком смысле				*	*	**		**	**
Восточно-европейская полевка				*	*	**	**	**	**
Обыкновенная полевка					*	**	*	**	*
Полевка-экономка					*	*		*	*
Рыжая полевка					*	*		*	*
Обыкновенная бурозубка					*	*		*	*
Малая бурозубка					*	*		*	*
Малая белозубка			*	*	*	*	*	*	*

Примечание: * – вид малочисленен (редок); ** – вид обычен; *** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

зубка. Среди семи видов, отловленных в хозяйственных постройках, обычными были домовая и полевая мыши. На пищевых предприятиях чаще остальных видов регистрировали домовую мышь и серую крысу. В разряд «фоновых» попала и восточноевропейская полевка. Наибольшее количество мелких млекопитающих обитало на продуктовых складах, овощных базах, в оранжереях и теплицах, а также в животноводческих

помещениях, обычно расположенных ближе к окраинам города. В этих типах построек впервые отмечены заходы мыши-малютки, обыкновенной и рыжей полевок, обыкновенной бурозубки и полевки-экономки. В постройках, где содержались сельскохозяйственные животные, доминировала серая крыса, а к категории «обычные» можно отнести домовую и полевую мышей, и восточноевропейскую полевку (см. табл. 25).

Менее всего различий по видовому составу и обилию зверьков, как в случае с двумя другими городами, в крупнейшей городской агломерации оказалось в помещениях технического назначения, хозяйственно-административных постройках, жилых домах городского типа, а также на пищевых предприятиях (см. рис. 39). Сходно с ними было население зверьков хозяйственных строений и жилых домов сельского типа. В другую менее близкую к ним группу кластера объединились животноводческие постройки, оранжереи и теплицы. Дальше всех по видовому составу и численности обитающих в них мелких млекопитающих отстоят продовольственные склады и хранилища овощей крупнейшей городской агломерации (рис. 39).

Таким образом, в трех городах разного географического ранга практически идентичным оказалось население грызунов в помещениях технического назначения и хозяйственно-административных постройках. Много общего выявлено и в количестве

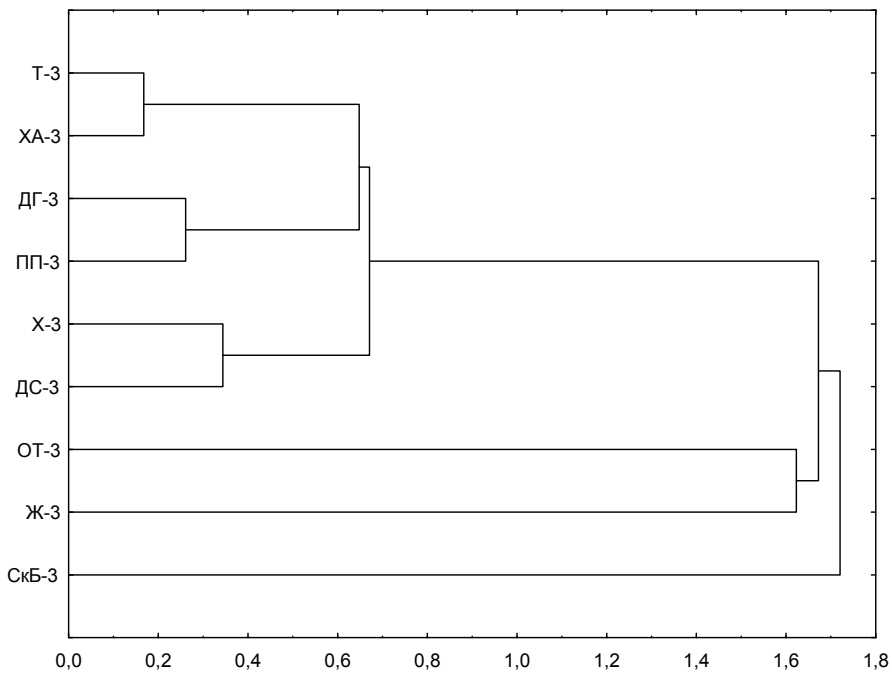


Рис. 39. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих в постройках человека крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – тип постройки, ось абсцисс – меры различий..

Обозначения: Т-3 – помещения технического назначения, ХА-3 – хозяйственно-административного, ДГ-3 – городские жилые дома, Х-3 – хозяйственные постройки, ДС-3 – жилые дома сельского типа, СББ-3 – склады продуктов и хранилища овощей, ПП-3 – пищевые предприятия, ОТ-3 – оранжереи и теплицы, Ж-3 – животноводческие помещения.

видов, способных проникать в многоэтажные жилые дома и некоторые другие типы зданий. Во всех трех городах наиболее заселенными и посещаемыми мелкими млекопитающими оказались постройки, предназначенные для хранения сельскохозяйственной продукции и для содержания домашних животных.

По всей видимости, многоэтажные каменные строения (включая и жилые дома) трудно проницаемы для большинства видов мелких млекопитающих, способных к обитанию или к регулярным заходам внутрь построек. Кроме того, подобные типы местобитаний (особенно помещения технического назначения и хозяйственно-административные здания) в силу своих особенностей были мало привлекательны для грызунов и насекомых. Более доступные для них жилые одноэтажные дома сельского типа активно заселялись зверьками, которые находили здесь достаточное количество пищи и убежищ. Постройки сельскохозяйственного назначения (овощные базы, оранжереи, теплицы, птицефермы, свинарники и др.) – самый привлекательный и наиболее часто используемый мелкими млекопитающими тип помещений, в который они охотно вселяются и могут длительное время обитать внутри него и на прилегающих территориях.

Характер и продолжительность использования некоторыми видами зверьков построек человека в городах во многом зависит от качеств и назначения данных объектов, немаловажным среди которых следует считать их грызунопроницаемость и особенности расположения в черте города (Тоцигин, 1974; Рыльников, 1984; Мелкова, 1987, 1989). В целом же в трех разных населенных пунктах закономерности заселения мелкими млекопитающими этой части техноценоза имели много общего.

Сравнительный анализ (с использованием метода «евклидова расстояния») населения зверьков, обитающих в разных типах построек человека трех городов, выявил довольно близкое сходство всех жилых домов городского типа, хозяйственно-административных и технических построек, а также пищевых предприятий крупнейшей городской агломерации (рис. 40). Другую близкую группу образовали хозяйственные постройки, жилые дома сельского типа, продовольственные склады и овощные базы малого и крупнейшего городов. Несколько обособлены от этих группировок, имеющих минимальную степень различий (менее 1.0), склады и овощные базы, оранжереи, теплицы и животноводческие постройки крупнейшей городской агломерации. При этом мера их различий невелика и колеблется по шкале евклидова расстояния в пределах значений от 1.5 до 1.65 (см. рис. 40).

Несмотря на отличия, существующие между тремя городами, население мелких млекопитающих в одних и тех же типах построек у них сходно. Эта закономерность обусловлена тем, что лишь немногим видам удается адаптироваться к обитанию внутри построек человека. Наиболее приспособлены к обитанию в помещениях синантропы (Мешкова, Федорович, 1996; Котенкова и др., 1999; Котенкова, Мунтяну, 2006, 2007; Bao Yi-xin et al., 2003; Росock et al., 2004). Прежде всего, домовая мышь, которая отмечена практически во всех типах данных местобитаний. Успешно освоила разнообразные помещения и серая крыса. В некоторые строения могли проникать и даже задерживаться на сравнительно длительное время полевая мышь и восточноевропейская полевка. По всей видимости, менее приспособлены к постройкам малая лесная мышь, мышь-малютка, малая белозубка и обыкновенная полевка. Заходы остальных видов мелких млекопитающих в помещения городов редки и, скорее всего, носят случайный характер. Эти виды не задерживаются в них на сколько-нибудь продолжитель-

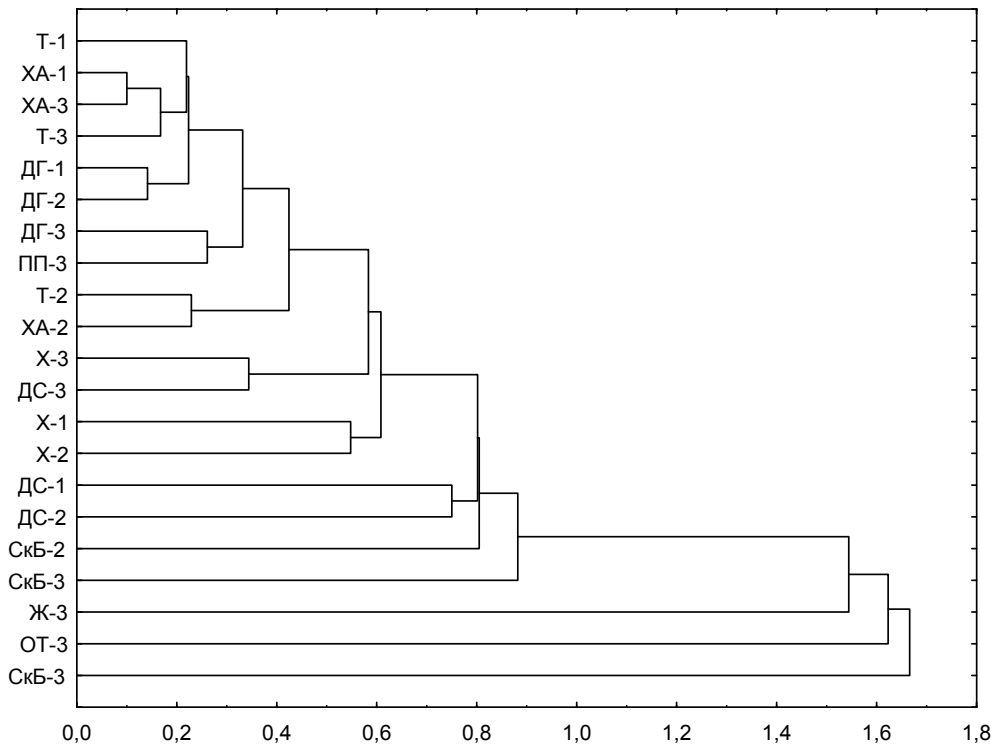


Рис. 40. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих в постройках человека малого города (1), крупного города (2) и крупнейшей городской агломерации (3).

Ось ординат – тип постройки, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Т – помещения технического назначения, ХА – хозяйственно-административного, ДГ – городские жилые дома, Ж – хозяйственные постройки, ДС – жилые дома сельского типа, СкБ – склады продуктов и хранилища овощей, РР – пищевые предприятия, ОТ – оранжереи и теплицы, Ж – животноводческие помещения.

ное время. Из всех рассмотренных нами типов построек более привлекательны для грызунов и некоторых видов насекомоядных строения сельскохозяйственного назначения (животноводческие, овощные базы, оранжереи и теплицы).

Полученные нами данные во многом совпадают с результатами исследователей, работавших в разных типах помещений, аналогичных выделенным нами, на территории и в окрестностях Москвы и других городов (Кузякин, 1950, 1952; Рыльников, 1984, 1994; Мазинг, 1987; Мелкова, 1987, 1989, 1990; Ксенц и др., 1988; Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999; Kucheruk, 1965; Pelikan at al., 1980; Homolka, 1983; Rowe et al., 1983; Росcock et al., 2004).

9.2. Видовой состав и распределение мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов разного географического ранга

Структура биот во многом зависит от сложности и разнообразия среды обитания, созданной человеком. Несмотря на очевидную актуальность данной проблемы, ею начали заниматься сравнительно недавно, в XX веке (Strawinski, 1971). Важно не только изучать оазличия структуры и разнообразия девастированного и природного ландшафтов, но и анализировать эти параметры внутри поселений человека разного географического ранга (Rauser, 1978). В связи с чем необходимо изучение видового состава и особенностей распределения мелких млекопитающих – обитателей разнообразных зеленых участков урбанизированных территорий (Odum, 1977).

Предварительно проведенная нами типология биотопов, находящихся в пределах урбанизированных территорий (см. главу 6), дает возможность детального сравнительного анализа населения зверьков различных местообитаний в городах разных географических рангов. Чему и посвящен следующий раздел главы.

9.2.1. Малый город

В пределах данного населенного пункта (г. Черноголовка) было выделено и обследовано 17 типов биотопов, в которых в целом установлено обитание 13 видов грызунов и 5 насекомоядных.

До 1999 г. на газонах малого города обнаружено всего два вида грызунов (Тихонова и др., 2001б), но при дальнейшем обследовании (2000–2008 гг.) и более широком охвате территорий зарегистрирован еще один вид – полевая мышь (табл. 26). На бульварах города при таком же низком обилии зверьков встречались те же виды, что и в предыдущем биотопе. В скверах их отмечено пять. Доминировала домовая мышь, ей несколько уступала в обилии полевая. Свалки, как правило, расположенные ближе к городским окраинам, более плотно заселены зверьками. В этом типе биотопа кроме уже указанных видов обитали обыкновенная полевка, малая белозубка и обыкновенная бурозубка. Превалировала серая крыса. Пустыри при сходном обилии встречающихся на их территории мелких млекопитающих характеризовались более бедным видовым составом. В них отсутствовали синантропы и малая лесная мышь. В бурьянах города обитало и сравнительно большое количество зверьков (см. табл. 26). Содоминантами данного типа биотопа оказались полевая мышь и восточноевропейская полевка (последняя незначительно уступала в обилии первому виду). Обычны в этом типе ценоза домовая и малая лесная мыши, обыкновенная полевка и обыкновенная бурозубка. На полях (преимущественно зерновых), заселенных девятью видами грызунов и насекомоядных, превалировала обыкновенная полевка (Тихонов и др., 1998). Второе место по встречаемости в данном типе местообитаний занимала восточноевропейская полевка, явно уступая своему виду-двойнику в обилии. Но на межах восточноевропейская превосходила обыкновенную полевку по численности, становясь здесь доминантом. Обыкновенная полевка, полевая и малая лесная мыши – обычны. В данном типе биотопа установлено обитание 11 видов мелких млекопитающих. До 1999 г. на межах нам не удавалось зарегистрировать малую белозубку и европейского крота (Тихонова и др., 2001б). В лугах отмечено 12 видов (см. табл. 26). Доминировала обыкновенная

Таблица 26. Видовой состав мелких млекопитающих на незастроенных территориях малого города

Виды	Биотоп																
	Газоны	Бульвары	Скверы	Свалки	Пустыри	Бурьяны	Поля	Межи	Луга	Огороды	Сады	Кустарники	Берега рек	Деградирующие парки	Регулярные парки	Ландшафтные парки	Лесопарки
Обилие в баллах	1	1	1	2	2	4	3	4	3	3	3	2	4	1	2	3	3
Серая крыса			*	***		*				*	*	*	*	*	*	*	*
Домовая мышь	**	***	***	**		**	*	*	*	**	**		*	*	*	*	*
Полевая мышь	*	*	**	*	**	***	*	**	**	**	***	*	***		***	**	*
Малая лесная мышь			*	*		**	*	**	*	**	***	**	**		*	***	***
Мышь-малютка						*	*	*	*	*	*		*				*
Восточно-европейская полевка	*	*	*	*	*	***	**	***	**	***	**	*	*		*	*	*
Обыкновенная полевка				*	*	**	***	**	***	*	*	*	*			*	*
Полевка-экономка						*	*	*	*	*	*		*				*
Темная полевка									*								*
Водяная полевка													*				
Рыжая полевка						*	*	*	*	*	*		*			**	***
Лесная мышовка											*						*
Обыкновенная бурозубка				*	*	**	*	*	*	*	*		**			**	**
Малая бурозубка													*			*	*
Малая белозубка				*	*	*		*	*	*	*	*	*		*	*	*
Обыкновенная кутора						*					*		*				*
Европейский крот						*		*	*	*	*		*				*

полевка, обычными были полевая мышь и восточноевропейская полевка. В огородах, расположенных на периферии малого города, обитает 12 видов мелких млекопитающих. В отличие от предыдущих лет исследований (Тихонов и др., 1998; Тихонова и др., 2001б) в последнее время здесь стала встречаться еще и полевка-экономка. Абсолютным доминантом этого типа местообитаний за все время проводимых нами работ была восточноевропейская полевка (Тихонов и др., 1998, 2006а,б; Тихонова, 2002; Тихонова и др., 2006а, в). В категорию «обычные» входили полевая, домовая и малая лесная мыши. Наиболее значительные изменения, по всей видимости, происходили в населении зверьков, обитающих в садах города. Если раньше в этом типе биотопов численность мелких млекопитающих была сравнительно низка (2 балла обилия), а видовой состав зверьков беден (6 видов) (Тихонова и др., 2001б), то в последние годы картина резко изменилась. Прежде всего, возросло обилие (до 3 баллов) и сильно увеличилось разнообразие видов (до 14) (см. табл. 26). Возможно, это связано с изменившейся экологической ситуацией, заключающейся в росте количества садовых участков на окраинах малого города. До 1999 г. наши исследования этих типов местообитаний сосредотачивались на территориях внутри города, и прилегающей к нему д. Черноголовка. Начиная с 2000 г. работы проводились в садовых кооперативах на его окраинах. В этих биотопах выявлено наличие двух преобладающих видов: полевой и малой лесной мышей. При этом следует подчеркнуть, что второй вид хотя и был многочисленен, но все же по отношению к полевой мыши занимал (особенно в последние годы) субдоминирующую позицию, так как уступал ей в обилии. Обычными были восточноевропейская полевка и домовая мышь. Кустарники населяли всего шесть видов зверьков, и они здесь были малочисленны (см. табл. 26). Чаще встречалась малая лесная мышь, а самый редкий вид – малая белозубка. Берега рек – один из наиболее населенных мелкими млекопитающими тип биотопа. Ранее здесь было зарегистрировано обитание 13 видов (Тихонова и др., 2001), впоследствии удалось обнаружить еще два: европейского крота и не встречающуюся более ни в одном местообитании малого города водяную полевку. Доминантом прибрежных биотопов была полевая мышь. Малая лесная мышь и обыкновенная бурозубка – обычны (Тихонова и др., 2006б).

Особый интерес представляет анализ видового состава и распределения мелких млекопитающих парков города. В предыдущих работах по распределению видов мелких млекопитающих на незастроенных территориях города мы рассматривали их как единый тип биотопа (Тихонова и др., 2001б; Тихонова, Тихонов, 2003). Но затем нами была использована типология, проведенная для парков крупнейшего города и крупнейшей городской агломерации, в результате которой выделено и обследовано четыре разновидности данных ценозов (Тихонова и др., 1997а,б; 2007б). Установлено, что самый скудный видовой состав и крайне низкая численность мелких млекопитающих характерны для деградирующих парков (см. табл. 26). Несколько лучшая экологическая ситуация складывается в регулярных парках, где кроме синантропных видов грызунов могли обитать и четыре факультативных синантропа (гемисинантропа), среди которых превалировала полевая мышь. Обилие и количество видов мелких млекопитающих в ландшафтных парках оказались еще более высокими, чем в предыдущих. Здесь произошла смена доминантов, и превалирующим видом стала малая лесная мышь. Полевая мышь наряду с рыжей полевкой и обыкновенной бурозубкой попадают в категорию «обычные». Лесопарки (фактически пригородные леса) населяет 16 видов мелких млекопитающих, при явном преобладании рыжей полевки и малой лесной

мыши. Довольно часто здесь встречается и обыкновенная бурозубка, остальные виды немногочисленны или редки.

По сходству видов мелких млекопитающих и их обилия биотопы города распределились в кластере следующим образом: наиболее близкую группу образовали газоны, деградирующие парки, бульвары, скверы и пустыри. Довольно сходно с ними оказалось население зверьков регулярных парков, кустарников и свалок города, и несколько дальше отстояли ландшафтные парки. Сравнительно близкие пары образовали агроценозы: огороды-сады и травянистые ценозы: поля-луга, к которым на некотором удалении в кластере присоединились межи, берега рек и бурьяны. Менее всего сходства с остальными биотопами малого города имело население мелких млекопитающих лесопарков (рис. 41).

По-видимому, это связано с тем, что леса (лесопарки), окружающие и входящие в город, в меньшей степени, чем другие ценозы подверглись антропогенной трансформации и в большей степени сохранили черты, присущие коренным лесным сообществам данного физико-географического региона.

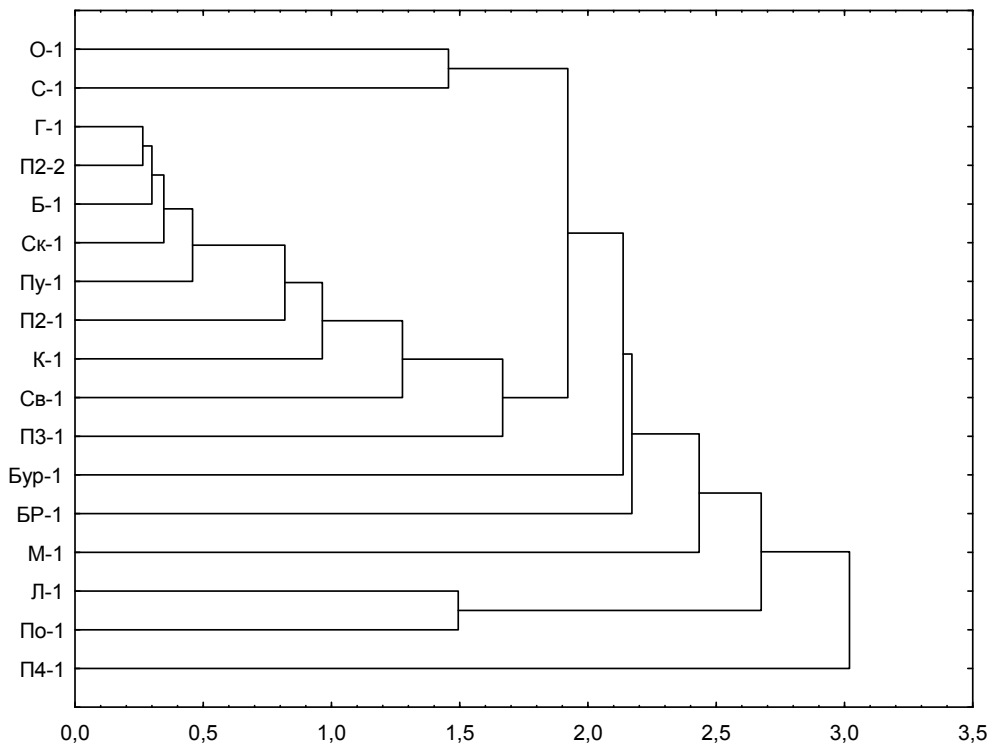


Рис. 41. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях малого города..

Ось ординат – тип биотопа, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Г-1 – газоны, О-1 – огороды, С-1 – сады, Б-1 – бульвары, Св-1 – скверы, Пу-1 – пустыри, П1-1 – деградирующие парки, П2-1 – регулярные парки, П3-1 – ландшафтные парки, П4-1 – лесопарки, К-1- кустарники, Св-1 – свалки, Бур-1 – бурьяны, По-1 – поля, М-1 – межи, Л-1 – луга, БР-1 – берега рек.

9.2.2. Крупнейший город

Самыми малопригодными биотопами для обитания мелких млекопитающих крупнейшего города (Ярославля), по всей видимости, являются газоны. На них при самой низкой численности зверьков зарегистрирован только один вид – домовая мышь (табл. 27). На наш взгляд, это, скорее всего, случайные единичные заходы, не связанные с более-менее постоянным обитанием вида в данном типе незастроенных территорий города. В скверах при сходном обилии отловлено уже три вида. Четыре вида грызунов и один вид насекомоядных обнаружены на городских свалках, самой многочисленной среди них оказалась серая крыса. Обычной на пустырях крупнейшего города была полевая мышь, а в категорию «редкие» попали обыкновенная полевка и малая белозубка. Бурьянам свойственна самая высокая численность зверьков и разнообразный видовой состав. В данном местообитании явно превалировала полевая мышь. Малая лесная мышь, восточноевропейская и рыжая полевки – обычны, а к числу наиболее редких можно отнести полевку-экономку и обыкновенную кутуру. Поля, представленные как зерновыми, так и разнообразными овощными культурами, отличались меньшей численностью зверьков при менее разнообразном видовом составе, чем предыдущий тип биотопа (см. табл. 27). Во всех разновидностях этих местообитаний превалировала обыкновенная полевка. Обычны полевая мышь и восточноевропейская полевка. В межах численность зверьков выше, чем в агроценозах, а количество видов больше. Здесь явным доминантом становится восточноевропейская полевка, оттесняя на второе и третье места обыкновенную полевку и полевую мышь. Доли остальных видов в населении зверьков невелики. Среди 11 видов мелких млекопитающих, обитающих на лугах крупнейшего города, ярко выраженного доминирования какого-либо одного вида над остальными не выявлено. Скорее имеет место содоминирование обыкновенной и восточноевропейской полевки и полевой мыши (см. табл. 27). Похожая ситуация складывается и на полосах отчуждения вдоль железных дорог города, где зарегистрировано обитание девяти видов зверьков. При незначительном преобладании полевой мыши обычными для данного типа биотопа были восточноевропейская полевка и малая лесная мышь. Наличие двух содоминантов (полевой мыши и восточноевропейской полевки) было характерно для огородов города. В садах при том же количестве видов и сходном обилии преобладала полевая мышь. Обычны на территории этого типа биотопа малая лесная мышь и виды-двойники обыкновенной полевки. К числу самых редких мелких млекопитающих можно отнести полевку-экономку и малую белозубку. В кустарниках, заселенных семью видами, чаще прочих встречалась малая лесная мышь. Высокое обилие мелких млекопитающих установлено вдоль берегов рек крупнейшего города. Здесь же выявлен и разнообразный видовой состав при наличии одного хорошо выраженного доминанта – полевой мыши. Сравнительно многочисленны здесь малая лесная мышь и виды-двойники обыкновенной полевки.

Анализ видового состава и обилия зверьков в парках города показал, что самыми худшими условиями для обитания характеризовались деградирующие парки, на территории которых удалось отловить только два вида – домовую мышь и серую крысу (см. табл. 27). В регулярных парках среди пяти зарегистрированных здесь видов наиболее часто встречалась полевая мышь. Но уже в ландшафтных парках города этот вид явно уступал в численности малой лесной мыши, а его доля в выловах была сопоставима с рыжей полевкой. Самыми редкими среди одиннадцати обитающих здесь видов оказались полевка-экономка и малая белозубка. Лесопарки крупнейшего города

Таблица 27. Видовой состав мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшего города

Виды	Биотоп																	
	Газоны	Скверы	Свалки	Пустыри	Бурьяны	Поля	Межи	Луга	Огороды	Сады	Кустарники	Берега рек	Деградирующие парки	Регулярные парки	Ландшафтные парки	Лесопарки	Кладбища	Полосы отчуждения
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Обилие в баллах	1	1	2	2	4	3	4	3	3	3	2	4	1	2	3	3	3	3
Серая крыса		*	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Домовая мышь	*	*	*		*		*		*	*		*	*	*	*		*	*
Полевая мышь		*	*	**	**	**	**	**	**	**	*	**		**	**	*	**	**
Малая лесная мышь			*		**	*	*	*	*	**	**	**		*	**	**	*	**
Мышь-малютка					*	*	*	*	*			*			*	*		*
Восточноевропейская полевка				*	**	**	**	**	*	**	*	**		*	*	*	**	**
Обыкновенная полевка					*	**	**	**	*	**		**			*	*	*	*
Полевка-экономка					*	*		*		*		*			*	*		
Темная полевка																*		
Водяная полевка												*				*		
Рыжая полевка					**	*	*	*	*	*	*	*			**	**	*	*
Лесная мышовка																*		
Обыкновенная бурузубка					*	*	*	*	*	*	*	*			**	**	*	*

Таблица 27. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Малая бурозубка																*		
Малая белозубка			*	*	*		*		*	*	*	*			*	*		
Обыкновенная кутора					*			*				*				*	*	
Европейский крот					*		*	*	*	*		*				*		

Примечание: * – вид малочисленен (редок); ** – вид обычен; *** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

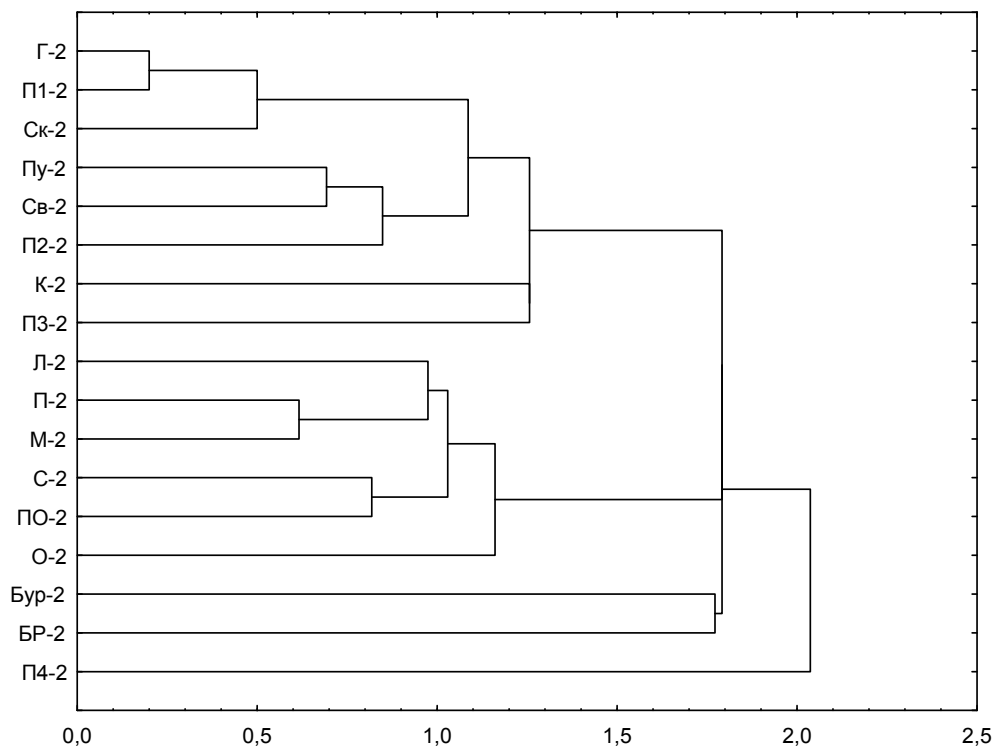


Рис. 42. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшего города.

Ось ординат – тип биотопа, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Г-2 – газоны, О-2 – огороды, С-2 – сады, Ск-2 – скверы, Пу-2 – пустыри, П1-2 – деградирющие парки, П2-2 – регулярные парки, ПЗ-2 – ландшафтные парки, П4-2 – лесопарки, К-2 – кустарники, Св-2 – свалки, Бур-2 – бурьяны, По-2 – поля, М-2 – межи, Л-2 – луга, БР-2 – берега рек, ПО-2 – полосы отчуждения.

– биотопы с самым богатым набором встречающихся на их территориях видов мелких млекопитающих. Здесь в отличие от всех остальных типов городских местообитаний абсолютным доминантом являлась рыжая полевка – типичный обитатель коренных лесов данного физико-географического региона. Малая лесная мышь и обыкновенная бурозубка делят второе и третье места. Крайне редки в лесопарках серая крыса, темная (*Microtus agrestis*) и водяная (*Arvicola amphibicus (terrestris)*) полевки, лесная мышь и малая бурозубка.

На кладбищах крупнейшего города среди девяти обнаруженных видов мелких млекопитающих превалировала полевая мышь (см. табл. 27). Малая лесная мышь занимала второе место по встречаемости, остальные были немногочисленны или редки.

Наименьшие различия в количестве видов мелких млекопитающих и их численности установлены в группах: газоны-деградирующие парки-скверы и пустыри-свалки-регулярные парки (рис. 42). Близкими по соотношению видов мелких млекопитающих и их обилию оказались фауны кустарников и ландшафтных парков, а также полей, межей и лугов, к которым на некотором удалении присоединилась пара: сады-полосы отчуждения. Довольно сходным было население зверьков вдоль берегов рек и в бурьянах, а огороды в кластере занимали промежуточное положение между ними и группой сады-полосы отчуждения железных дорог. Более всего от остальных незастроенных территорий крупного города отличалась фауна лесопарков.

В крупнейшем городе выявлены закономерности, сходные с таковыми в малом городе. В этих населенных пунктах отчетливо определяется группа видов, хорошо приспособленных к обитанию на незастроенных территориях. Самой успешной среди них оказалась полевая мышь. Обычны и широко распространены по территории городов малая лесная мышь и восточноевропейская полевка. Более чувствительными к урбанистическому прессу оказались обыкновенная и рыжая полевка. Оба эти вида чаще всего встречались на городских окраинах в менее затронутых антропогенным воздействием биотопах (лесопарки и луга).

Как в малом, так и в крупнейшем городе одинаково малопригодными для обитания мелких млекопитающих оказались газоны, бульвары, скверы, пустыри, деградирующие парки и свалки. А наиболее привлекательны для многих видов – лесопарки, ландшафтные парки и поймы рек.

9.2.3. Крупнейшая городская агломерация

По последним обобщенным данным среди 20 выделенных нами типов биотопов крупнейшей городской агломерации (г. Москвы) самыми малозаселенными мелкими млекопитающими оказались деградирующие парки (табл. 28). Домовой мыши здесь принадлежит второе место по обилию. Близки к данному типу биотопа газоны и бульвары, где зарегистрирована одна из самых низких численностей и отловлено всего четыре вида зверьков. В скверах, как и на бульварах города, превалировала домовая мышь, но здесь отмечено большее обилие мелких млекопитающих и более разнообразный видовой состав. Почти не отличались по данным параметрам от скверов свалки и пустыри. На свалках крупнейшей городской агломерации среди семи видов три (серая крыса, домовая и полевая мыши) имели сопоставимые доли в выловах. На пустырях явно превалировал один вид – полевая мышь. Рудеральные сообщества города (бурьяны) характеризовались высоким обилием и разнообразным видовым составом обитающих в них зверьков, а также доминированием полевой мыши (см. табл. 28). Примерно в равном соотноше-

Таблица 28. Видовой состав мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации

Виды	Биотоп																				
	Газоны	Бульвары	Скверы	Свалки	Пустыри	Бурьяны	Поля	Межи	Луга	Огороды	Сады	Кустарники	Берега рек	Деградирующие парки	Регулярные парки	Ландшафтные парки	Лесопарки	Кладбища	Полосы отчуждения	Дворы овощных баз	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Обилие в баллах	1	1	1	2	2	4	3	4	3	3	4	2	4	1	2	4	3	3	3	2	
Серая крыса	*	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Домовая мышь	*	**	**	**	*	*	*	*	*	**	*	*	*	*	**	*	*	*	**	**	
Полевая мышь	**	*	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Малая лесная мышь			*	*	*	*	*	*	*	*	*	**	*		*	*	*	*	*	*	
Мышь-малютка						*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	
Восточноевропейская полевка	*	*	*	*	*	**	*	**	**	**	*	*	*		*	*	*	*	*	*	
Обыкновенная полевка			*			*	**	*	**	*	*	*	*			*	*	*	*	**	
Полевка-экономка						*	*		*	*	*		*			*	*		*	*	
Темная полевка								*	*	*			*				*				
Водяная полевка								*	*	*	*		*			*	*				
Рыжая полевка						*		*	*	*	**	*	*			**	**	*	*	*	
Обыкновенный хомяк						*			*				*								
Ондатра													*								

Таблица 28. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Лесная мышовка																	*			
Обыкновенная бурозубка				*	*	*	*	*	*	*	*		*			*	*	*	*	*
Малая бурозубка						*							*				*	*	*	
Малая белозубка				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*
Обыкновенная кутора						*			*		*		*			*	*	*		
Европейский крот						*		*	*	*	*		*			*	*			

Примечание: * – вид малочисленен (редок); ** – вид обычен; *** – вид превалирует; пустые ячейки – отсутствие вида.

нии в этом типе биотопа встречались домовая, малая лесная мыши и восточноевропейская полевка. Остальные 11 видов мелких млекопитающих немногочисленны или редки. В бурьянах обнаружены такие редко встречающиеся в крупнейшей городской агломерации грызуны, как обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) и полевка-экономка. В полях видов меньше, их обилие ниже, здесь содоминировали обыкновенная полевка и полевая мышь. К числу обычных можно отнести восточноевропейскую полевку, малую лесную и домовую мышей. Более заселены зверьками межи, в которых явно превалировала полевая мышь. Обычны в этом типе биотопа восточноевропейская полевка, домовая и малая лесная мыши (см. табл. 28). В другом типе травянистых ценозов города – лугах – установлено обитание 16 видов мелких млекопитающих, среди которых самой многочисленной оказалась полевая мышь, а самыми редкими – темная полевка, обыкновенный хомяк и водяная полевка. Обычны малая лесная мышь и виды-двойники обыкновенной полевки. В огородах, где отловлено 13 видов зверьков, доли четырех наиболее часто встречающихся видов (восточноевропейская полевка, домовая, полевая и малая лесная мыши) сопоставимы. Население мелких млекопитающих садов представлено десятью видами грызунов (обычны малая лесная мышь, рыжая и восточноевропейская полевка) и четырем – насекомоядным при доминировании полевой мыши. Она же превалировала и на полосах отчуждения вдоль железных дорог, где вторыми по обилию оказались домовая мышь и восточноевропейская полевка. Реже остальных в данном типе местообитаний встречались полевка-экономка и малая бурозубка. В зарослях кустарников крупнейшей городской агломерации превалировала малая лесная мышь, полевая занимала второе место, доли остальных семи видов невелики (см. табл. 28). На кладбищах города отловлено 12 видов мелких млекопитающих. Здесь первой по обилию была полевая мышь, второй – малая лесная. Во дворах овощных баз среди 11 зарегистрированных видов чаще всего встречались виды-двойники обыкновенной полевки, полевая и домовая мыши. Самым разнообразным видовым составом и высоким обилием мелких мле-

копитающих характеризовались пойменные биотопы крупнейшей городской агломерации. На берегах рек зарегистрировано обитание 13 видов грызунов и 5 насекомоядных. Повсеместно преобладала полевая мышь. В категорию «обычные» попали виды-двойники обыкновенной полевки, домовая и малая лесная мыши. Здесь отловлены и такие редкие для города виды, как темная и водяная полевки, обыкновенный хомяк, малая бурозубка и кутора.

Как и в двух предыдущих городах, в крупнейшей городской агломерации из четырех типов обследованных нами парков самые обедненные видами сообщества были характерны для деградирующих парков. В регулярных парках среди шести встречающихся здесь видов превалировала полевая мышь, которая достигала наибольшего обилия в другом типе парков – в ландшафтных, значительно преобладая среди 14 обитающих здесь видов мелких млекопитающих. В данном типе биотопа обычны малая лесная мышь и рыжая полевка. В лесопарках оба эти вида становятся доминирующими и имеют тут самую высокую численность по сравнению со всеми остальными местообитаниями крупнейшей городской агломерации. Только в данном типе биотопа на территориях мало нарушенных лесных массивов встречается крайне редкая для Москвы лесная мышовка. Здесь же отловлены такие малочисленные виды, как темная полевка и малая бурозубка (см. табл. 28).

Менее всех по видовому составу и обилию зверьков различались газоны, бульвары, деградирующие парки и пустыри, несколько дальше по данным параметрам отстояли от них скверы и свалки крупнейшей городской агломерации (рис. 43). Еще дальше – фауны зверьков, обитающих в кустарниковых ценозах и созданных человеком регулярных парках. В другую группу объединились населения зверьков на полосах отчуждения, кладбищах, межах, огородах, садах, полях и лугах города. К этим биотопам по рассматриваемым признакам присоединились и дворы овощных баз. Довольно сходными по количеству и обилию обитающих в них мелких млекопитающих оказались берега рек и ландшафтные парки. Ближайшими к ним были бурьяны. Так же, как и в двух других городах наименьшее сходство выявлено между населением мелких млекопитающих лесопарков и всеми остальными незастроенными территориями крупнейшей городской агломерации (см. рис. 43).

Таким образом, сравнительный анализ видового состава мелких млекопитающих и особенностей их биотопического распределения показывает, что в трех городах разного географического ранга среди незастроенных территорий довольно отчетливо выделяется группа местообитаний с практически одинаковым набором видов и низким обилием обитающих в них зверьков. Это – газоны, деградирующие парки, бульвары, скверы, свалки и пустыри. Следующая группа биотопов городов – это агроценозы и другие травянистые местообитания (кроме бурьянов). Близки друг к другу по видовому составу мелких млекопитающих и, так называемые, древесно-кустарниково-луговые формации (полосы отчуждения, сады, кустарники, кладбища и регулярные парки). Дальше всего от остальных сообществ мелких млекопитающих в кластерах трех городов отстоят фауны зверьков городских лесопарков, по всей видимости, менее трансформированные урбанизацией и более идентичные фаунам коренных лесных сообществ данной природной зоны.

Итак, если в постройках трех городов разного географического ранга наиболее многочисленными видами являлись настоящие синантропы (домовая мышь и серая

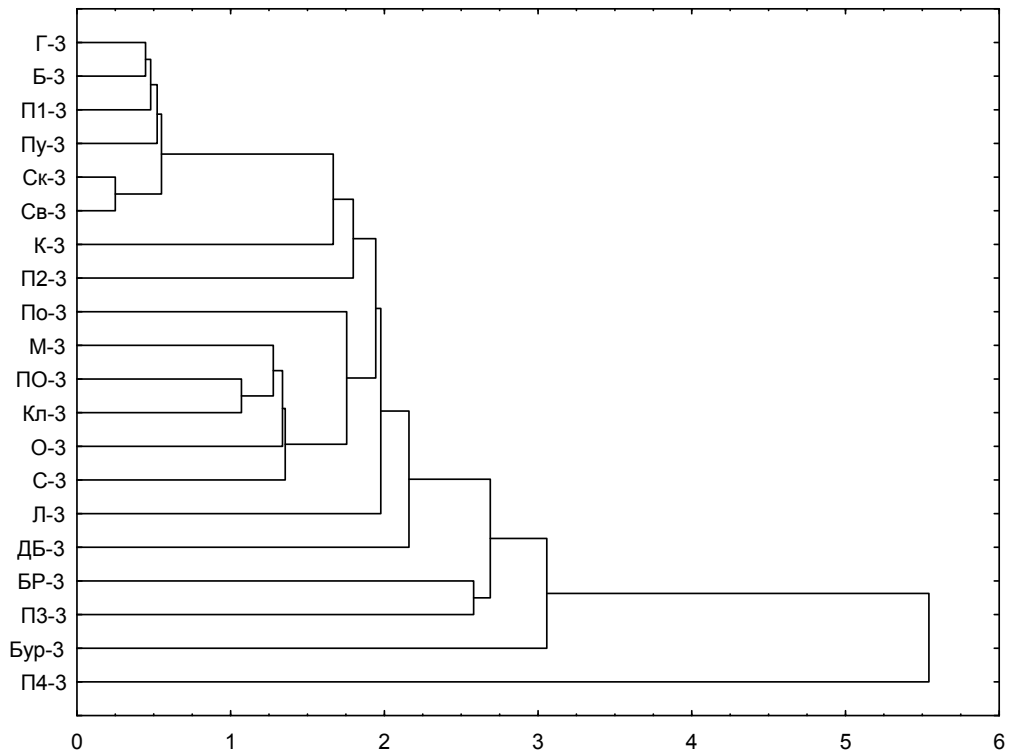


Рис. 43. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – тип биотопа, ось абсцисс – меры различий.

Обозначения: Г-3 – газоны, О-3 – огороды, С-3 – сады, Б-3 – бульвары, Ск-3 – скверы, Пу-3 – пустыри, П1-3 – деградирующие парки, П2-3 – регулярные парки, ПЗ-3 – ландшафтные парки, П4-3 – лесопарки, К-3 – кустарники, Св-3 – свалки, Бур-3 – бурьяны, По-3 – поля, М-3 – межи, Л-3 – луга, БР-3 – берега рек, ПО-3 – полосы отчуждения, Кл-3 – кладбища, ДБ-3 – дворы овощных баз.

крыса), то на незастроенных территориях это были гемисинантропы. В первую очередь, полевая мышь. Ей уступали в обилии и широте распространения малая лесная мышь и восточноевропейская полевка, и значительно уступала по всем этим показателям обыкновенная полевка, все еще оставаясь фоновым видом в некоторых травянистых ценозах, а также и рыжая полевка, достигающая высокого обилия только в лесопарках трех городов.

Простое описание видового состава тех или иных городских местообитаний, безусловно, недостаточно для полного анализа структуры населения мелких млекопитающих населенных пунктов разного географического ранга. Поэтому далее приведен более детальный анализ сообществ грызунов и насекомоядных урбанизированных территорий. Исследование, начиная со сбора материала, проводилось по той же схеме, которая была использована при описании фаун сельских населенных пунктов (см. главы 7 и 8).

Глава 10

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРОДОВ

Изучение видового состава и распределения мелких млекопитающих в обследованных нами городах, является начальным и необходимым этапом сравнительного анализа структуры сообществ, представляющих собой сочетание популяций (Уиттекер, 1980; Джиллер, 1988).

Структура сообществ мелких млекопитающих урбанизированных территорий – вопрос все еще малоизученный, несмотря на свою актуальность, поэтому, несомненно, требует пристального внимания и всестороннего рассмотрения (Баруш, 1980; Кучерук, 1988). Значимость подобного рода работ многие исследователи аргументируют еще и тем, что доля антропогенно преобразованных ландшафтов в целом и урбанистически девастированных, в частности, увеличивается и будет неуклонно возрастать в дальнейшем (Рейтблат, 1950; Кириков, 1960; Осипов, Гаврилова, 1963; Поярков, Степанова, 1967; Кучерук, 1976; Баруш, 1980; Гливич, 1980; Пеликан и др., 1980; Полушина и др., 1988; Бигон и др., 1989; Клауснитцер, 1990; Быкова, 1994; Карасева и др., 1999; Опарин и др., 2002а, 2002б, 2003; Жигарев, 2004а; Гавриков, 2007а; Masing, 1979; Pisarski et al., 1980; Dicman, Doncaster, 1987; Wu Aiguo et al., 2003 и многие другие).

В последнее время города все чаще называют «урбоэкосистемами» (4-я Международная конференция: Урбоэкосистемы..., 2009), но, по мнению Б. Клауснитцера (1990), город не следует рассматривать как единую экосистему. Поскольку, говоря об урбоэкосистеме имеют в виду сложную мозаику разнообразных биотопов. При этом данные квазигомогенные элементарные системы настолько изолированы друг от друга техноценозом, что могут считаться островными (Одум, 1991). И, тем не менее, эти структурные единицы можно и нужно сравнивать между собой, выделяя в разных городах их сходство и различия (Мерлен, 1977).

10.1. Структура сообществ мелких млекопитающих разных биотопов городов

В данной главе будет рассмотрена структура населения мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов, в частности, соотношение разных экологических групп зверьков, например, с разной склонностью к синантропии, а также с разными экологическими предпочтениями местообитаний: лесные, луговые, околоводные и другие. Будет также проанализирована связь видового разнообразия с типами городских биотопов. Эти параметры могут изменяться по градиенту городской среды. Направления этих изменений часто бывают вполне объяснимы и предсказуемы. Как, например, урбанистический А-Е-градиент, рассчитываемый нами для территорий с разной степенью антропогенной нагрузки (Тихонова и др., 1997а, 2004а, 2006а).

10.1.1. Соотношение групп мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии

Для сравнения данного параметра структуры сообществ грызунов и насекомоядных разных городов взяты 12 типов биотопов, которые были обследованы нами во всех трех населенных пунктах. Это – газоны, скверы, пустыри, луга, бурьяны, поля, сады, берега рек, деградирующие и регулярные парки, ландшафтные парки и лесопарки. Оказалось, что во всех трех городах только в деградирующих парках могли обитать одни синантропы, имея при этом весьма низкое обилие. В эту категорию попали еще и газоны крупнейшего города (рис. 44). В малом городе и крупнейшей городской агломерации в данном типе местообитаний обнаружены еще и гемисинантропы. Примерно в равном соотношении синантропные и гемисинантропные виды встречались в скверах, а в малом городе и крупнейшей городской агломерации еще и на пустырях. В большинстве же местообитаний преобладающей группой оказывались гемисинантропы. В малом городе к таким типам биотопов можно причислить луга, бурьяны, поля, сады, берега рек, регулярные и ландшафтные парки. Наибольшая доля экзoантропов обнаружена в лесопарках (лесах) малого города, а далее в порядке убывания: на берегах рек, лугах, полях, в бурьянах, в ландшафтных и регулярных парках, пустырях и садах.

В крупнейшем городе к биотопам с явным преобладанием гемисинантропов следует отнести пустыри, бурьяны, берега рек, регулярные и ландшафтные парки, сады, поля и луга. В ландшафтных парках и особенно в лесопарках зарегистрировано самое большое количество (по сравнению с другими типами биотопов) экзoантропных видов. Хотя и в меньшем соотношении они встречались еще в лугах, полях, вдоль берегов рек, в бурьянах и садах (см. рис. 44).

В бурьянах, садах, по берегам рек, на лугах, в регулярных и ландшафтных парках и даже в лесопарках крупнейшей городской агломерации преобладающей группой оказались гемисинантропы (см. рис. 44). Самые большие доли в общем населении мелких млекопитающих у экзoантропных видов выявлены в лесопарках и ландшафтных парках агломерации. Встречались они еще в садах, поймах рек, бурьянах, лугах, полях. И в очень незначительном количестве в регулярных парках, на пустырях и в скверах.

Сопоставление 12 типов местообитаний городов трех разных географических рангов выявило как общие закономерности, так и некоторые особенности, связанные со структурой сообществ. Во всех рассматриваемых нами ценозах присутствовали синантропы. В большинстве – гемисинантропы, доли которых в них сравнительно велики и даже превосходили доли других групп зверьков. В малом городе в десяти из двенадцати рассматриваемых местообитаний зарегистрировано присутствие экзoантропов. В крупнейшем городе – уже в семи. А в крупнейшей городской агломерации, как и в малом городе, таких типов биотопов оказалось десять. Однако доли экзoантропных видов в большинстве этих ценозов были невелики.

То есть по мере усиления урбанистического преобразования территорий преимущество в городах получали гемисинантропные и синантропные виды мелких млекопитающих. Похожие закономерности установлены нами и при обследовании сельских населенных пунктов (см. главу 8).

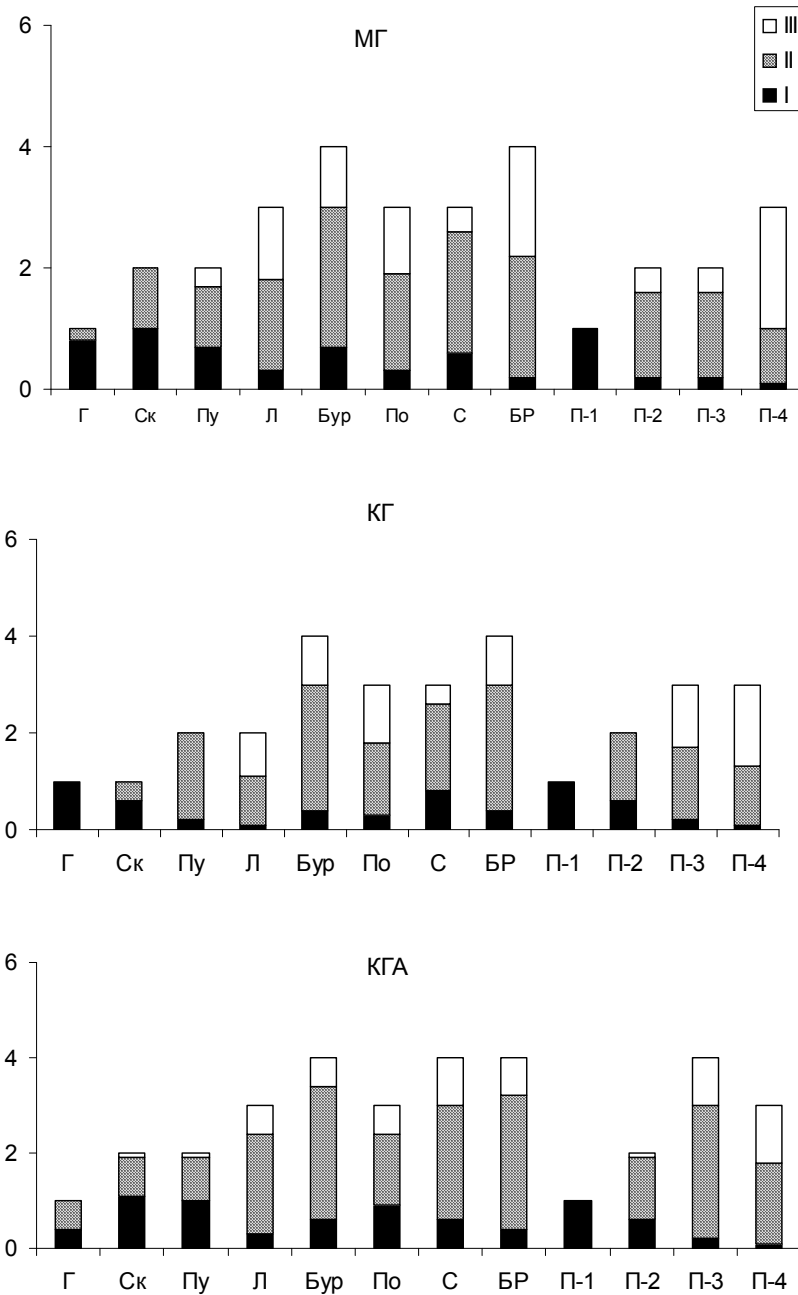


Рис. 44. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на незастроенных территориях трех городов.

Ось ординат – численность (балл), ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. Г – газоны, Ск – скверы, Пу – пустыри, Л – луга, По – поля, С – сады, БР – берега рек, П-1 – деградирующие парки, П-2 – регулярные парки, П-3 – ландшафтные парки, П-4 – лесопарки.

I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

10.1.2. Видовое разнообразие мелких млекопитающих

Сравнение видового разнообразия зверьков, обитающих на незастроенных территориях малого города, показало, что наиболее бедным оно оказалось в деградирующих парках, на газонах, бульварах, пустырях и свалках (рис. 45). Низким оно было в скверах, регулярных парках и кустарниках. Большое богатство видов присуще биотопам в ряду (по мере возрастания) от лугов до ландшафтных парков (см. рис. 45). А самым высоким видовой разнообразие мелких млекопитающих оказалось в лесопарках (лесах), бурьянах и вдоль берегов рек.

В крупнейшем городе почти нулевое разнообразие установлено на газонах. Низким оно было в деградирующих парках, на свалках, в скверах и на пустырях (рис. 45). Поля, кустарники, кладбища и регулярные парки были более сходны между собой по данному параметру. Другую сходную по видовому разнообразию группу образовали полосы отчуждения, луга, межи, сады и ландшафтные парки. Высокое видовое разнообразие мелких млекопитающих в крупнейшем городе присуще сообществам бурьянов, берегов рек и лесопарков.

В крупнейшей городской агломерации наблюдалась сходная с описанными выше картина видового разнообразия зверьков. Как и в двух других городах, в группу биото-

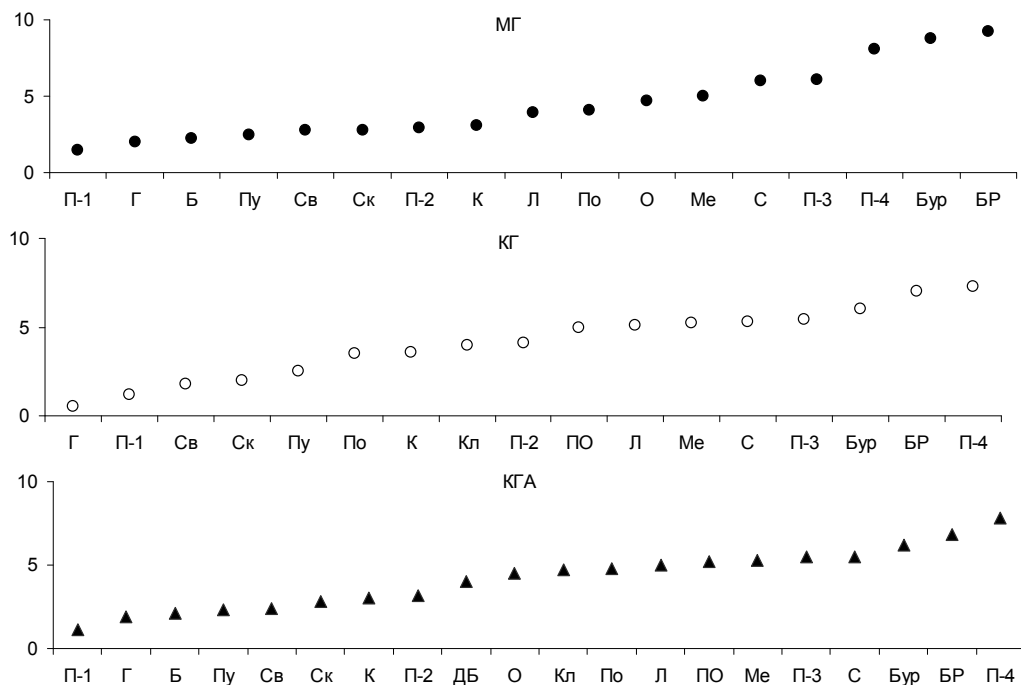


Рис. 45. Видовое разнообразие мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов.

Ось ординат – показатели индекса видового разнообразия (d), ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. Г – газоны, Б – бульвары, Ск – скверы, Пу – пустыри, Л – луга, По – поля, С – сады, БР – берега рек, П-1 – деградирующие парки, П-2 – регулярные парки, П-3 – ландшафтные парки, П-4 – лесопарки.

пов с самым низким видовым разнообразием попали деградирующие парки, газоны, бульвары, пустыри, свалки. Близки по данному параметру к ним были скверы, кустарники и регулярные парки (см. рис. 45). Практически одинаковым оказалось видовое разнообразие в огородах, на кладбищах, полях, межах и лугах. Наибольшее видовое разнообразие мелких млекопитающих крупнейшей городской агломерации так же, как и в двух предыдущих случаях, установлено в лесопарках, на берегах рек и в бурьянах.

Таким образом, на незастроенных территориях городов трех разных географических рангов выявлено сходство в формировании видового разнообразия мелких млекопитающих. Самым обедненным разнообразием, как правило, характеризовались деградирующие парки, газоны, бульвары, свалки и некоторые другие типы местообитаний. А наибольшим богатством видов – лесопарки, поймы рек и забурьяненные территории, в некоторых случаях еще ландшафтные парки и сады. Похожие закономерности обнаружены и в других крупнейших городах, находящихся на территориях других стран: в Лондоне (Gold, 1974), Шанхае (Qiang Guozhen, Zhu Long-biao, 1988), Брюсселе (Wavrin, 1988), Риге (Zorenko, Leontyeva, 2003), Вильнюсе (Balciuskas et al., 2005) и в Кишиневе (Тихонов и др., 2009в, 2009д, 2009е).

10.1.3. Особенности урбанистических А-Е-градиентов

Как показал анализ А-Е-градиента в разных местообитаниях малого города, рассматриваемые биотопы «образовали» некий ряд, в начале которого в разряд «антропогенно опустыненных» попали деградирующие парки, газоны и бульвары (рис. 46). Близки к ним свалки, пустыри и скверы. Понятию «луговое сообщество» более всего соответствовала группа, в которую входили луга, поля, межи, регулярные парки, бурьяны и огороды. А более высокий индекс арбореальности характерен сообществам берегов рек, садов и ландшафтных парков. И, наконец, ближе всего к понятию «лесное сообщество» были лесопарки малого города.

В крупнейшем городе вдоль А-Е-градиента биотопы «выстроились» следующим образом: «антропогенно опустыненные» – свалки, деградирующие парки, пустыри и газоны (рис. 46). Это значительно совпадает с урбанистическим градиентом малого города. В категорию «луговые сообщества» попали поля, межи, луга и бурьяны (в них везде преобладали полевая мышь и виды-двойники обыкновенной полевки). Кустарники, кладбища, сады и берега рек более всего соответствовали «лесостепному типу сообщества». И только ландшафтные парки и лесопарки крупнейшего города оказались ближе к «сообществу лес».

В крупнейшей городской агломерации к категории «антропогенно обедненное (опустыненное) сообщество» можно отнести деградирующие парки, свалки, пустыри, бурьяны, скверы и газоны (см. рис. 46). К «луговым» – поля, межи, луга, бурьяны и огороды, благодаря обилию в них луговых гемисинантропов. Более высокие индексы арбореальности характерны зарослям кустарников, кладбищам, берегам рек и садам, а самыми большими они оказались в лесопарках и ландшафтных парках.

Итак, несмотря на различия трех городов, структура сообществ мелких млекопитающих в разных типах биотопов в них сходна. Так, определенно можно выделить, по крайней мере, четыре группы ценозов. К первой, «антропогенно опустыненной» относятся местообитания с бедным видовым разнообразием зверьков, преобладанием синантропов и гемисинантропов и самым низким индексом арбореальности. Другую

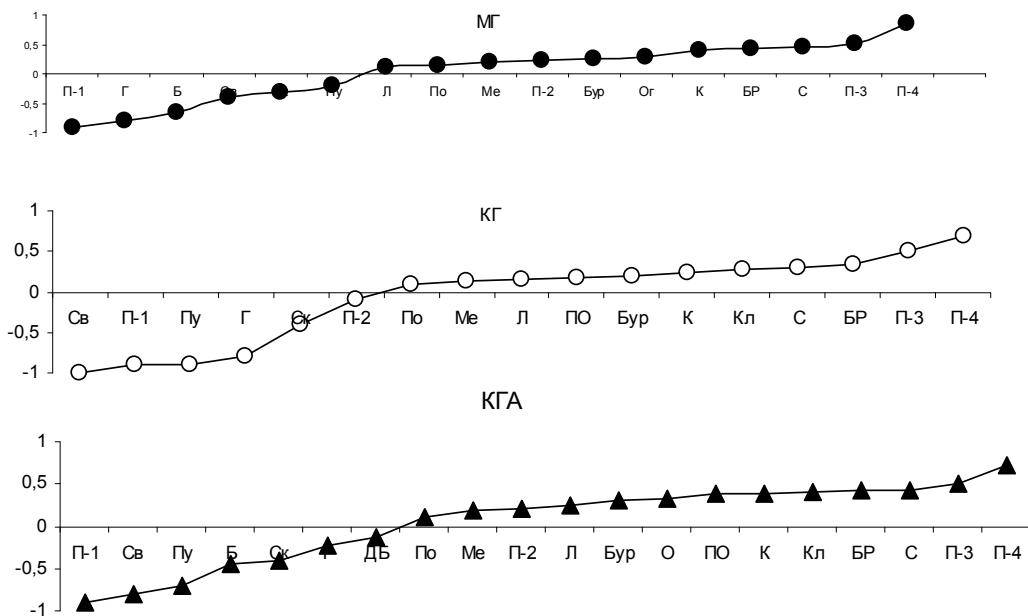


Рис. 46. Урбанистические А-Е-градиенты биотопов трех городов.

Ось ординат – показания А-Е-градиента, ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. Г – газоны, Б – бульвары, Св – свалки, Пу – пустыри, ДБ – дворы овощных баз, Л – луга, По – поля, М – межи, С – сады, БР – берега рек, Ск – скверы, Бур – бурьяны, О – огороды, К – кустарники, Кл – кладбища, ПО – полосы отчуждения, П-1 – деградирующие парки, П-2 – регулярные парки, П-3 – ландшафтные парки, П-4 – лесопарки.

группу образуют так называемые «луговые сообщества», которые далеко не всегда напоминают луга (например, дворы овощных баз и регулярные парки). Видовое разнообразие мелких млекопитающих в них может колебаться в широком диапазоне. Здесь преобладают гемисинантропы. Третью группу называют «лесостепным типом городского сообщества» (Клауснитцер, 1990). В ней, как правило, выше видовое разнообразие зверьков, тоже преобладают гемисинантропы (полевая и малая лесная мыши, восточноевропейская полевка). И последняя группа – «лесной тип». Во всех городах в нее входят ландшафтные парки и лесопарки – биотопы с высоким биологическим разнообразием, минимальной долей синантропов и сравнительно высокой долей экзотропов.

10.2. Структура сообществ мелких млекопитающих разных зон трех городов

В этом разделе главы проведено сравнение структуры населения мелких млекопитающих уже не с позиций их биотопического распределения, а по разным городским зонам. Подобным образом оценивается население зверьков городов всех обследованных нами незастроенных территорий в пределах каждой выделенной зоны. Напомним, что от центра к периферии выделено четыре зоны в малом и крупнейшем городе и шесть зон в крупнейшей городской агломерации (подробнее см. главы 3, 4 и главу 5.2).

10.2.1. Зональные особенности соотношения групп мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии

В первой зоне малого города при невысокой численности зверьков преобладают синантропы, доля гемисинантропов меньше (рис. 47). В следующей зоне превалируют гемисинантропные виды (в основном полевая и малая лесная мыши). Доли синантропов и экзоантропов сопоставимы. В III зоне обилие мелких млекопитающих возрастает, здесь превалируют гемисинантропные виды грызунов, вторыми по встречаемости были экзоантропы, синантропные виды редки. В последней зоне малого города ситуация меняется: превалирующей группой становятся экзоантропы, оттесняя на второе место гемисинантропные виды, синантропы – единичны.

Несколько иная картина соотношения видов, имеющих разную склонность к синантропии, наблюдается в крупнейшем городе. В центре превалируют гемисинантропы (см. рис. 47). У синантропов здесь второе место по встречаемости на незастроенных территориях. Экзоантропы в этой зоне единичны. Во II зоне обилие зверьков выше, при явном преобладании гемисинантропных видов доли остальных групп сопоставимы. В III тоже самыми многочисленными были гемисинантропы, вторые по численности – экзоантропы, доля синантропов мала. Величины долей гемисинантропных и экзоантропных видов в последней зоне практически равны. Синантропы здесь крайне редки.

В двух первых зонах крупнейшей городской агломерации встречались только синантропные виды. В III зоне они превалируют над гемисинантропами. В следующей – IV зоне чаще встречались гемисинантропные виды зверьков. Синантропам здесь принадлежит второе место, впервые появляются экзоантропы. В V зоне – абсолютные доминанты – гемисинантропы. Меньшая доля у экзоантропов, а самая маленькая у синантропных видов. В последней –VI зоне тоже превалируют гемисинантропные виды. Здесь велика доля экзоантропов, синантропы – редки.

Подобное распределение мелких млекопитающих по незастроенным территориям трех городов, можно объяснить рядом причин, главными среди которых считаем размеры, возраст, форму и структуру города. Так, в малом городе уже в I зоне обитают гемисинантропы, во II зоне – экзоантропные виды, которые становятся доминирующей группой на его окраинах. В крупнейшей городской агломерации, тоже имеющей кольцевую структуру расположения зон, в центре (I и II зоны) могут обитать только синантропы. Лишь в III зоне появляются гемисинантропные виды, а экзоантропы в минимальном количестве начинают встречаться только с IV зоны.

Москва – старый город очень крупных размеров и, в отличие от Черноголовки, ее окружают не леса, а значительно преобразованные человеком территории, главным образом, населенные места (поселки, города, дачи, коттеджные постройки и т.п.). Своеобразие крупнейшего города – Ярославля заключалось в том, что уже в I зоне наряду с синантропными и гемисинантропными видами отмечены и экзоантропы, которые в разных соотношениях встречались во всех городских зонах. Это можно объяснить тем, что город вытянут вдоль р. Волга и с I по III зону каждая из них имеет по две границы с соседними зонами, с третьей стороны ее ограничивает берег реки, а с четвертой прилегают сельскохозяйственные пригороды (см. главу 5).

Общим для трех городов было то, что от центра к периферии, несмотря на явные различия формы, структуры, возраста, размеров и некоторых других параметров этих населенных пунктов, происходило уменьшение обилия и долей в общем населении

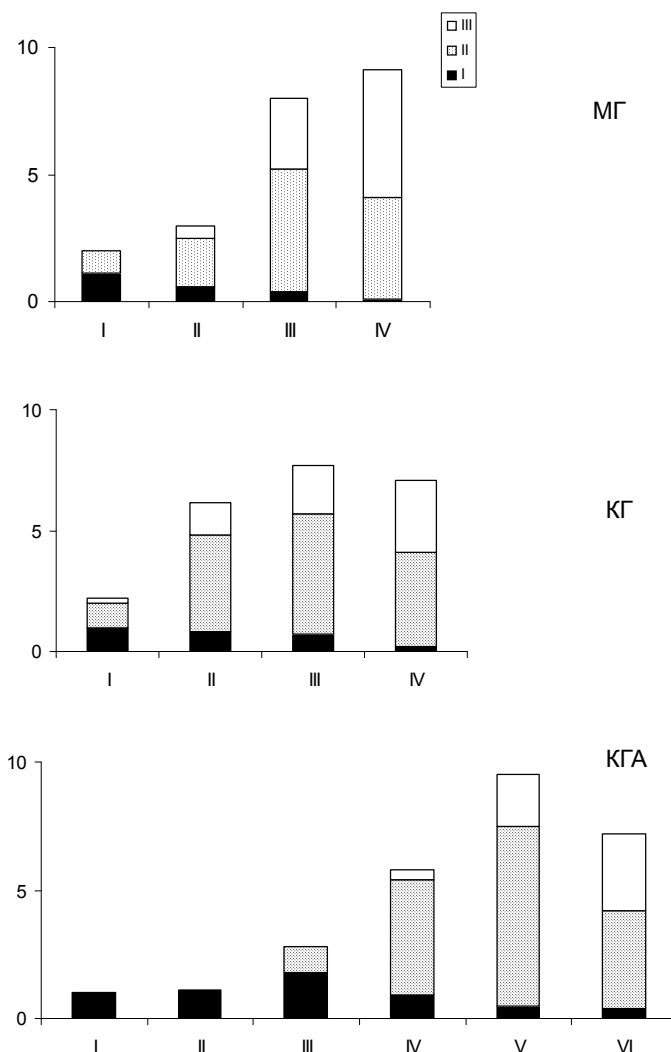


Рис. 47. Зональные особенности долевого соотношения мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на незастроенных территориях трех городов. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны. Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. I – синантроп, II – гемисинантроп, III – экзоантроп.

мелких млекопитающих синантропных видов и постепенный рост численности и доли экзоантропов.

10.2.2. Зональные особенности видового разнообразия мелких млекопитающих

Как и следовало ожидать, видовое разнообразие зверьков в центре малого города было невелико (рис. 48). Но, начиная со II зоны, происходило его постоянное и значи-

тельное возрастание до самых городских окраин, где разнообразие достигало своих максимальных значений.

В I зоне крупнейшего города видовое разнообразие мелких млекопитающих было большим, чем в малом городе, что мы объясняем зональной спецификой города (см. выше). Главная причина нам видится в том, что центральная часть малого города, т.е. его I зона изолирована от городских окраин тремя другими зонами, а в крупнейшем городе центр с одной стороны непосредственно граничит с биотопами пригородов. От центра – I до III зоны повышение видового разнообразия происходило довольно плавно (см. рис. 48). От III до IV зоны увеличение видового разнообразия зверьков было более резким.

В крупнейшей городской агломерации две первые зоны в центре имели практически одинаковое и очень низкое видовое разнообразие (рис. 48). В III зоне оно увеличилось скачкообразно, и затем до V зоны этот процесс происходил постоянно и довольно заметно. Еще один резкий подъем видового разнообразия мелких млекопитающих незастроенных территорий города отмечен в VI зоне.

Несмотря на некоторые зональные различия видового разнообразия мелких млекопитающих городов трех географических рангов, общим было самое высокое богатство видов на городских окраинах, а самым скудным оно оказалось в центрах.

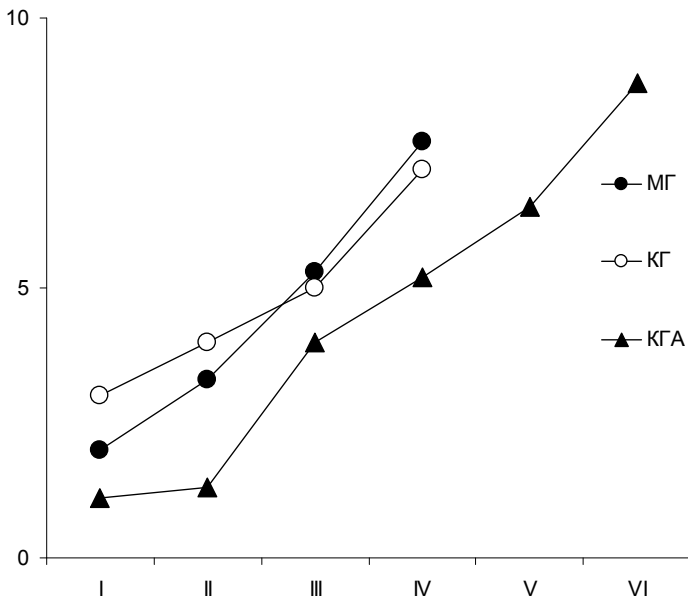


Рис. 48. Зональные особенности видового разнообразия мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов.

Ось ординат – показатели индекса видового разнообразия (d), ось абсцисс – зоны.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

10.2.3. Зональные особенности урбанистических А-Е-градиентов трех городов

В центре малого города показатели градиента не достигали значений, близких к понятию «антропогенная пустыня». Скорее, они соответствовали определению «луговое сообщество, испытывающее сильное антропогенное воздействие». Во II зоне – «луговое сообщество с меньшим антропогенным воздействием» (рис. 49). Далее население мелких млекопитающих можно характеризовать как «лесостепное сообщество», а на окраинах малого города индекс арбореальности был еще выше, то есть сообщества здесь оказались наиболее близкими к понятию «коренной лесной ценоз».

Более пологий урбанистический А-Е-градиент выявлен для сообществ мелких млекопитающих незастроенных территорий крупнейшего города (см. рис. 49). Имея больше сходства с градиентом малого города, он отличался меньшим индексом арбореальности в III и IV зонах. Возможно, это связано с интенсивностью трансформации коренных ценозов, вобранных этими населенными пунктами.

В крупнейшей городской агломерации две первые зоны полностью соответствуют определению «антропогенно опустыненное сообщество» (см. рис. 49). III зона ближе к понятию «луговое сообщество, испытывающее антропогенное воздействие». IV зону можно характеризовать как «луговое сообщество с меньшим антропогенным воздействием». Незастроенные территории следующей зоны можно отнести к «лесолуговому антропогенному сообществу». И даже окраины крупнейшей городской агломерации, несмотря на наличие в их пределах сравнительно больших лесных массивов, мало

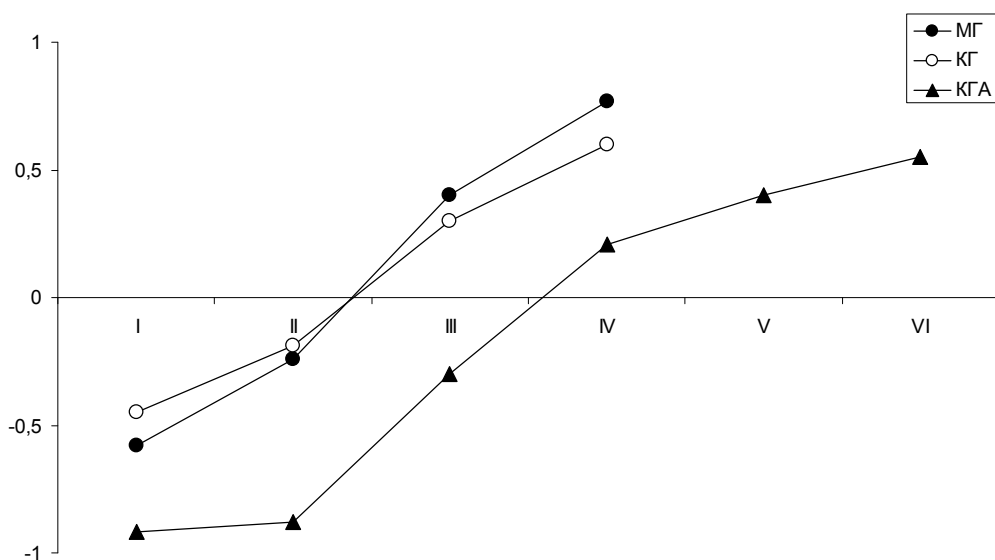


Рис. 49. Зональные особенности урбанистического А-Е-градиента мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов.

Ось ординат – показатели А-Е-градиента, ось абсцисс – зоны.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

преобразованных человеком, более всего соответствовали определению «антропогенная лесостепь». Возможно, из-за присутствия здесь обширных территорий покрытых травянистой растительностью и ряда других причин.

10.2.4. Сравнительный анализ населения мелких млекопитающих разных зон трех городов

Анализируя многовидовые сообщества мелких млекопитающих, обитающих в разных городских ценозах, мы использовали метод «эвклидова расстояния», позволяющий выявить даже небольшие различия между фаунами (Ивантер, Коросов, 1992).

Для сравнения в целом населения зверьков разных зон трех городов нами был применен кластерный анализ с использованием индекса сходства многовидового населения мелких млекопитающих по методу ближнего присоединения (Песенко, 1982 см. главу 4).

На территории малого города наиболее близки «фауны» зверьков I и II зон (рис. 50). Примерно на том же уровне сходства объединились III и IV зоны. Однако различия между этими двумя группами зон выражены еще не очень отчетливо, что можно объяснить небольшим сроком существования данного населенного пункта, а, следовательно, и незначительной степенью различия экологических условий городских зон. Иными словами, малый город по данным кластерного анализа можно условно «разделить» на две части. Первая – это более преобразованная территория Черноголовки (I и II зоны). Вторая часть – умеренно преобразованная деятельностью человека (III и IV зоны).

В крупнейшем городе тоже выявлено четыре зоны, но меры сходства многовидового населения зверьков были иными, чем в малом городе (рис. 51). Так, в более близкую группу объединились «фауны» мелких млекопитающих III и IV зон. Несколько дальше от них отстояла II зона, занимая как бы промежуточное положение между населением зверьков центра города и его окраин. Менее всего с другими зонами были сходны фауны мелких млекопитающих у городского центра. Таким образом, по данному показателю город как бы делится на три части. Первая – сильно трансформированная центральная часть Ярославля (I зона). Вторая часть – это умеренно преобразованная территория II зоны. И последняя – две остальные зоны (III и IV зоны), испытывающие незначительную антропогенную нагрузку.

Кластерный анализ (метод ближайшего присоединения) показал, что в крупнейшей городской агломерации наиболее близки по видовому составу зверьков V и VI зоны (рис. 52). Население мелких млекопитающих I и II зон тоже очень сходно. Третью группу образовали III и IV зоны. Первая и третья из выделившихся групп имеют между собой гораздо больший уровень сходства, чем со второй группой (I и II зоны).

Подобное расхождение населения мелких млекопитающих зон вполне согласуется с зональными показаниями урбанистического А-Е-градиента. Первая группа в крупнейшей городской агломерации (V и VI зоны) по составу видов более близка к лесному типу биотопов, чем третья (III и IV). Наиболее далека от коренных ценозов вторая группа (I и II зоны) – это, по определению Б. Клауснитцера, (1990), «антропогенная (городская) пустыня».

В крупнейшем городе, как и в крупнейшей городской агломерации, по идентичности фаун мелких млекопитающих явно выделяются три крупных части. Первая, наиболее антропогенно измененная, охватывает городские центры. Вторая – менее трансформи-

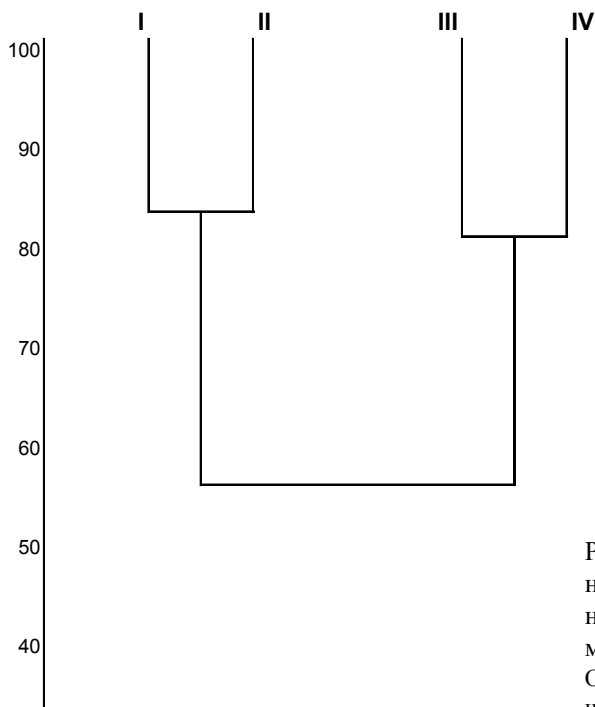


Рис. 50. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих незастроенных территорий разных зон малого города.
Ось ординат – мера сходства (%), ось абсцисс – зоны.

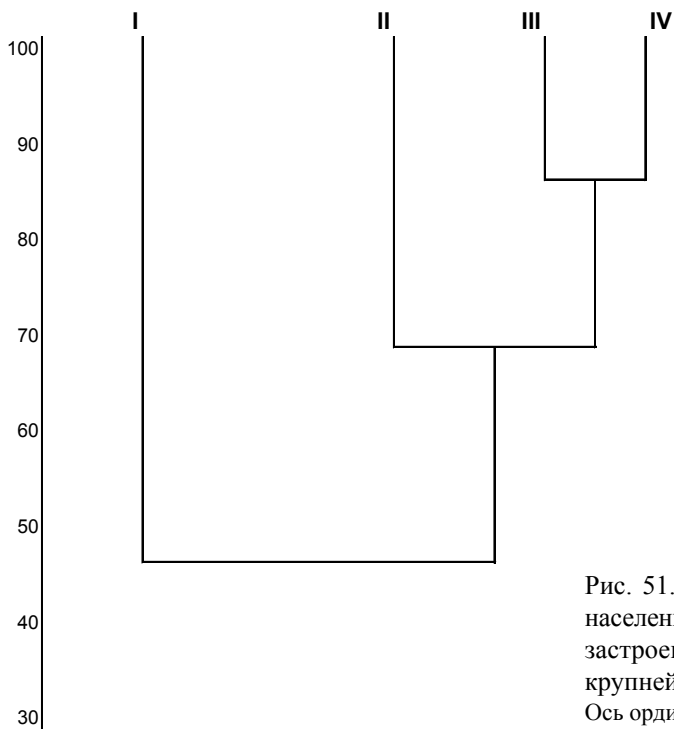


Рис. 51. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих незастроенных территорий разных зон крупнейшего города.
Ось ординат – мера сходства (%), ось абсцисс – зоны.

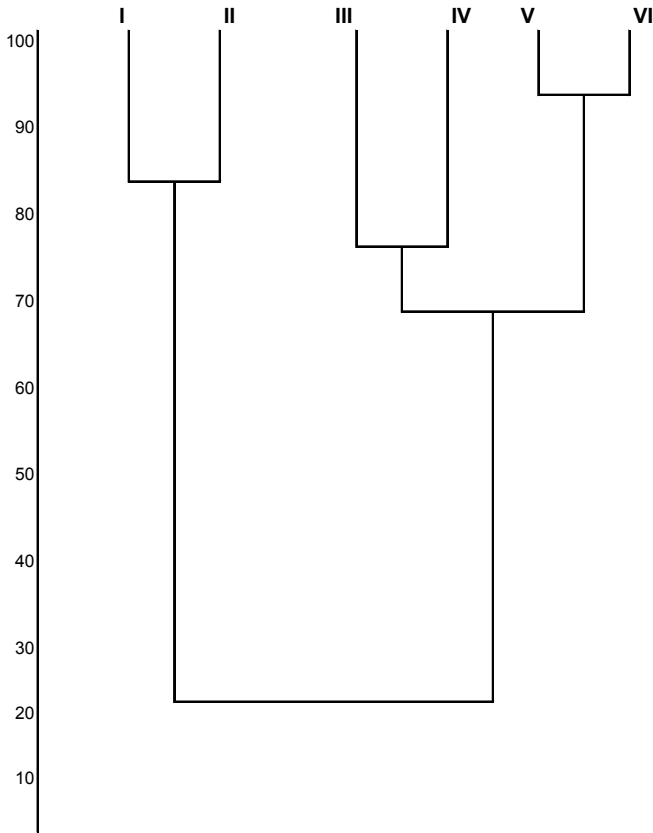


Рис. 52. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих незастроенных территорий разных зон крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – мера сходства (%), ось абсцисс – зоны.

рованная человеком территория. В Москве это III и IV зоны, в Ярославле – II зона. Третья часть – это менее всего подверженные прессу урбанизации городские окраины: в Москве – V и VI зоны, в Ярославле – III и IV зоны. При этом в крупнейшей городской агломерации различия между объединившимися группами зон оказались более отчетливо выраженными, чем в крупнейшем городе, и тем более в малом городе.

Проведенного в данной главе сравнительного анализа структуры населения мелких млекопитающих по зонам и основным типам местообитаний рассматриваемых населенных пунктов недостаточно для того, чтобы в полной мере оценить, каким образом экологические особенности, удаленность от городского центра и т.д. того или иного биотопа могут повлиять на население зверьков. Для этой цели необходимо более детальное исследование структуры сообществ мелких млекопитающих наиболее типичных для города местообитаний. Такую работу мы имели возможность провести на обширной территории крупнейшей городской агломерации. Ее результаты изложены в следующей 11-й главе.

Глава 11

ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В БИОТОПАХ, НАИБОЛЕЕ ЧАСТО ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИЯХ ГОРОДОВ

В данной главе будет рассмотрена структура населения мелких млекопитающих, обитателей некоторых наиболее распространенных биотопов города и составляющих основу так называемого экологического каркаса населенных пунктов (Клауснитцер, 1990; Лаппо, 1997; Подольский, Соколов, 2007; Rause, 1978; Masing, 1979; Mabelis, 2005). Однако в данной главе и в других главах книги мы используем другой термин, также принятый в урбанистике – биоценоз города, т.е. его незастроенные территории (Баруш, 1980; Тихонова, 1990а).

11.1. Сады

Сады, являясь биотопами антропогенного происхождения, играют важную роль в жизни людей. Если в сельской местности они носят, главным образом, утилитарный хозяйственный характер, то в городах их значение намного шире. Это не только места для разведения плодово-ягодных и декоративных культур, но и территории для отдыха горожан, биотопы, способствующие улучшению урбанизированной среды и охраняемые памятники садово-паркового искусства (Клауснитцер, 1990; Рысин, 2003). Наиболее изучены растительность и история этих ценозов в Москве. Так, первые сведения о «монастырских» садах известны еще с XIV в. В начале XVI в. появляются «государевы» сады, включая и «аптекарьские». С XIX в. возникли и приобрели большую известность так называемые «увеселительные» сады (Москва. Энциклопедия, 1997; Рысин, 2003). Многие из них стали своеобразными центрами культурной жизни горожан. В целом по Москве к 1995 г. официально было учтено 15 садов (1487 га) (Москва. Энциклопедия, 1997). Кроме этих сравнительно крупных биотопов, в городах создавались и небольшие сады около жилых домов, при культурно-просветительских, оздоровительных и прочих учреждениях.

Только в последнее время стали появляться в печати отдельные работы, посвященные сравнительному анализу сообществ мелких млекопитающих садов городов и их окрестностей (Нуртдинова, Пястолова, 2003; Буянов, Буянова, 2004; Нуртдинова, 2005, 2006; Дзюев и др., 2006; Тихонова и др., 2007, 2010).

Мы провели сравнительный анализ данного типа местообитаний трех городов разного географического ранга (малый город, крупнейший город и крупнейшая городская агломерация). Сады в малом и крупнейшем городах встречались, начиная от их центров. А в крупнейшей городской агломерации с III зоны, которая по многим экологи-

Таблица 29. Видовой состав и долевое соотношение мелких млекопитающих в садах трех городов

Виды	Географический ранг		
	Малый город	Крупнейший город	Крупнейшая городская агломерация
Обилие в баллах	10.1	7.8	10.8
Серая крыса	2.8	4	2.5
Домовая мышь	4.9	2.5	7.2
Полевая мышь	23.9	29.6	30
Малая лесная мышь	22	19.1	25.6
Мышь-малютка	1.2	0	1.4
Восточноевропейская полевка	14.5	10	11
Обыкновенная полевка	12	12.6	7.8
Полевка-экономка	0.6	0.9	0.5
Рыжая полевка	8.8	11	6.8
Водяная полевка	0	0	0.1
Лесная мышовка	0.3	0	0
Обыкновенная бурозубка	7	7.3	4.8
Малая белозубка	1.4	2.5	2
Обыкновенная кутора	0.3	0	0.1
Европейский крот	0.3	0.5	0.1

ческим параметрам была близка к первым зонам двух других городов (Тихонова и др., 2010а). Поэтому именно так и будет проведено сравнение населения мелких млекопитающих этих биотопов.

В целом в садах малого города преобладает полевая мышь, ей несколько уступает в обилии малая лесная мышь, третье место принадлежит восточноевропейской полевке (табл. 29). Ранее (1994–1999 гг.) в данном типе местообитаний обнаружено всего семь видов зверьков (Тихонова и др., 2001б), впоследствии зарегистрировано еще семь. Показатели численности тоже возросли (Тихонова и др., 2010б).

В крупнейшем городе среди 11 отловленных в садах видов, как и в предыдущем населенном пункте, явно превалировала полевая мышь (см. табл. 29). Далее в порядке убывания обилия следуют малая лесная мышь, обыкновенная полевка, рыжая и восточноевропейская полевки. Остальные виды немногочисленны и редки.

Сады крупнейшей городской агломерации характеризовались значительным преобладанием двух фоновых видов – полевой и малой лесной мышей (см. табл. 29). Третьей по обилию оказалась восточноевропейская полевка.

Показатели видового разнообразия сообществ мелких млекопитающих в садах трех сравниваемых городов в целом оказались сходными, коэффициенты доминирования были почти одинаковыми (табл. 30).

Сходство установлено и в соотношении разных по склонности к синантропии видов зверьков: в садах всех трех городов превалировали гемисинантропы, второе место по обилию принадлежало экзоантропам, и менее всего было синантропов (рис. 53). На

Таблица 30. Показатели индексов видового разнообразия (d) и концентрации доминирования (с) сообществ мелких млекопитающих в садах трех городов

Категория города	Зоны	Индексы	
		d	с
Малый город	I	2.66	0.38
	II	3.12	0.45
	III	4.22	0.25
	IV	5.64	0.19
	Σ	5.50	0.35
Крупнейший город	I	3.01	0.39
	II	3.33	0.38
	III	4.52	0.22
	IV	5.01	0.18
	Σ	4.88	0.32
Крупнейшая городская агломерация	III	3.02	0.45
	IV	3.40	0.39
	V	4.24	0.28
	VI	4.98	0.22
	Σ	5.21	0.34

примере двух городов мы имели возможность проследить и динамику этого показателя. Так, в малом городе при практически неизменной доле синантропов с 1999 по 2007 гг. она немного снизилась у гемисинантропов и возросла у экзосинантропов. В крупнейшей городской агломерации, наоборот, с 1997 по 2003 гг. происходило заметное увеличение долевого вклада в население мелких млекопитающих садов у синантропных видов при сокращении его у экзосинантропов. При этом доля факультативных синантропов возросла незначительно.

Сравнение населения мелких млекопитающих городских садов в целом показало, что, несмотря на различия трех населенных пунктов (размеры, возраст, характер застройки и многое другое), выявляются вполне определенные структурные сходства сообществ мелких млекопитающих. Прежде всего, это касается обилия, набора видов и состава доминантов в городских садах (см. табл. 29), а также соотношения долей разных по склонности к синантропии групп (см. рис. 53), величины показателей видового разнообразия и индексов доминирования (см. табл. 30).

Учитывая, что каждый из рассматриваемых населенных пунктов имеет не однородную, а хорошо выраженную зональную структуру, проведено сравнение населения мелких млекопитающих садов с учетом их расположения в городе. Методом ординации выявлено, что в первую довольно близкую группу объединились фауны садов центральных зон малого, крупнейшего городов и III зоны крупнейшей городской агломерации (рис. 54). Близким между собой оказалось население зверьков II и III зон Черноголовки, III – Ярославля и IV – Москвы. Далее всего в кластере находились сообщества грызунов и насекомоядных в окраинных садах.

По долевному соотношению видов внутри каждого из городов установлены следующие закономерности: наибольшее сходство выявлено в населении зверьков садов I, II

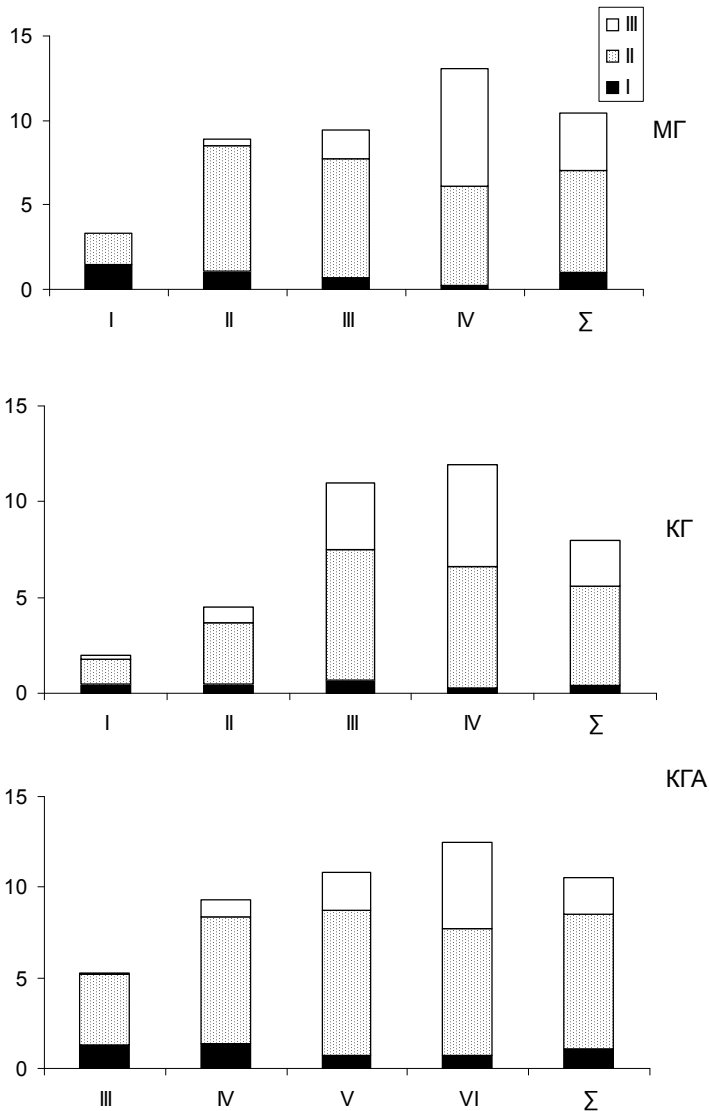


Рис. 53. Зональные особенности соотношения мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии в садах трех городах.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

и III зон малого города. Почти аналогичная картина установлена для крупного города и крупнейшей городской агломерации. При этом в малом городе выявлены достоверные различия между населением садов окраинных зон и всеми остальными (с I $p < 0.00002$, со II – $p < 0.0001$ и с III – $p < 0.003$). В крупнейшем городе долевое соотношение видов мелких млекопитающих различалось только в садах окраин и центра ($\chi^2=22.5$ $df=10$ $p < 0.02$). Внутри крупнейшей городской агломерации обнаружены различия меж-

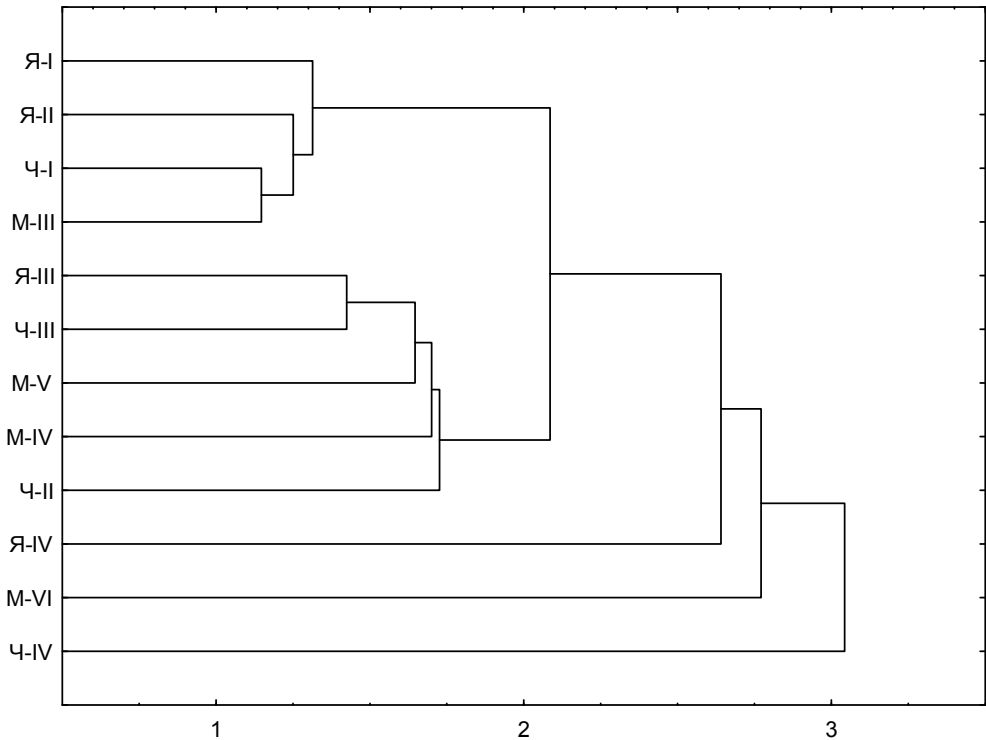


Рис. 54. Дендрограмма мер различий видового состава и численности мелких млекопитающих садов в разных зонах трех городов.

Ось ординат – зоны городов; ось абсцисс – мера различий.

Обозначения: Ч-I, II, III, IV – зоны малого города (Черноголовка); Я-I, II, III, IV – зоны крупнейшего города (Ярославль); М-III, IV, V, VI – зоны крупнейшей городской агломерации (Москва).

ду садами на периферии города и садами III ($\chi^2=48.9$ $df=13$ $p < 0.0001$) и IV зон ($\chi^2=37.8$ $df=13$ $p < 0.0005$).

Хотя в целом население мелких млекопитающих садов разных городов по соотношению долей видов сходно, имеются некоторые различия по зонам. Так, значительные расхождения установлены между населением зверьков первых двух зон малого города и этих же зон крупнейшего города ($\chi^2=68.7$ $df=14$ $p < 0.00001$). Еще большими они были между малым городом и крупнейшей городской агломерацией (соответственно: малый город – I и II; крупнейшая городская агломерации – III зона $\chi^2=165.6$ $df=13$ $p < 0.00001$). По данному признаку различались между собой сады окраин малого и крупнейшего городов ($\chi^2=25.3$ $df=13$ $p < 0.03$), а также крупнейшей городской агломерации ($\chi^2=29.8$ $df=14$ $p < 0.01$). Соотношения видов зверьков в краевых зонах рассматриваемых биотопов крупнейшего города и крупнейшей городской агломерации оказались сходны ($\chi^2=4.8$ $df=13$ $p > 0.5$).

Показатели индексов видового разнообразия мелких млекопитающих в садах разных зон трех городов имели тенденцию к постоянному возрастанию от центра к периферии (см. табл. 30). Что же касается коэффициента доминирования, то в двух больших городах (Ярославль и Москва) он постепенно снижался к окраинам. Это происхо-

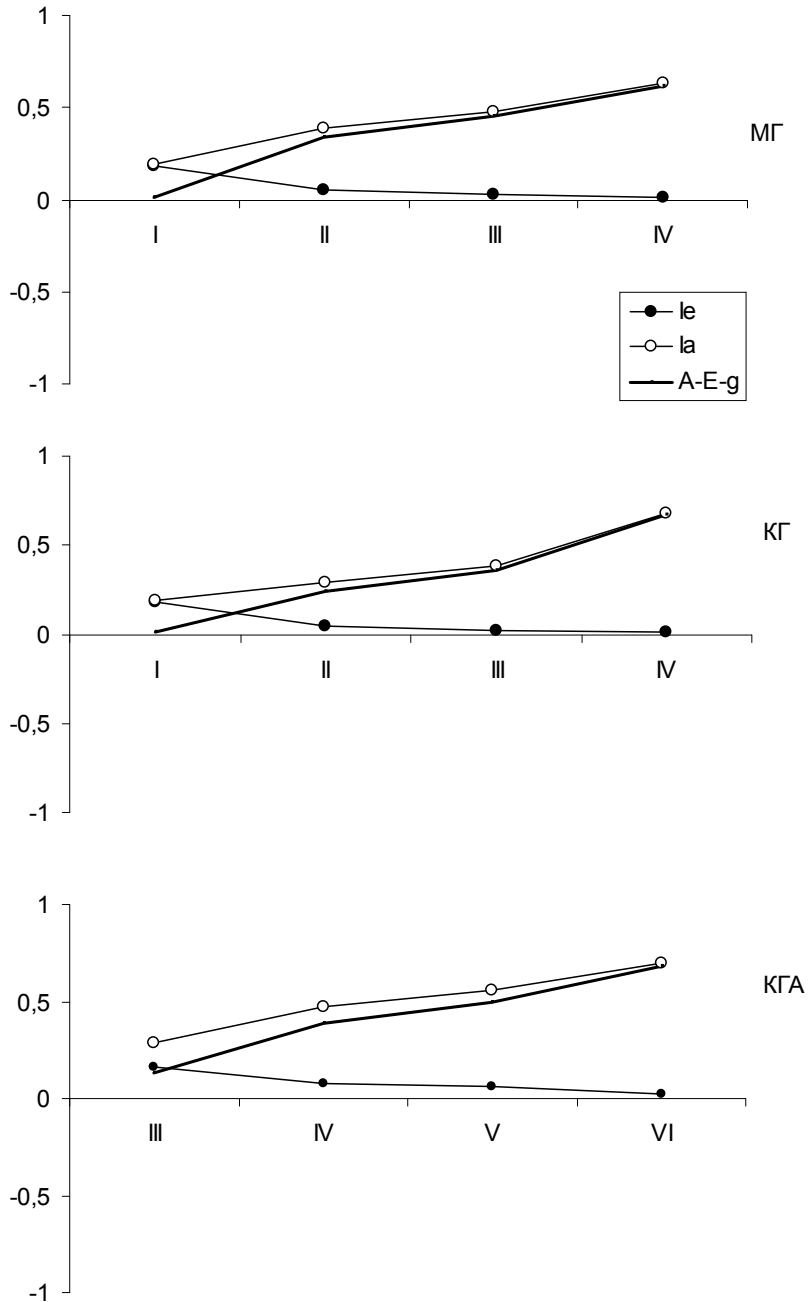


Рис. 55. Урбанистические А-Е-градиенты населения мелких млекопитающих в садах трех городов.

Ось ординат – показатели индексов и градиента, ось абсцисс – зоны.

Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

Ie – индекс «опустыненности», Ia – индекс «арбореальности», А-Е-г – урбанистический градиент.

дило за счет увеличения количества видов, что приводило к более равномерному их распределению. В малом городе отмечено возрастание коэффициента доминирования во II зоне, где самой многочисленной среди зверьков оказалась полевая мышь.

По соотношению групп видов, имеющих разную склонность к синантропии, удалось выявить сходные зональные закономерности, присущие всем трем городам. От центра к периферии в садах происходит сокращение долей видов-синантропов и возрастание доли экзоантропов (рис. 53).

Для оценки состояния древесно-кустарниковых ценозов населенных пунктов можно также использовать урбанистический А-Е-градиент. По нему определяли, на какой стадии антропогенной дигрессии находится тот или иной биотоп. Расчет данного градиента для населения мелких млекопитающих городских садов позволил выявить общие для трех населенных пунктов закономерности. Во всех городах разного географического ранга лишь население садов окраин оказалось более или менее близким к понятию «лесное», а точнее, «лесостепное» сообщество (рис. 55). И повсеместно к центру шло плавное понижение кривой А-Е-градиента до значений, тождественных понятию «луговое сообщество» (т.е. около 0). Это может свидетельствовать о значительной антропогенной нагрузке на данный тип биотопа, приводящей к такому сильному преобразованию структуры населения мелких млекопитающих, при котором явным доминантом становится полевая мышь.

Таким образом, несмотря на существенные различия выбранных нами населенных пунктов (размеры, возраст, характер застройки и т.п.), выявлено очевидное сходство структур населения зверьков в их садах.

Сады – один из наиболее широко представленных созданных человеком древесно-кустарниковых биотопов городов. Проведенный сравнительный анализ выявил типичные закономерности, присущие садам в городах разного ранга. Структура населения мелких млекопитающих зависела от расположения этих биотопов в населенном пункте. В центре городов могут сформироваться лишь обедненные сообщества, которые близки к понятию «антропогенно трансформированное луговое сообщество». А вот сады, особенно на окраинах города, являются рефугиумами для экзоантропных видов и играют важную роль в поддержании и сохранении биоразнообразия мелких млекопитающих (Тихонова и др., 2010). Они входят в группу городских биотопов с самым высоким видовым разнообразием зверьков. Таким образом, уникальность садов во всех трех городах проявлялась в том, что, будучи биотопами антропогенного происхождения (как деградирующие и регулярные парки), они оказались близки естественным ценозам. Имели с ними общие закономерности: увеличение видового разнообразия, доли экзоантропных видов и т.п. от центра к периферии городов, что не было присуще, например деградирующим паркам (см. раздел 11.2.). Поэтому сады города необходимо изучать и сохранять как биотопы, не только имеющие рекреационную и эстетическую ценность, но и способствующие поддержанию «экологического здоровья» урбанизированных территорий.

11.2. Парки и скверы

В данном разделе, как и в предыдущих наших публикациях (Тихонова и др., 2006в, 2009а), парки и скверы города мы рассматриваем совместно. Поскольку они по своим экологическим параметрам имеют определенное сходство (ландшафтные и регуляр-

ные парки) или одинаковое происхождение (скверы и регулярные парки) и в то же время с большинством рассматриваемых ценозов города у данных биотопов значительно больше типовых различий (см. главу 5).

Парки и скверы наряду с рассмотренными выше садами играют важную роль в экологии города. Однако и эти типы местообитаний изучены еще не достаточно. В большинстве исследований городские парки рассматривают как единый тип биотопа и в лучшем случае их делят на две категории – парки и лесопарки. Однако эти ценозы могут сильно различаться (например, лесопарки и деградирующие парки), что определяет необходимость дифференцированного подхода к их изучению (Полякова, Гутников, 2000; Рысин, 2003). Ранее нами была предпринята попытка исследования мелких млекопитающих в четырех выделенных типах парков (Тихонова и др., 1997а,б; см. главу 5), но эта работа ограничивалась лишь общими сведениями о видовом составе и численности мелких млекопитающих в парках г. Москвы. Позднее была дана более полная сводка по самой изученной урбанизированной территории – крупнейшей городской агломерации, которая обобщала данные, собранные в течение довольно длительного периода с 1887 по 2002 г. (Тихонова и др., 2009).

В целом в парках и скверах Москвы обнаружено 18 видов грызунов и насекомоядных. Преобладали полевая и малая лесная мыши, рыжая полевка, менее обильны домовая мышь, восточноевропейская и обыкновенная полевки, обыкновенная бурозубка. К редко встречающимся и единичным видам можно отнести полевку-экономку, темную полевку, лесную мышовку, обыкновенного хомяка, кутору и малую бурозубку. В литературе мы нашли указания на обитание в парках Москвы средней бурозубки (*Sorex coecutiens*) (Рысин, 2003), но за все время наших исследований данный вид не был отловлен ни в одном из биотопов.

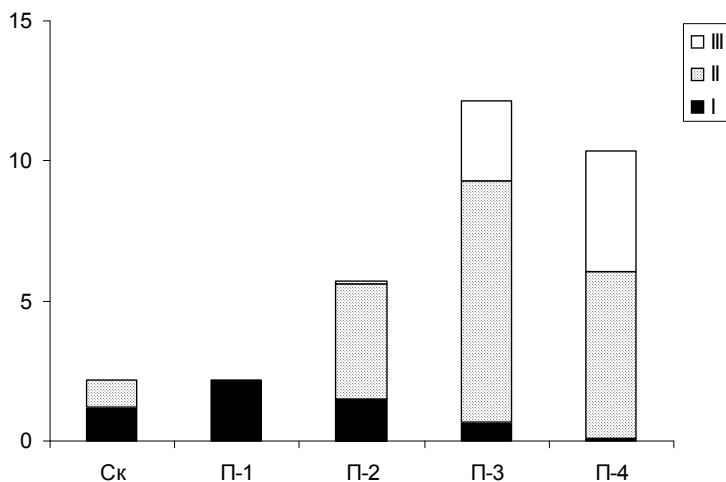


Рис. 56. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии в парках и скверах крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны.

Обозначения: П-1 – деградирующие парки, П-2 – регулярные парки, П-3 – ландшафтные парки, П-4 – лесопарки, Ск – скверы. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

В скверах обнаружено семь видов зверьков. Численность здесь низка (рис. 56). Доминирует домовая мышь, вторая по обилию – полевая мышь, третье место у восточноевропейской полевки. Остальные виды – единичны.

В деградирующих парках численность такая же, как в скверах. Обитает всего два вида – домовая мышь и серая крыса.

В регулярных парках численность выше, чем в предыдущих биотопах. Отловлено семь видов зверьков. Здесь доминирует полевая мышь. Далее в порядке убывания идут: домовая мышь, восточноевропейская полевка, серая крыса, малая лесная мышь, обыкновенная полевка и малая белозубка.

Ландшафтные парки города характеризуются более высокой численностью. Видовой состав зверьков разнообразнее (14 видов). Доминант – полевая мышь. Обычны рыжая полевка, малая лесная мышь, восточноевропейская полевка, домовая мышь и обыкновенная бурозубка. Также в этом типе биотопа встречаются мышь-малютка, обыкновенная и водяная полевки, полевка-экономка, серая крыса, обыкновенный хомяк, кутора и европейский крот.

Численность зверьков в лесопарках также высока (см. рис. 56). Набор видов богаче (17), чем в остальных обследованных биотопах. Фоновые виды – малая лесная мышь и рыжая полевка, третья по обилию – полевая мышь. Среди всех древесно-кустарниковых ценозов только здесь отмечены такие крайне редкие для Москвы виды, как лесная мышовка и темная полевка.

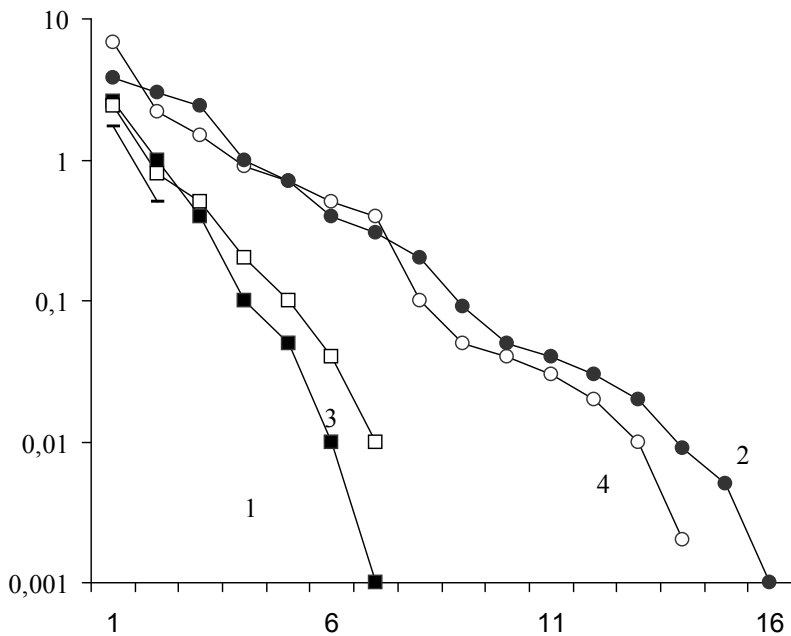


Рис. 57. Кривые «значимости-доминирования» видов мелких млекопитающих в парках и скверах крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – логарифмическая шкала «значимости» видов, ось абсцисс – количество видов.

Обозначения: 1 – скверы, 2 – деградирующие парки, 3 – регулярные парки, 4 – ландшафтные парки, 5 – лесопарки.

Сравнение распределения мелких млекопитающих при помощи «кривых значимости» видов (Уиттеккер, 1980) показало (рис. 57), что в деградирующих парках, скверах и даже в регулярных парках они более близки к геометрическому ряду. Это означает наличие одного наиболее конкурентоспособного вида, наилучшим образом приспособленного к обитанию на данной территории. В некоторых случаях таких видов может быть два (Уиттеккер, 1980). В нашем случае это виды, толерантные к антропогенному прессу – синантропы. В ландшафтных парках и лесопарках распределение ближе к логнормальному, что присуще сообществам мелких млекопитающих смешанных лесов (Уиттеккер, 1980).

Деградирующие парки отличаются самым низким видовым разнообразием (по индексу – d) и неравномерным распределением видов мелких млекопитающих при высокой концентрации доминирования (табл. 31). Наиболее близки по значению этих индексов скверы и регулярные парки. Самое высокое видовое разнообразие и равномерное распределение видов выявлены в лесопарках. Здесь же установлены и самые низкие значения концентрации доминирования. Население зверьков ландшафтных парков, хотя и близко по значению индекса богатства видов к населению мелких млекопитающих лесопарков, но отличается от него менее выравненным распределением и высокой концентрацией доминирования. По двум последним показателям ландшафтные парки оказались ближе к регулярным, а по индексу концентрации доминирования – к скверам.

Анализ соотношения видов, имеющих разную склонность к синантропии, показал, что в скверах присутствовали представители 1-й и 2-й групп, имеющие равные доли (синантропы и гемисинантропы) (см. рис. 56). В деградирующих парках встречались только виды 1-й группы – синантропы. В регулярных парках их доля по сравнению со зверьками гемисинантропами оказалась в несколько раз меньшей. Здесь изредка регистрировали виды 3-й группы (только ложных синантропов, наличие настоящих экзотропов не установлено). В ландшафтных парках представители этой группы преоб-

Таблица 31. Индексы видового разнообразия мелких млекопитающих в парках и скверах г. Москвы

Биотоп	В целом по городу			В целом по зонам			
	d	Ес	с	Зона	d	Ес	с
скверы	2.1	2.9	0.4	I	0.7	0.73	0.98
деградирующие парки	0.8	1.0	0.8	II	1.03	1.3	0.95
регулярные парки	2.8	4.0	0.37	III	2.4	2.9	0.5
ландшафтные парки	4.4	4.2	0.45	IV	3.4	3.9	0.41
лесопарки	5.98	7.8	0.22	V	4.78	5.2	0.33
				VI	5.55	7.0	0.25

Примечание: d – видовое разнообразие, Ес – выравненность распределения, с – коэффициент доминирования.

ладают над синантропами, но все вместе они уступают по обилию гемисинантропам, которые остаются самыми многочисленными и в лесопарках города. В лесопарках по сравнению со всеми прочими парками велика доля экзоантропов, а доля синантропов мала.

Коэффициенты Жаккара и евклидово расстояние указывают на близость видового состава и численности зверьков ландшафтных парков и лесопарков и их значительную обособленность от других типов биотопов, сильно подверженных антропогенному прессу, которые еще более близки между собой (табл. 31, рис. 58). Сообщества мелких млекопитающих лесопарков сохранили сходство с сообществами зверьков лесных ценозов в большей степени, чем население грызунов и насекомоядных ландшафтных парков, что подтверждает и А-Е-градиент (рис. 59). По структуре видового населения мелких млекопитающих регулярные парки и скверы оказались ближе к понятию «луговое сообщество», а деградирующие парки попали в категорию «антропогенно обедненного ценоза».

Кратко охарактеризуем основные зональные закономерности структуры населения мелких млекопитающих рассматриваемых нами древесно-кустарниковых биотопов. В целом в парках и скверах I и II зон установлено обитание зверьков только синантропных видов. В биотопах III зоны появляются гемисинантропы. Далее (от IV до VI зон) во всех типах парков, кроме деградирующих, наблюдается хорошо выраженная тенденция сокращения доли синантропов и ее возрастание у экзоантропов. От центра к периферии Москвы происходит увеличение видового разнообразия мелких млекопитающих парков (от 2 до 18 видов; d в центре = 0.7, на окраинах города – 5.55, $p < 0.0001$) на фоне снижения концентрации доминирования (в центре $C = 0.98$, на периферии – 0.25, $p < 0.05$). В парках и скверах разных зон отчетливо прослеживается урбанистический А-Е-градиент. Более высокой тождественностью «лесному сообществу» характеризуется население мелких млекопитающих последней городской зоны

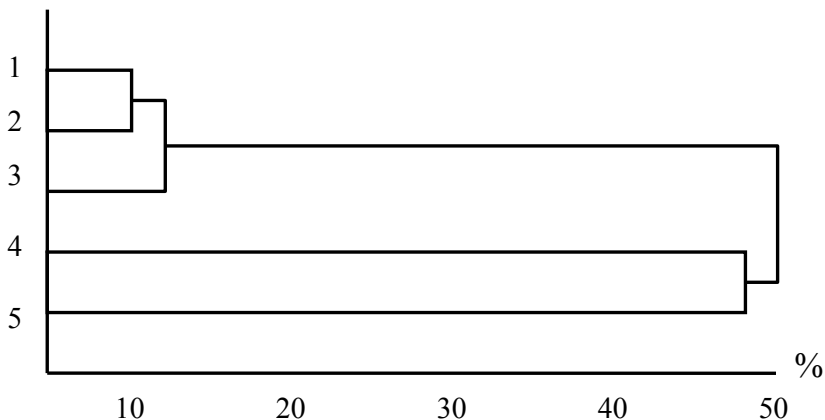


Рис. 58. Дендрограмма мер различия населения мелких млекопитающих скверов и парков крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – биотопы, ось абсцисс – мера различия (%).

Обозначения: 1 – скверы, 2 – деградирующие парки, 3 – регулярные парки, 4 – ландшафтные парки, 5 – лесопарки.

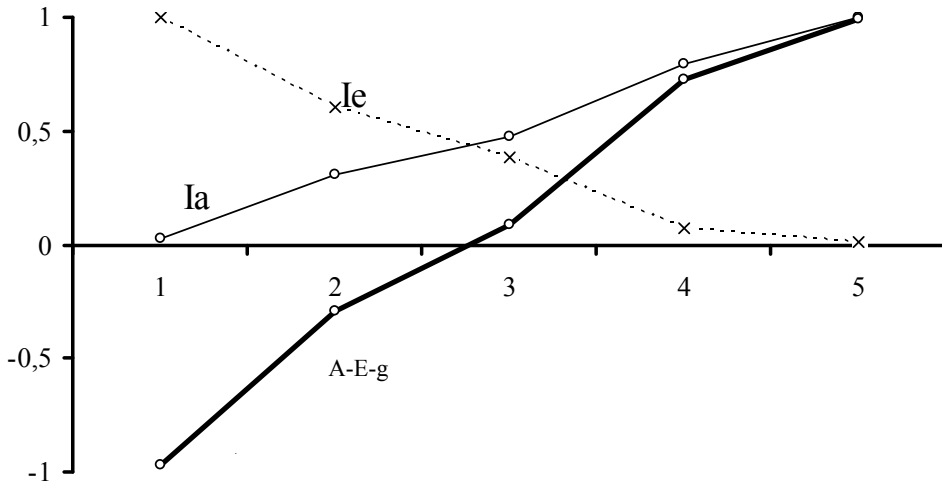


Рис. 59. Урбанистический А-Е-градиент населения мелких млекопитающих в скверах и парках крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – показатели индексов и градиента, ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: Ie – индекс «опустыненности», Ia – индекс «арбореальности», А-Е-г – урбанистический градиент. 1 – деградирующие парки, 2 – скверы, 3 – регулярные парки, 4 – ландшафтные парки, 5 – лесопарки.

(А-Е-градиент равен 0.8), а население зверьков городского центра (–0.98) – «антропогенно обедненному сообществу».

Самыми малоприспособленными для обитания зверьков оказались деградирующие парки Москвы, где на небольших территориях, имеющих высокую степень изоляции, формируются нестабильные обедненные сообщества и наблюдается эффект сверх доминирования, когда один или два вида представляют более 50% фауны (Уиттеккер, 1980). Здесь могут выжить только синантропы, но, скорее всего, даже они образуют лишь временные поселения. Несколько лучшая экологическая ситуация складывается в скверах и регулярных парках. Это отражается и на структуре населения зверьков (большее разнообразие и возрастание значимости гемисинантропных видов, прежде всего полевой мыши). Многие ландшафтные парки по своим флористическим характеристикам пока еще напоминают природные лесные ценозы (Рысин, 2003), однако по структуре населения мелких млекопитающих не вполне соответствуют понятию «лесное сообщество». К лесным ценозам, как по характеру растительности, так и по особенностям структуры населения мелких млекопитающих, можно отнести городские лесопарки.

Наши данные во многом совпадают с результатами других исследователей (Быков, 1985; Рысин и др., 1996; Черноусова, 1996; Полякова, Гутников, 2000; Леса Москвы, 2001; Рысин, 2003; Черноусова, Толкач, 2006, 2007, 2010; Zorenko, Leonteva, 2003; и др.). По мнению одних зоологов (Жигарев, 1993, 1999, 2004; Черноусова, 1996, 2001, 2002; Айо, Зоренко, 2007; Черноусова, Толкач, 2007; Новикова, 2010 и др.), наиболее значимым фактором, влияющим на структуру населения животных лесных ценозов, следует считать рекреацию, по мнению других (Кучерук, 1988; Клауснитцер, 1990) – размеры, форму биотопов и их расположение относительно городского центра. На наш взгляд, на население мелких млекопитающих влияет несколько факторов, наиболее

значимые из них – степень изоляции биотопа, его размеры и удаленность от городского центра (Тихонова и др., 1997, 2001, 2006б).

11.3. Берега рек

На территории Москвы – это хорошо изученный тип биотопа (Москва. Энциклопедия, 1997; Авилова, Орлов, 1993; Авилова, Корбут, 1994; Авилова, 1998; Насимович, 1998а; Тихонова и др., 2002б; Тихонов и др., 2003; Жигарев, Алпатов, 2007).

Реки играют заметную роль в формировании сложной структуры городского ландшафта. Если их водораздельные пространства почти полностью осваиваются человеком под строительство, то естественным руслам, как правило, в силу целого ряда причин удается уцелеть. Это можно видеть на примере гидрографической сети Москвы, где остатки сохранившихся природных территорий тянутся вдоль больших (Москва, Яуза, Сегунь) и малых (Городня, Ичка, Лихоборка, Раменка, Серебрянка, Чермянка и другие) рек (Насимович, 1998а).

Этот тип ценоза характеризуется естественными богатыми гумусом грунтами и разнообразной растительностью, среди которой доминируют околородные виды (череда, тростник, осока, рогоз и прочие). В описании других авторов берега рек отнесены к околородным, а порой и просто влажным биотопам (Степанова, Поярков, 1975; Степанова, 1978; Самойлов, Морозова, 1998; Карасева и др., 1999). Таким образом, в эту категорию попадают местообитания вокруг прудов, озер, мелководных копаней и на полях фильтрации. По мнению одних исследователей (Самойлов, Морозова, 1998), эти территории из-за небольшой площади и сильного загрязнения малопригодны для жизнедеятельности большинства водных, околородных и других видов. Но существует и другая точка зрения, рассматривающая берега рек в качестве «зеленых коридоров» и рефугиумов, позволяющих поддерживать биоразнообразие городских ландшафтов (Авилова, 1998; Насимович, 1998а; Тихонова и др., 2002б; Тихонов и др., 2003; Wavgin, 1988). В связи с этим нам представляется крайне важным и интересным изучение берегов рек с позиций их пригодности для обитания одной из самых многочисленных групп позвоночных животных города – мелких млекопитающих.

Долины рек в Москве находятся в разном состоянии. Лучше всего сохранились поймы Сетунь и Язвенки, несколько хуже (меньше) – Раменки, Очаковки, Битцы и Городни. В группу, сохранившую менее 40% своего разнообразия (биотопов и растительности), отнесены бассейны рек Москвы и Яузы (Авилова, 1998). Есть несколько рек, у которых пойма в настоящее время отсутствует, поскольку они протекают под землей по трубам.

В целом по городской агломерации вдоль берегов рек из 18 отловленных здесь видов самым многочисленным оказалась полевая мышь, что совпадает с данными других авторов (Карасева и др., 1990, 1995б, 1999, 1999а; Жигарев, Алпатов, 2007). Затем в порядке убывания численности следуют малая лесная мышь, рыжая и восточноевропейская полевки, домовая мышь, обыкновенная бурозубка, серая крыса, малая белозубка и мышь-малютка. Остальные виды малочисленны и редки (табл. 32).

Реки имеются во всех зонах крупнейшей городской агломерации, однако в самом центре Москвы (I и II зоны) берега как особый тип местообитаний, строго говоря, отсутствуют, поскольку реки здесь уже давно не имеют естественного русла. Тем не менее, мы изучили население зверьков на сохранившихся зеленых участках в непосред-

Таблица 32. Распределение мелких млекопитающих по берегам водоемов г. Москвы

Зона		I	II	III	IV	V	VI
Обилие в баллах		2	2	4	5	5	5
Виды мелких млекопитающих	Серая крыса	0	*	*	*	*	*
	Домовая мышь	**	**	**	**	*	*
	Полевая мышь	0	0	***	***	***	**
	Малая лесная мышь	0	0	*	**	**	***
	Мышь малютка	0	0	0	*	*	*
	Восточноевропейская полевка	0	0	*	**	**	**
	Обыкновенная полевка	0	0	*	*	*	*
	Полевка-экономка	0	0	0	*	*	*
	Темная полевка	0	0	0	0	*	*
	Водяная полевка	0	0	0	0	*	*
	Рыжая полевка	0	0	*	*	**	**
	Обыкновенный хомяк	0	0	0	0	*	*
	Обыкновенная бурозубка	0	0	*	*	*	**
	Малая бурозубка	0	0	0	*	*	*
	Малая белозубка	0	0	0	*	*	*
	Обыкновенная кутора	0	0	0	0	*	*
Европейский крот	0	0	0	0	0	*	
Индексы альфа-разнообразия	d			3.28	4.29	7.01	8.29
	C			0.57	0.37	0.32	0.29
	H			3.76	6.75	8.12	10.9

Примечания: 0- вид отсутствует, * - вид редок, ** - вид обычен, *** - вид преобладает

редственной близости от искусственных берегов. В подобных местообитаниях I зоны нами обнаружен только один вид – домовая мышь, а во II зоне еще и серая крыса (табл. 32). Численность грызунов в обеих зонах попадает в категорию «низкая», что соответствует по шкале обилия 2 баллам (см. главу 4) (Емельянова, 1988).

Учитывая крайнюю скудность фауны зверьков в центральной части города, мы не анализировали особенности структуры населения и биоразнообразия мелких млекопитающих. В данном типе биотопов следующей зоны установлено обитание 8 видов зверьков, в IV – 12, в V – 16, а в VI – 18 видов (если считать и ондатру). В целом, начиная с берегов рек III зоны, везде, кроме окраин города, где превалирует малая лесная мышь, доминантом является полевая.

Сравнивая соотношение зверьков разных форм синантропии, следует сказать, что в центре крупнейшей городской агломерации обитают только настоящие синантропы, в III зоне примерно в равном соотношении встречаются синантропы и гемисинантропы (рис. 60). Затем по мере удаления от городского центра долевой вклад синантропных видов вдоль берегов рек заметно сокращается, а экзотропов постоянно растет.

Видовое разнообразие зверьков имело тенденцию к постепенному увеличению к окраинам города: так, в VI зоне оно было в 2.5 раза выше, чем в III (см. табл. 32). Это

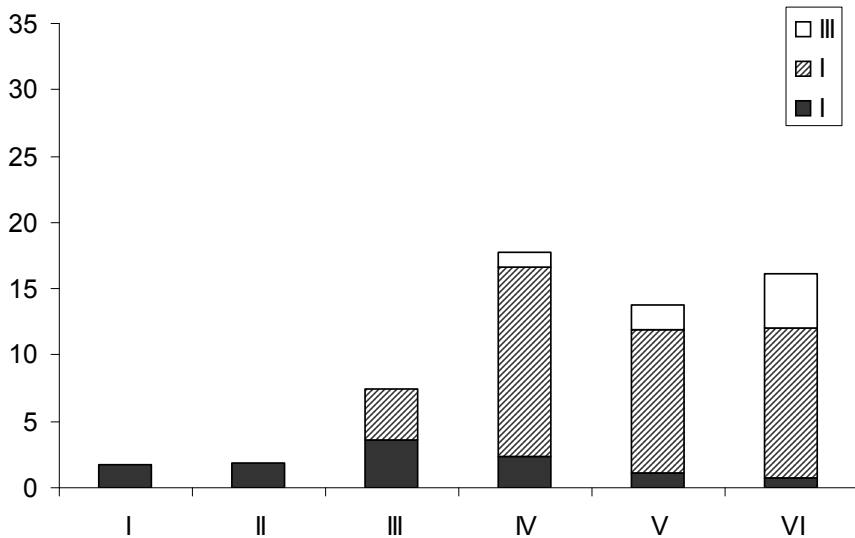


Рис. 60. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии вдоль берегов водоемов крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны.

Обозначения: I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

касалось и выравнивания их распределения (почти в 3 раза). Концентрация доминирования при этом соответственно снижалась (в 2 раза).

Кластерный анализ показал, что наиболее сходным оказалось население мелких млекопитающих IV и V зон (рис. 61). Менее всего сходства установлено между населением зверьков берегов III зоны и всеми остальными.

Интерес может представлять не только биоразнообразие пойменных водоемов города в целом, но и в пределах отдельно взятой реки, пересекающей несколько городских зон. Подобных работ по изучению структуры населения мелких млекопитающих до настоящего времени не проводилось. Зверьков обычно отлавливали в поймах разных рек и анализировали обобщенный и усредненный материал, не отражающий в полной мере специфики конкретных местообитаний. Мы провели подробный анализ в поймах двух рек Сетунь (23 точки) и Яузы (30 точек). Такой подход к изучению рек в качестве «зеленых коридоров» урбанизированного ландшафта позволяет оценить, каким образом экологические различия биотопов двух речных долин скажутся на структуре населения обитающих в них мелких млекопитающих. Сетунь и Яуза в этом плане, несомненно, представляют большой интерес, так как их берега сильно различаются. Напомним, что первая отнесена к рекам с наиболее, а вторая – с наименее сохранившимися поймами.

Кратко о Сетунь можно сказать следующее: во время проводимых нами исследований ее общая протяженность составляет 38 км из них 20 км в черте города в естественном русле и по сохранившейся долине, часть которой проходит по Матвеевскому лесу. Площадь бассейна 190 км², включая притоки: Румянцевский ручей, р. Сетунька, Троекуровский ручей, р. Натошенка, Раменка и Кипятка (Энциклопедия. Москва, 1997). В настоящее время пойма сильно застроена.

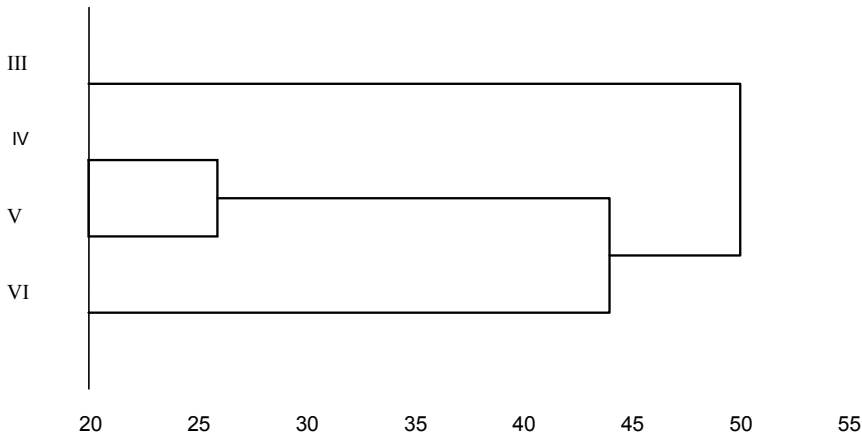


Рис. 61. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих, обитающих вдоль берегов водоемов крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – зоны, ось абсцисс – мера различия.

Численность зверьков в большинстве приречных биотопов Сетуни высока (Жигарев, Алпатов, 2007), по нашим данным, практически на всем протяжении реки от центра до окраин (от точки 1 до точки 22) города (рис. 62). Исключение составляют три точки, где обилие мелких млекопитающих не выходит за пределы 2–3 баллов.

Объединенные по зонам данные вдоль берегов Сетуни показали, что все-таки (как и в случае с поймами других рек) ближе к центру города обилие ниже, а видовой состав скуднее, чем при удалении от него. В IV–VI зонах численность зверьков различается слабо, что же касается видового состава, то ближе к окраинам он становится богаче. Кроме того, к особенностям последней зоны следует отнести значительное преобладание малой лесной мыши над всеми остальными видами даже по сравнению с полевой.

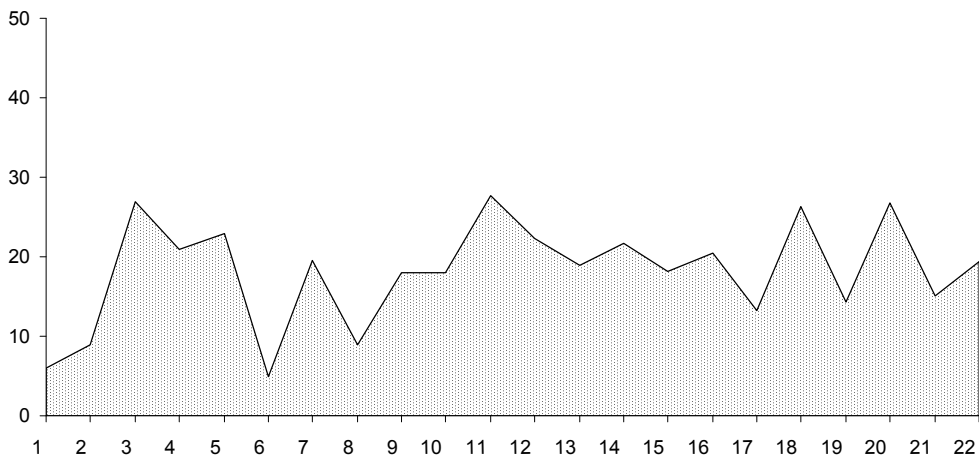


Рис. 62. Распределение численности мелких млекопитающих вдоль берегов р. Сетуни. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – точки отловов.

По соотношению мелких млекопитающих, относящихся к разным группам по склонности к синантропии, из общего ряда выделяются две зоны: в III обнаружены только синантропы и гемисинантропы, в VI – виды, входящие в третью группу заметно преобладают над малочисленными здесь настоящими синантропами. Доминирующей группой являются факультативные синантропы, главным образом экологически ограниченные (полевая и малая лесная мыши).

Самое низкое видовое разнообразие ($d=3.6$) на фоне менее равномерного распределения видов ($H=3.38$) установлено для III зоны, и, как следствие этого, здесь отмечена самая высокая концентрация доминирования ($c=0.55$). Вдоль обозначенного профиля от центра к периферии плавно увеличивалось видовое разнообразие и равномерность распределения, а показатель доминирования снизился до минимума (в VI зоне $d=7.39$; $c=0.17$; $H=8.88$).

Яуза – самый крупный приток р. Москвы, имеющий длину около 48 км (в т. ч. 29 км в черте города). В относительно естественном состоянии сохранена долина только между Сокольниками и Лосиным островом, где она частично покрыта лесом. В других местах вдоль течения расположены низинные болота и пустыри, поросшие рудеральной растительностью. Лишь за пределами кольцевой автодороги долина реки имеет естественный вид, где часть ее объявлена памятником природы. Большая же часть речной долины так или иначе трансформирована человеком. В конце 1930-х гг. Яузу начали заключать в гранитные берега, а в 1940 г. построен гидроузел со шлюзами (Энциклопедия. Москва, 1997).

Численность зверьков, обитающих на незастроенных территориях вдоль р. Яузы, характеризуется более выраженными зональными и даже внутрizonальными различиями, чем в долине р. Сетунь (рис. 63). Ближе к центру она ниже, а самая высокая на окраинах. При этом ей присущи существенные перепады на протяжении всего профиля, чего не наблюдалось вдоль Сетуни.

Меньше всего видов обнаружено в III зоне, больше – в VI (соответственно, 6 и 12). Везде, даже в VI зоне, доминирует полевая мышь. По всему профилю р. Яузы нам не удалось обнаружить такой редкий, но встречающийся вдоль профиля Сетуни вид, как малая бурозубка.

Структура населения мелких млекопитающих обеих рек различалась и по другим параметрам. Так, вдоль Яузы соотношение групп с разной склонностью к синантропии было сходным в III и IV зонах. Здесь на фоне преобладания зверьков с факультативной формой синантропии велика доля настоящих синантропов. Основное отличие заключалось в присутствии в IV зоне экзоантропов. В V зоне эта группа становится многочисленнее при резком сокращении синантропов. В VI зоне, характеризующейся самой высокой численностью зверьков, обнаружено и самое большое количество экзоантропов.

В отличие от Сетуни у р. Яузы иными были и показатели видового разнообразия зверьков. Сопоставление α -разнообразия выявило большое сходство береговых биотопов Яузы в V и VI зонах по значениям видового разнообразия, равномерности распределения и концентрации доминирования видов. Причем у Сетуни эти показатели в VI зоне отличались от всех остальных зон. Вдоль р. Яузы по данным параметрам от остальных сильнее отличалась III зона, что совпало с результатом оценки α -разнообразия.

При сравнении между собой двух речных профилей – северного (Яуза) и южного (Сетунь) – прежде всего, следует отметить более высокую и равномернее распре-

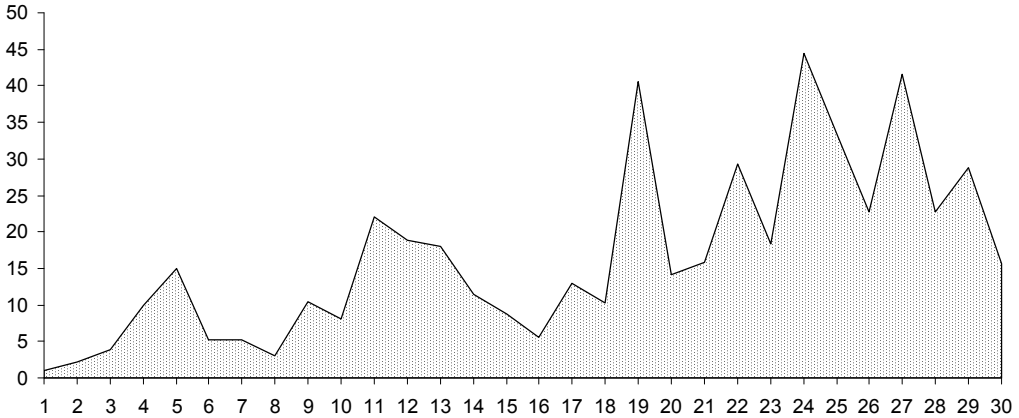


Рис. 63. Распределение численности мелких млекопитающих вдоль берегов р. Язуы. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – точки отловов.

ленную численность мелких млекопитающих вдоль южного профиля (р. Сетунь). По-видимому, это является свидетельством лучшей сохранности и меньшей нарушенности биотопов на всем протяжении долины Сетуни. Здесь действительно сохранилась более благоприятная для мелких млекопитающих ситуация. Во-первых, по всей своей длине р. Сетунь течет в естественном русле, в отличие от Язуы, которая практически во всей III зоне имеет искусственные берега. Во-вторых, Сетунь впадает в р. Москву около Воробьевых гор с их разнообразной растительностью и сложным рельефом, а не в центральной части города (Котельническая набережная), как Язуа. Даже сравнительно близко от места впадения в р. Москву Сетунь пересекает богатый разнообразными биотопами ландшафт в месте слияния с рекой Раменкой. Здесь по берегам обеих рек простираются пойменные луга, уцелевшие благодаря сложному рельефу и наличию широких полос отчуждения вдоль железной дороги и вокруг высоковольтной ЛЭП. Неподалеку много покрытой лесом территории (Матвеевский лес, остатки других естественных древесно-кустарниковых биотопов), большое количество частных стихийно возникших огородов и забурьяненных участков.

Долина Язуы значительно уже и беднее биотопами. Но, тем не менее, вдоль течения реки мы еще в 2000 и 2001 гг. находили редкие краснокнижные виды орхидных из родов *Orchis* и *Dactylorhiza*. Наиболее лесопокрытый участок поймы Язуы находится в пределах V городской зоны (между Лосиным островом и Сокольниками), что сказалось на состоянии α -разнообразия мелких млекопитающих этой территории, выравнивание распределения которых здесь оказались даже выше, чем на окраинах Москвы (хотя статистически не достоверно).

Самые высокие показатели разнообразия населения мелких млекопитающих присущи в целом всем рекам города (7.99), несколько меньшие (но не достоверно) – в долине Сетуни (7.1), и еще более низкие ($p < 0,01$) – вдоль р. Язуы (6.2). Однако кривые значимости видов оказались похожи и ближе к логнормальному распределению, чем к геометрическому ряду (рис. 64). Это указывает на сравнительно большую емкость биотопов и насыщенность их экологическими нишами (Пианка, 1981).

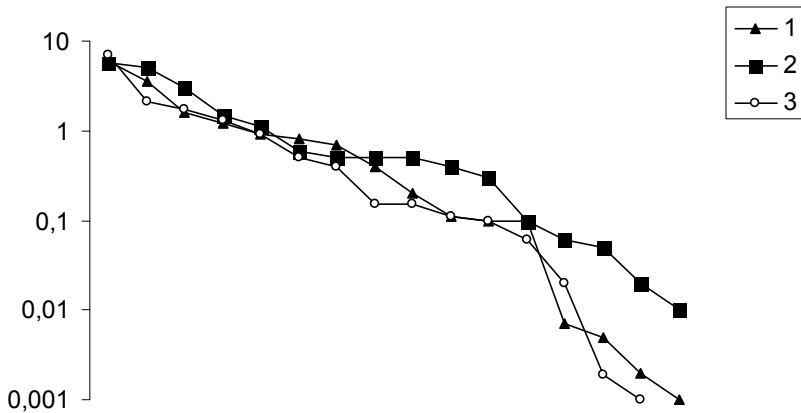


Рис. 64. Кривые «значимости» видов мелких млекопитающих, обитающих вдоль берегов рек крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – логарифмическая шкала «значимости» видов, ось абсцисс – виды. Обозначения: 1 – реки в целом, 2 – вдоль Сетуни, 3 – вдоль Яузы.

Показатель А-Е-градиента населения зверьков речных долин отличался от данного градиента, присущего всем остальным незастроенным территориям (рис.65). Первое серьезное расхождение – это более высокое тождество «лесному ценозу», характерное поймам. Значительное количество лесных видов в речных биотопах установлено и для орнитофауны города (Авилова, 1998). Второе – отсутствие выраженного зонального А-Е-градиента.

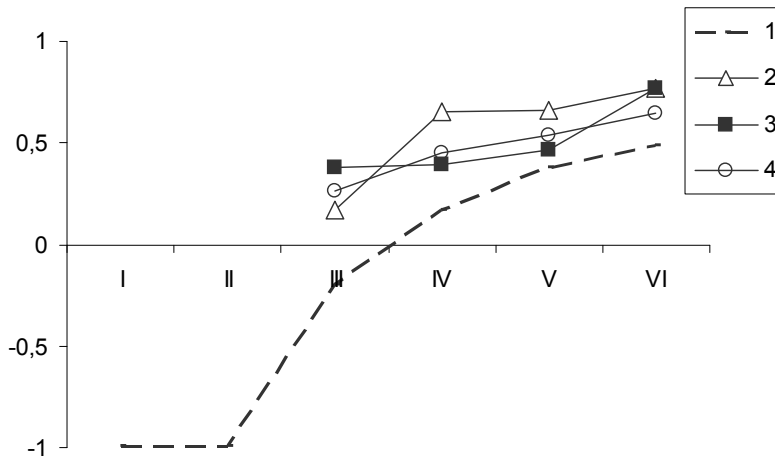


Рис. 65. Зональные особенности урбанистического А-Е-градиента населения мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшей агломерации и вдоль берегов рек. Ось ординат – показатели А-Е-градиента, ось абсцисс – зоны. Обозначения: 1 – незастроенные территории, 2 – реки в целом, 2 – Сетунь, 3 – Яуза.

Известно, что в глобально-региональном масштабе реки даже в природно-климатических зонах являются интразональной «зоологической осью» (Мильков, 1953). Существует мнение, что подобное азональное явление представляют собой речные долины и в городе (Авилова, 1998). Мы вполне разделяем подобную точку зрения, которая оказалась правомерной не только для фауны птиц, но и для населения мелких млекопитающих города (Тихонова и др., 2002б; Тихонов и др., 2003).

Таким образом, для биотопов, расположенных вдоль берегов рек крупнейшей городской агломерации, характерна более высокая, чем на других незастроенных территориях, численность мелких млекопитающих. Им присуще большее разнообразие. Зональные различия в структуре населения зверьков речных долин не столь очевидны, как для всех остальных биотопов Москвы. Урбанистический А-Е-градиент, характерный для прочих незастроенных территорий города, на примере мелких млекопитающих берегов рек почти не прослеживается.

Все это хорошо укладывается в рамки концепции об интразональности рек города, выполняющих для него не только функцию зеленых коридоров, но и рефугиумов, поддерживающих биоразнообразие урбанизированных ландшафтов.

11.4. Кладбища

Одним из наиболее своеобразных типов биотопов, присущих крупным населенным пунктам, являются кладбища, которые широко представлены на территории крупнейшей городской агломерации (около 50). Нами была предпринята попытка детального анализа экологических условий и структуры населения мелких млекопитающих, обитающих на кладбищах г. Москвы.

С точки зрения горожанина прошлого века, кладбища были объектами культово-исповедального значения. Это благоприятствовало созданию эмоционально и этически обусловленных условий, при которых отсутствовали значительные нарушения антропогенного характера. В настоящее время ситуация изменилась, и кладбища стали объектами текущих муниципальных потребностей, связанных лишь с захоронением усопших и более интенсивным использованием площади (Лемешев и др., 1997).

Кладбища как тип биотопа с точки зрения пригодности обитания для мелких млекопитающих представляют собой нечто среднее между скверами и парками города, но при этом имеют ряд специфических черт, не присущих не одному из указанных местообитаний. В некоторых городах подобные местообитания могут служить рефугиумами автохтонных видов (Тихонова и др., 2009; Пиванова, Шубина, 2010). Описание данного типа ценоза приводится в главе 6.

В Москве имеются разные типы кладбищ, как по продолжительности своего существования, так и по характеру происхождения. Наиболее старые возникли в XVIII и на рубеже XIX и XX вв. (Донское, Даниловское, Новодевичье, Преображенское, Пятницкое и некоторые другие) (Москва. Энциклопедия, 1997). Более молодые – довоенные (Бабушкинское, Перовское, Перловское, Раевское) заложены в 20–40 гг. XX в. Потребности города в кладбищах росли, поэтому приходилось постоянно открывать новые или, если позволяли условия, расширять старые. Так появились территории для захоронения в послевоенное время (Капотнинское, Кузьминское, Люблинское, Покровское) – 50–60-е годы. Самые поздние кладбища (Головинское, Востряковское, Николо-Архангельское, Хованское) возникли после 60-х годов.

По характеру происхождения одни представляют собой деревенские погосты (Алексеевское, Капотнинское, Вешняковское, Ивановское, Медведковское, Ореховское и другие), городские (Ваганьковское, Введенское, Востряковское, Донское и др.), пригородные (Котляковское, Люблинское, Перловское) и загородные (Хованское, Николо-Архангельское) кладбища. Эти территории различаются размерами и формой. Старые кладбища Москвы, как правило, занимают небольшие площади (Алексеевское, Богородское, Вешняковское, Даниловское, Ивановское, Измайловское, Черкизовское и др.). Крупные размеры являются отличительной чертой сравнительно недавно возникших кладбищ. Обычно они колеблются в пределах от 50 (Котляковское, Кузьминское, Троекуровское) до 100 га (Востряковское, Николо-Архангельское) и более (Хованское). Такой гигантизм является новшеством (Лемешев и др., 1997). Различны у московских кладбищ не только размеры, но и форма. Чаще прочих (14) встречаются кладбища квадратной и прямоугольной конфигурации. Другие формы кладбищ – явление более редкое. Есть кладбища ромбовидной формы (Кузьминское, Люблинское, Хованское), округлые (Братеевское, Ваганьковское, Раевское), эллипсоидные (Владыкинское, Даниловское, Котляковское) и имеющие иную более сложную и вытянутую форму (Головинское, Калитниковское, Преображенское). В соответствии с этим все городские кладбища классифицированы нами по ряду параметров. По удаленности от центра города выделено три класса: первый – расположенные в IV зоне (14 кладбищ), второй – в V (9), и третий – в VI (19) зонах. (Тихонова и др., 2002а). В трех первых зонах города этот тип биотопа отсутствует.

Размеры московских кладбищ также варьируют в широких пределах. По этому параметру рассматриваемые нами местообитания ранжированы на шесть классов. Первый класс – до 5 га (21 кладбище), второй – от 5 до 10 га (6), третий – от 10 до 20 га (6), четвертый – от 20 до 50 га (5), пятый – от 50 до 100 га (2) и шестой класс – более 100 га (2). Различные формы объединены в шесть типов. Первый тип – прямоугольные кладбища (14), второй – квадратные (14), третий – ромбические (3), четвертый – круглые (4), пятый – эллиптические (3), шестой – другие более сложные конфигурации (4). По возрасту все кладбища объединены в четыре класса: первый – возникшие в начале века и раньше, второй – в довоенное время (1930–1940-е гг.), третий – в послевоенное (1950–1960 г.), четвертый класс – недавно возникшие (после 1960-х г.). Были выделены четыре типа происхождения кладбищ: первый – деревенские (17), второй – городские (19), третий – пригородные (4) и четвертый тип – загородные (2). Такое деление, на наш взгляд, требует пояснения. Деревенские (по происхождению) кладбища вначале функционировали в качестве сельских погостов, как правило, небольшие по площади. Постепенно их вбирал в себя разрастающийся город. К городским по происхождению кладбищам мы относим те, которые сразу закладывались в пределах урболандшафта. Одни из них более старые, другие возникли недавно. Разделение кладбищ на пригородные и загородные объясняется тем, что первые возникали непосредственно за чертой города. Вторые закладывались сравнительно далеко от городских окраин, они находятся за пределами кольцевой дороги. По степени изоляции: первый тип – не изолированные от других зеленых территорий (8), второй – слабо изолированные (около 25% периметра биотопа) (7), третий – средне изолированные (около 50% периметра) (10), четвертый – сильно изолированные (70–90% периметра) и пятый тип – полный изолят (до 100% периметра).

В целом на кладбищах крупнейшей городской агломерации зарегистрировано обитание 12 видов зверьков. За время ранее проводимых нами работ (с 1990 по 1996 гг.) в данном типе местообитаний удалось обнаружить всего шесть видов мелких млекопитающих (Тихонова и др., 1997а, 1997б). Это объясняется тем, что исследования были сосредоточены на 15 кладбищах, расположенных ближе к центру городской агломерации (IV зона). Широкий охват рассматриваемых биотопов после 1996 г. позволил дать более объективную картину населения мелких млекопитающих. По результатам последних исследований городских кладбищ, преобладающим видом в них оказалась полевая мышь, что полностью совпадает с данными наших предыдущих исследований. Второй по обилию вид – малая лесная мышь, в прежних исследованиях отнесенная нами к числу редких (Тихонова и др., 1997а). Ее европейский аналог – европейская лесная мышь (*Sylvaemus sylvaticus*), по указанию ряда авторов, является видом, обычным и сравнительно многочисленным на кладбищах других европейских городов (Клауснитцер, 1990; Тихонов и др., 2009а, д, 2010а; Elvers, Elvers, 1984; Frynta, 1993). Третье место по встречаемости на кладбищах городской агломерации принадлежит рыжей полевке. Затем по мере убывания численности следует расположить обыкновенную бурозубку и восточноевропейскую полевку. Менее обильна домовая мышь. К числу обычных, но сравнительно немногочисленных видов можно отнести серую крысу и обыкновенную полевку. Последний из указанных видов в течение ряда лет постоянно регистрировали в данном типе местообитаний и другие исследователи (Карасева и др., 1995б, 1999). Еще более редка малая белозубка. Единичны мышь-малютка, кутора и малая бурозубка (Тихонова и др., 2002а).

Сопоставлением распределения зверьков с учетом зонального расположения обследованных биотопов установлено, что самое низкое обилие и бедный видовой состав присущи кладбищам IV зоны (табл. 33). Далее к периферии города численность и количество видов мелких млекопитающих закономерно возрастают. Особенно отчет-

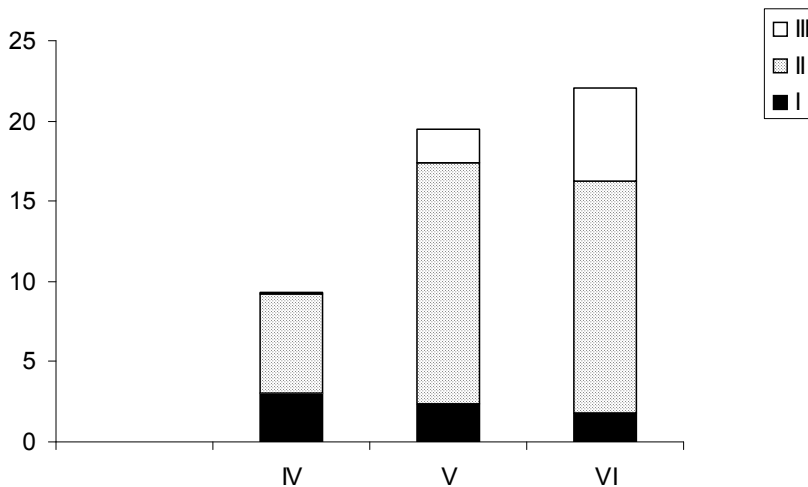


Рис. 66. Зональные особенности долевого соотношения мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны. Обозначения: I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзантропы.

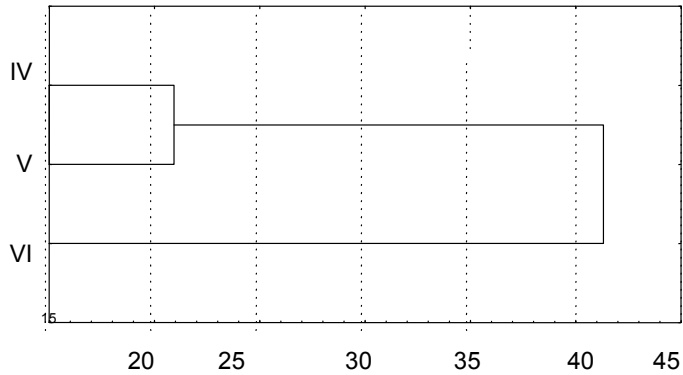


Рис. 67. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разных зон крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – зоны, ось абсцисс – мера различий.

ливо прослеживается зональная специфика соотношения разных по склонности к синантропии групп мелких млекопитающих. Так, на кладбищах IV зоны доля синантропов велика даже на фоне резкого доминирования гемисинантропов (рис. 66). В V зоне вклад в общее население мелких млекопитающих у экзоантропов почти такой же, как у синантропов. В VI зоне доля синантропов уже в несколько раз ниже не только по сравнению с гемисинантропами, но и с экзоантропами.

Таблица 33. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ крупнейшей городской агломерации в разных городских зонах

Зона		IV	V	VI
Обилие в баллах		3	4	4
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	10.3	4.1	1.3
	Домовая мышь	22.4	8.1	3.1
	Полевая мышь	60.1	50.4	23.3
	Малая лесная мышь	0.9	10.3	33.7
	Мышь малютка	0	0.4	0.3
	Восточноевропейская полевка	5.8	7.1	5.3
	*	0	14.2	2.9
	Обыкновенная полевка	0.5	0.8	2.3
	Рыжая полевка	0	0	18.9
	Обыкновенная бурозубка	0	1.9	7.1
	Малая бурозубка	0	0	0.3
	Малая белозубка	0	2.7	1.2
Обыкновенная кутора	0	0	0.1	

Примечание: * – обыкновенная полевка в широком смысле.

Таблица 34. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ разных размеров в крупнейшей городской агломерации

Размеры (классы)		1	2	3	4	5	6
Обилие в баллах		3	3	3	4	4	5
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	5.8	2.3	7.8	1.8	0.9	0.1
	Домовая мышь	9.8	9.4	6	1.5	0.9	0
	Полевая мышь	51.9	38.9	62.6	26.6	36.3	5
	Малая лесная мышь	11.6	27.7	7.2	25.3	26.9	50.3
	Мышь малютка	0	0.1	0.7	0.15	0.1	0
	Восточноевропейская полевка	7.7	14.9	10.2	6.2	2.1	2.1
	*	7.7	0	0	4.5	0	0
	Обыкновенная полевка	1.2	0.05	3.7	2.6	2.1	8.3
	Рыжая полевка	1.5	0	1.1	21.2	22.5	23.5
	Обыкновенная бурозубка	1.5	5.5	0	8.5	7.6	10.5
	Малая бурозубка	0	0	0	0.2	0	0
	Малая белозубка	1.3	1.5	0.7	1.4	0.6	0.1
	Обыкновенная кутора	0	0	0	0.05	0	0.1

Примечание: * – обыкновенная полевка в широком смысле.

Сравнение населения мелких млекопитающих в биотопах, расположенных в разных городских зонах, показало, что наиболее близки между собой кладбища IV и V зон, в то время как далее всего от них отстоят по этим параметрам биотопы VI зоны (рис.67).

Зональная специфика кладбищ – это всего лишь один из аспектов их разнообразия, поскольку в пределах одной и той же зоны города эти местообитания могут значительно варьировать по целому ряду других параметров, например по размерам.

По обилию зверьков, обитающих на территории разновеликих кладбищ, выявлены следующие различия. Одинаковая численность мелких млекопитающих характерна кладбищам 1–3-го классов (5–20 га), более высокое обилие зверьков присуще биотопам 4 и 5 классов (от 50 до 100 га), а самое высокое – 6 классу (100 и более га) (табл. 34). Распределение разных по склонности к синантропии групп зверьков имело много общих черт у биотопов 1–3 классов (рис. 68). Количественные отличия от предыдущих местообитаний мы наблюдаем на кладбищах 4 и 5 классов. Здесь экзoантропы существенно преобладают над синантропными видами, которые практически не встречаются на территориях кладбищ 6 категории, где преобладают гемисинантропы.

Кластерный анализ выявил наибольшую близость населения мелких млекопитающих, обитающих на кладбищах 4 и 5 классов (рис. 69). Почти такой же высокий уровень сходства объединяет зверьков биотопов 1 и 3 классов, к ним близка структура населения мелких млекопитающих и на территории кладбищ 2 класса. Более заметные различия видового состава и численности зверьков возникают между кладбищами перечисленных классов и самыми крупными, относящимися к 6 классу.

На территориях кладбищ, характеризующихся разной формой, мы не обнаружили существенных отличий структуры населения грызунов и насекомых. Однако и в данной категории можно выделить более близкие по обилию и видовому составу зверьков классы рассматриваемых местообитаний. Так, на кладбищах вытянутой формы за-

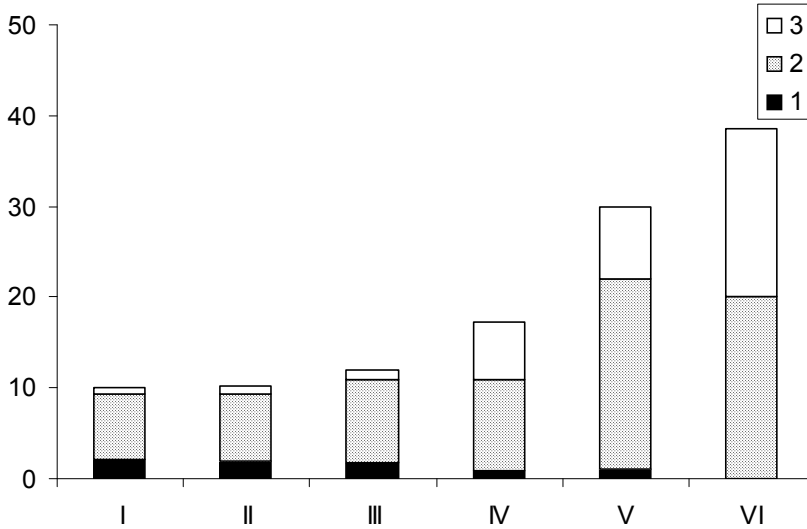


Рис. 68. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ разных размеров в крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – классы размера. Обозначения: Классы размера. I – до 5 га, II – до 10 га, III – до 20 га, IV – до 50 га, V – от 100 и до 200 га, VI – более 200 га. 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

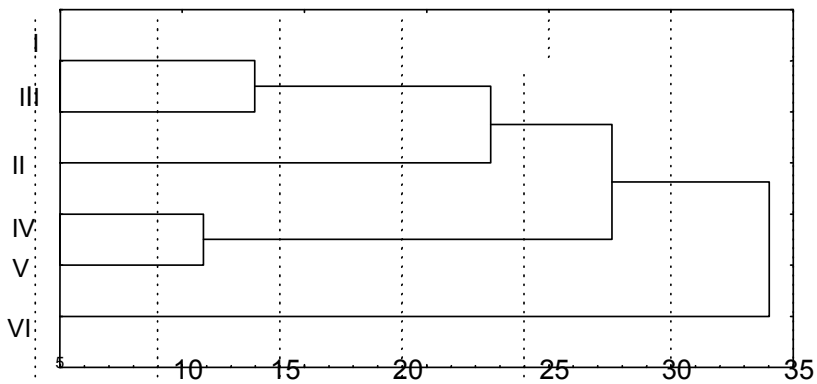


Рис. 69. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разных размеров в крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – классы размера, ось абсцисс – мера различий. Обозначения классов размера, как к рис. 68.

Таблица 35. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ разной формы в крупнейшей городской агломерации

Размеры (классы)		1	2	3	4	5	6
Обилие в баллах		3	4	4	4	3	3
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	4.3	1.2	4.7	6.3	6.8	3.7
	Домовая мышь	5.4	2.25	4.5	16.1	6	12.6
	Полевая мышь	44.3	25.3	53.9	58.7	67.4	79.2
	Малая лесная мышь	20.5	32.8	3.4	6.1	11.1	0
	Мышь малютка	0.1	0.1	1	0.1	0	0
	Восточноевропейская полевка	6.8	2.7	17.9	8	6.8	4.5
	*	8.9	3.6	0	0	0	0
	Обыкновенная полевка	1.2	2.2	4.4	0.1	1.9	0
	Рыжая полевка	3.3	20.8	3.6	0	0	0
	Обыкновенная бурозубка	2.6	7.7	4.4	3.2	0	0
	Малая бурозубка	0	0.2	0	0	0	0
	Малая белозубка	2.6	1.1	2.2	1.4	0	0
	Обыкновенная кутора	0	0.05	0	0	0	0

Примечание: * – обыкновенная полевка в широком смысле.

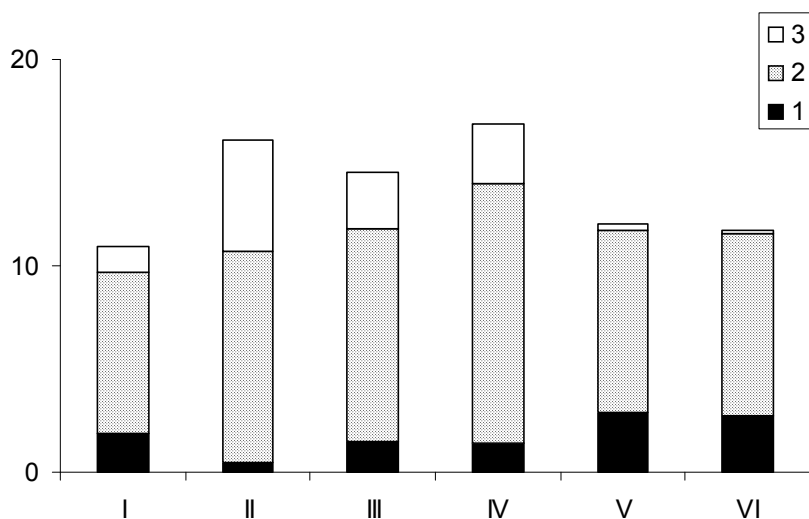


Рис. 70. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ разной формы в крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – классы форм.

Обозначения: Классы форм. I – прямоугольник, II – квадрат, III – ромб, IV – круг, V – овал, VI – прочее. 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

регистрированы меньший набор видов и более низкое обилие (табл. 35). Разнообразным видовым составом зверьков характеризуются биотопы квадратной формы. Что согласуется с мнением исследователей, выделяющих в каждом биотопе «центральную» и «краевую» зоны (Джиллер, 1988; Клауснитцер, 1990; Mader, 1979, 1980, 1983, 1984; Mader, Muhlenberg, 1980). Известно, что биоразнообразие и обилие видов зависят от площади биотопа. Поскольку, чем больше площадь, тем больше «центральная» зона, наиболее подходящая для обитания (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981). Форма биотопа тоже имеет значение. Чем больше площадь и меньше периметр, тем меньше «краевая зона», наиболее сильно подверженная антропогенному воздействию. Поэтому для жизнедеятельности мелких млекопитающих, скорее всего, более подходят биотопы круглой и квадратной формы. Худшие условия создаются в местообитаниях вытянутых и извилистых форм. Синантропные виды имеют большую долю в общем населении мелких млекопитающих на кладбищах 5 и 6 классов (рис. 70).

По нашим данным, по сходству фаун кладбища разной формы мало различаются (рис. 71). При этом наиболее близки биотопы 4 и 5 классов, а несколько дальше остальных отстоят кладбища квадратной (1 класс) и прямоугольной (2 класс) формы.

Немаловажной характеристикой биотопа может быть продолжительность его существования в пределах урбанизированного ландшафта, поэтому все обследованные кладбища были рассмотрены и с учетом данного параметра.

Сравнительный анализ структуры населения зверьков в категории разновозрастных биотопов выявил, что самой низкой численностью характеризуются более старые кладбища (в анализ взяты биотопы с IV по VI зоны), давно существующие в черте города (табл. 36). Самое высокое обилие и видовое богатство мелких млекопитающих присуще недавно возникшим биотопам, здесь же установлен и самый большой процент экзотропов при крайне малой доле синантропных видов (рис. 72).

Кластерный анализ позволил установить близкое сходство структуры населения мелких млекопитающих на кладбищах 1–3 классов, но обнаружена значительная дис-

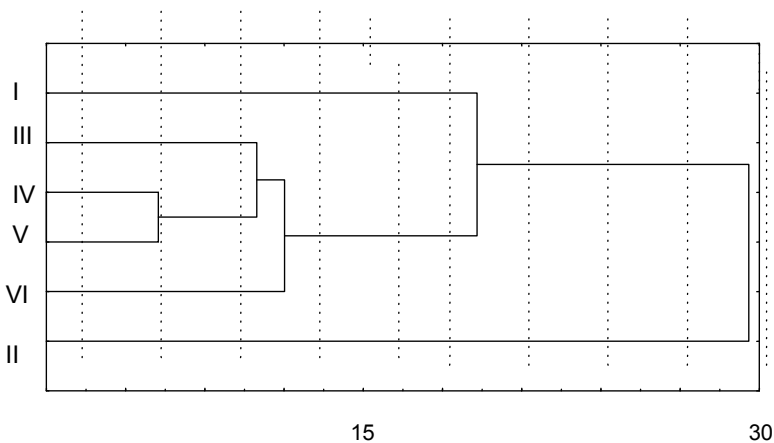


Рис. 71. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разной формы в крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – классы форм, ось абсцисс – мера различий. Обозначения классов, как к рис. 70.

Таблица 36. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ разного возраста в крупнейшей городской агломерации

Категория возраста (классы)		1	2	3	4
Обилие в баллах		3	4	4	6
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	5.8	5	7.8	0.2
	Домовая мышь	11.9	4.8	1.6	1.5
	Полевая мышь	55.8	59.2	64.3	17.15
	Малая лесная мышь	10.5	19	8.5	37.6
	Мышь малютка	0	0	0.75	0.2
	Восточноевропейская полевка	9.4	9.2	12.9	2.7
	*	6.6	0	0	3.8
	Обыкновенная полевка	0	2.5	1.5	2.7
	Рыжая полевка	0	0	0.9	23.5
	Обыкновенная бурозубка	0	0	0.2	8.9
	Малая бурозубка	0	0	0	0.2
	Малая белозубка	0	0.3	1.5	1.5
	Обыкновенная кутора	0	0	0.05	0.05

Примечание: * – обыкновенная полевка в широком смысле.

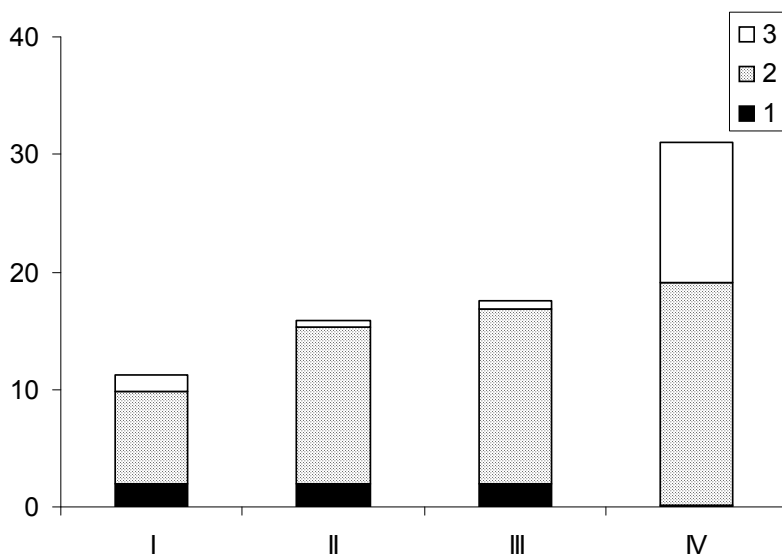


Рис. 72. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ разного возраста крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны.

Обозначения: Классы возраста: I – старое (начало века и раньше), II – довоенное (30-40 гг.), III – послевоенное (50-70 гг.), IV – новое (после 70х гг.). 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

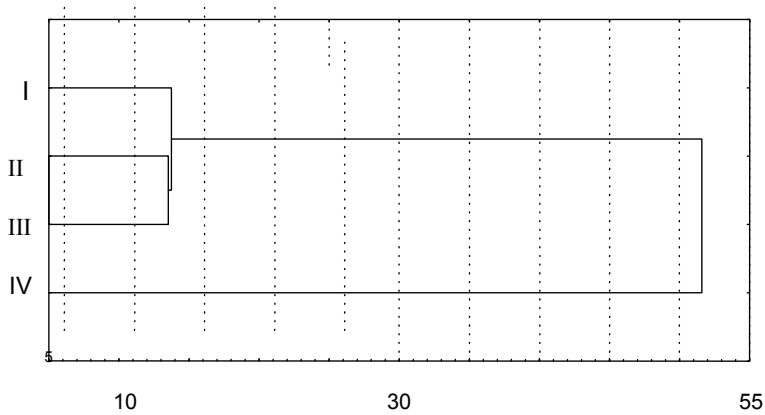


Рис. 73. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разного возраста в крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – классы возраста, ось абсцисс – мера различий. Классы возраста, как к рис 72

танция между этой группой и недавно возникшими (4 класс) кладбищами (см. рис. 73).

С возрастом городского биотопа в той или иной мере связаны и особенности его возникновения. Поэтому при изучении городских кладбищ не стоит недооценивать и фактор их происхождения.

Таблица 37. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ разного происхождения в крупнейшей городской агломерации

Категория происхождения (классы)		1	2	3	4
Обилие в баллах		3	4	4	5
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	4.8	3.2	2.1	4.7
	Домовая мышь	9.2	3.6	1.9	0
	Полевая мышь	48.4	31.5	35.5	32.1
	Малая лесная мышь	14.1	29.2	27.2	31.1
	Мышь малютка	0.1	0.15	0.55	0
	Восточноевропейская полевка	7.5	4.1	10.9	3.7
	*	8.9	3.5	0	0
	Обыкновенная полевка	1.6	1.5	3.5	3.7
	Рыжая полевка	1.8	1.5	11.2	16.7
	Обыкновенная бурозубка	1.8	20.4	5.7	6.8
	Малая бурозубка	0	0	1.1	0.6
	Малая белозубка	1.8	1.3	0.3	0.6
	Обыкновенная кутора	0	0.05	0.05	0

Примечание: * – обыкновенная полевка в широком смысле.

Сравнительный анализ показал, что характер происхождения московских кладбищ отчетливо сказывается на обилии зверьков и доле вклада в их население групп с разной склонностью к синантропии. Самая низкая численность присуща бывшим деревенским кладбищам, при этом здесь зарегистрирован наиболее разнообразный видовой состав (табл. 37). Высокая численность и существенная доля экзоантропов в общем населении мелких млекопитающих характеризуют данный тип биотопов загородного происхождения (рис. 74).

В результате кластеризации в близкую по фауне зверьков группу объединились пригородные и загородные кладбища (3 и 4 классы), несколько дальше от них отстоят городские (2) и деревенские (1) кладбища (рис. 75).

Наряду со всеми прочими характеристиками городского биотопа степень его изоляции от других незастроенных территорий мы считаем одним из ведущих, поскольку длительное существование биотопа вне связи с другими, несомненно, должно сказаться на состоянии его биоты.

При сравнении городских кладбищ с учетом степени их изолированности от других зеленых территорий выявляются более четкие закономерности в изменении структуры населения мелких млекопитающих, обитающих на этих территориях. Самое высокое обилие и богатый набор видов присущ неизолированным биотопам (табл. 38). Затем по мере усиления изоляции этих местообитаний происходит снижение обилия и обеднение видовой состава зверьков. Оба эти показателя достигают своего минимума в абсолютных изолятах. Что же касается соотношения групп мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, то на территории неизолирован-

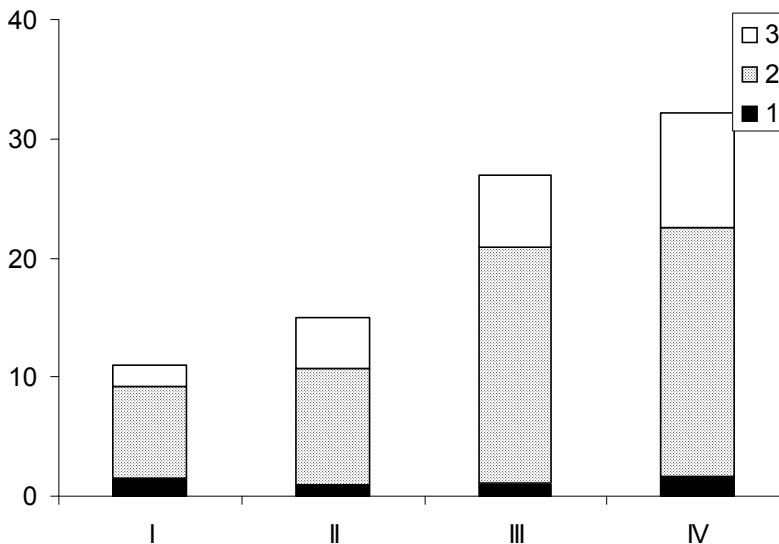


Рис. 74. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ разного происхождения крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны. Обозначения: Классы происхождения: I – деревенское, II – городское, III – пригородное, IV – загородное. 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

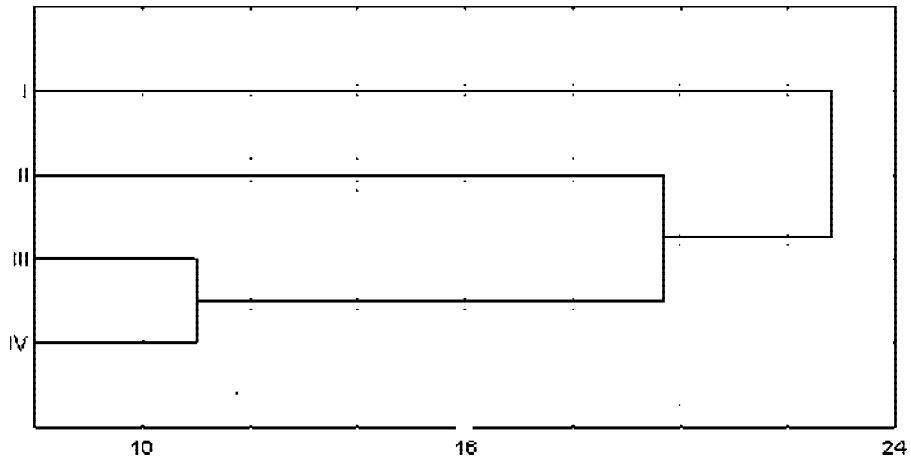


Рис. 75. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разного происхождения в крупнейшей городской агломерации
Ось ординат – классы происхождения, ось абсцисс – мера различий
Классы происхождения, как к рис. 74

Таблица 38. Распределение мелких млекопитающих на территориях кладбищ с разной изоляцией в крупнейшей городской агломерации

Категория изоляции (классы)		1	2	3	4	5
Обилие в баллах		5	4	4	3	2
Процентное соотношение мелких млекопитающих	Серая крыса	1.1	0.6	5.9	9.5	10.3
	Домовая мышь	1.3	1.9	12.4	14.2	24.5
	Полевая мышь	22.9	28.5	55.9	58.5	65.2
	Малая лесная мышь	34.2	29.7	9	4.9	0
	Мышь малютка	0.2	0.1	0.4	0	0
	Восточноевропейская полевка	2.2	3.3	15.4	12.9	0
	Обыкновенная полевка в широком смысле	7.9	3.7	0	0	0
	Обыкновенная полевка	8.2	2.1	0.9	0	0
	Рыжая полевка	13.7	20.8	0	0	0
	Обыкновенная бурозубка	4.3	7.3	0	0	0
	Малая бурозубка	0.5	0	0	0	0
	Малая белозубка	2.6	1.9	0.1	0	0
	Обыкновенная кутора	0.9	0.1	0	0	0

ных биотопов данного типа мы наблюдаем значительное преобладание экзоантропов над синантропами (рис. 76). С возрастанием степени изоляции происходит уменьшение доли экзоантропов на фоне ее роста у синантропов.

Наименьшие различия фаун мелких млекопитающих обнаружены на территории местообитаний 3 и 4 классов, особую группу образуют слабо изолированные и неизоллированные кладбища (рис. 77).

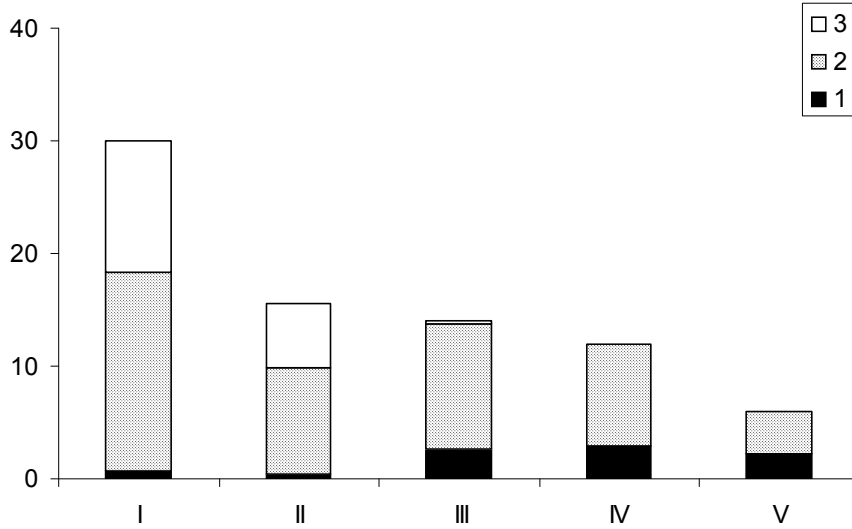


Рис. 76. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на территории кладбищ разной степени изоляции крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – классы изоляции. Обозначения: Классы изоляции: I – не изолированное, II – слабо изолированное, III – средне изолированное, IV – сильно изолированное, V – абсолютный изолят. 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

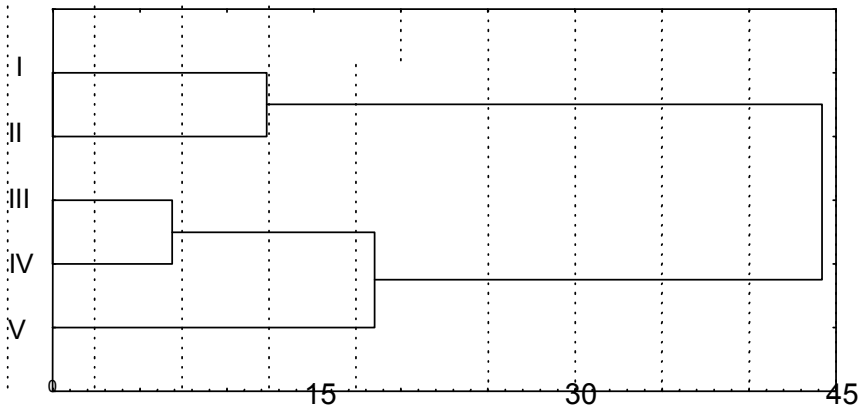


Рис. 77. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на кладбищах разной степени изоляции в крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – классы степени изоляции, ось абсцисс – мера различий. Классы степени изоляции, как к рис. 76.

Также мы проанализировали связи между основными характеристиками городских кладбищ и особенностями структуры населения грызунов и насекомоядных. Корреляционный анализ выявил наличие достоверных связей между зональным расположением биотопа и численностью зверьков, а также количеством видов и характером их доминирования (табл. 39). Зависимость эта имела следующий характер: по мере удаления от центра Москвы на кладбищах возрастали численность и количество видов. Везде, как правило, преобладали гемисинантропы. Ближе к окраинам доля экзоантропов превалировала над таковой у синантропов. Корреляционная сопряженность между размерами кладбищ и некоторыми характеристиками структуры населения зверьков оказалась слабее. Особенно это касается связи площади биотопа и количества видов. Однако на примере других животных (пауков и жуужелиц) была показана достоверная линейная зависимость между уменьшением площади биотопов и количеством обитающих в них видов (Schaefer, 1980; Klausnitzer, 1983; Mader, 1979, 1984). При этом у птиц столь четкой корреляции не обнаружено (Saemann, 1979). Видовое разнообразие, обилие мелких млекопитающих и характер их доминирования не имели достоверной связи с формой биотопов и характером их происхождения (см. табл. 39). Достоверная отрицательная корреляция установлена между количеством видов и возрастом кладбищ (чем старше биотоп, тем меньше видов мелких млекопитающих, обитающих на его территории). Несколько меньшей эта зависимость оказалась между возрастом местообитаний – численностью зверьков и долей экзоантропов. Еще большие отрицательные связи выявлены между степенью изоляции кладбища, численностью и набором видов, более слабой она была у этого параметра с долей видов, входящих в третью группу по склонности к синантропии.

Подводя итог, попробуем дать ответ на вопрос: каковы же все-таки основные причины, определяющие характер формирования фауны мелких млекопитающих городских кладбищ? Вероятнее всего, их несколько. Среди наиболее важных, прежде всего, степень изоляции биотопа от других незастроенных территорий города, что также было установлено рядом авторов в разных биотопах других городов (Баруш, 1980; Кучерук, 1988; Клауснитцер, 1990; Mac Arthur, Wilson, 1967; Mader, 1979, 1980, 1983; Zorenko, Leontyeva, 2003; Balciauskas et al., 2005 и др.). На второе место по значимости опреде-

Таблица 39. Корреляционные связи между основными характеристиками городских кладбищ и некоторыми параметрами структуры населения мелких млекопитающих, обитающих на их территории

№	Основные характеристики кладбищ	Количество видов	Численность зверьков	Доля экзоантропов
1	зональное расположение	0.52	0.57	0.34
2	размеры	0.34	0.46	0.38
3	форма	-	-	-
4	возраст	-0.58	-0.46	-0.42
5	происхождение	-	-	-
6	степень изоляции	-0.67	-0.72	-0.51

Примечания: цифрами показаны достоверные ($p < 0.005$) значения коэффициента корреляции (r), - – значения недостоверны.

ленно можно поставить удаленность местообитаний от городского центра. Достаточно важным мы считаем и возраст биотопа – фактически продолжительность его существования в пределах урбанизированного ландшафта. Размеры кладбищ, пусть не в такой степени, как перечисленные факторы, но тоже вносят свой вклад в специфику формирования структуры населения мелких млекопитающих. Не следует также недооценивать влияние на процессы формирования структуры населения мелких млекопитающих и других факторов (формы биотопа, типа его происхождения) только на основании отсутствия достоверных корреляционных связей между ними и некоторыми популяционными параметрами. Иными словами, специфика населения мелких млекопитающих на кладбищах крупнейшей городской агломерации определяется комплексом факторов, находящихся в сложной взаимосвязи друг с другом.

11.5. Травянистые ценозы

Незастроенные участки урбанизированных территорий, разнообразные по своим качествам, могут значительно влиять на экологическую ситуацию в городе. Одни из них, такие, как берега рек, являются «зелеными коридорами», обеспечивающими миграцию и обмен видами (Тихонова и др., 1997а,б, 2002; Авилова, 1998; Тихонов и др., 2003; Wavrin, 1988). Другие – крупные парки и лесопарки – необходимы для сохранения редких видов и поддержания биоразнообразия (Карасева и др., 1990, 1999; Черноусова, 1996; Тихонова и др., 2001, 2006в, 2009б; Загороднюк, 2003; Суков и др., 2010, 2011; Zorenko, Leonteva, 2003; Balciauskas et al., 2005).

А какова роль лугов для городской среды? Этот тип биотопов наряду с другими травянистыми ценозами оказался менее изученным, чем любой из вышеперечисленных типов местообитаний города.

Ранее была предпринята попытка охарактеризовать население грызунов и насекомыхных луговых биотопов г. Москвы (Ермолаева, 2000). В этом исследовании рассматривались всего несколько лугов (суходольных, пойменных) и пустырей. Приводились лишь краткие сведения о видовом составе и численности зверьков. В данном разделе главы будет дан более подробный анализ структуры населения мелких млекопитающих разнообразных типов луговых (и лугоподобных) ценозов, что подразумевает не только сравнительную характеристику видового состава и обилия, но и соотношения разных экологических групп, а также оценку видового разнообразия.

По комплексу признаков среди травянистых ценозов нами выделены четыре типа местообитаний. 1. Газоны – небольшие по площади биотопы, чаще всего, искусственно созданные на насыпных грунтах, реже представляющие собой остатки прежних лугов. Их травяной покров может быть естественным или сеянным. Этот тип незастроенных территорий широко представлен во всех зонах города. 2. Бульвары – биотопы, сочетающие в себе элементы газонов и аллей с преобладанием участков, покрытых травянистой растительностью, имеют, как правило, искусственное происхождение, встречаются везде от центра до окраин города. 3. Бурьяны – рудеральные ценозы антропогенного происхождения. Для них характерен хорошо развитый и высокий травяной покров. Этот тип биотопа отсутствует в самом центре Москвы. 4. Луга и луговые (лугоподобные) участки. Луга – это естественные травянистые ассоциации, чаще встречающиеся ближе к окраинам города. В центральной части Москвы как таковые они отсутствуют. Здесь уцелели лишь незначительные по площади территории, по-

крытые травянистой растительностью – остатки прежних лугов, но уже мало похожие на них. Эти местообитания включены в анализ под названием «луговые участки». Описание данных типов биотопов приведено в главе 6.

Все луга принято делить на пойменные, расположенные на заливаемых террасах речных долин, и материковые, или водораздельные, которые могут быть низинными и суходольными (БЭС, 1989). Нами были обследованы заливные и суходольные луга.

Исследования особенностей растительного покрова показали, что луговые биотопы городов сохранялись хуже, чем лесные (Насимович, 1998а; Полянский, 2007). Особенно мало уцелело суходольных лугов. Даже до того, как город вообрал эти территории, их довольно интенсивно использовали под пашни и выпасы. Затем вообранные урбанизированным ландшафтом суходолы быстро исчезали, становясь территорией жилой и промышленной застройки (Энциклопедия. Москва, 1997). В более или менее удовлетворительном состоянии уцелели эти биотопы в Крылатском, Коломенском, частично на северо-западе и юго-востоке Москвы в водоразделах рек Сетуни, Раменки, Очаковки, Городни, Чертановки, Язвенки и некоторых других (Авилова, 1998; Насимович, 1998б). Фрагменты луговин сформировались на склонах насыпей и выемок полос отчуждения железных и автомобильных дорог (Тихонова и др., 1997в; Тихонов и др., 2000а,б, 2004). Пойменные луга представлены в Москве шире, т. к. они из-за весенних разливов рек и особенностей рельефа застраиваются реже, чем водораздельные.

Луга урбанизированных территорий сильно отличаются от исходных природных. Поскольку эти ценозы длительно существуют в городе, они очень изменились под действием пресса урбанизации. Этот процесс продолжается и сейчас. На лугах города одновременно могут существовать исконно луговые (аутохтонные) виды трав, адвентивные – завезенные (или инвазийные) из других регионов страны и с других континентов, рудеральные виды и солеустойчивые растения, наиболее типичные для газонов (Карписонова, 1978; Насимович, 1998а; Заморева, 2005; Полянский, 2007). Таким образом, данные ценозы сочетают в себе признаки, присущие естественным луговым сообществам, бурьянам и даже газонам. Практически все луга урбанизированных территорий представляют собой экотоны. Луга Москвы, кроме того, часто зарастают деревьями и кустарниками (Карписонова, 1978; Ермолаева, 2000, 2001; Тихонова и др., 2004б). Иначе говоря, приобретают черты, более свойственные бульварам и аллеям. Поэтому, анализируя структуру населения мелких млекопитающих травянистых биотопов города, будет правильнее сравнивать все указанные выше типы местообитаний, а не только одни луга.

В целом в обследованных биотопах лугового типа численность зверьков попадает в градацию «средняя» (по Л.Е. Емельяновой, 1988). В них почти повсеместно доминирует полевая мышь. Остальные виды значительно уступают ей в обилии. Так, малая лесная мышь, занимающая второе место по встречаемости, в два раза малочисленней полевой, третье место принадлежит восточноевропейской полевке. Далее, в порядке убывания численности, следуют домовая мышь, обыкновенная полевка, обыкновенная бурозубка, серая крыса, рыжая полевка и мышь-малютка. Остальные виды редки: малая белозубка, полевка-экономка, водяная полевка, кутора, европейский крот, обыкновенный хомяк. Единичны: темная полевка и малая бурозубка.

Начнем анализ травянистых ценозов с наиболее типичных для урбанизированных территорий: газонов и бульваров. В целом население мелких млекопитающих на газо-

нах и бульварах сходно как по численности – 1 балл обилия, так и по количеству встречающихся здесь видов. В данном типе местообитаний нами отловлены только синантропы и гемисинантропы, причем примерно в равном соотношении. На газонах чаще отлавливали полевую мышь, на бульварах – домовую.

Широко представлены в городе травянистые рудеральные сообщества. Как таковые они отсутствуют только в самом центре (I и II зоны). В целом в них установлена высокая численность зверьков – 4 балл обилия. В этих биотопах обитают 15 видов. Превалирующей группой здесь являются гемисинантропы. Настоящие синантропы несколько превосходят по доле вкладу экзоантропов. В населении мелких млекопитающих бурьянов доминирует полевая мышь, многочисленны малая лесная мышь, восточноевропейская полевка, домовая мышь, серая крыса и обыкновенная полевка. Остальные виды редки.

Численность мелких млекопитающих на лугах города ниже, чем в бурьянах, и входит в градацию «средняя». Количество видов – 16. В выловах превалируют гемисинантропы, им существенно уступают в обилии экзоантропы. И самая малая доля у синантропных видов. Доминант – полевая мышь. Примерно одинаковая численность у малой лесной мыши и восточноевропейской полевки. К обычным видам можно отнести домовую мышь и обыкновенную полевку. Прочие виды немногочисленны или редки.

Оценка биоразнообразия четырех типов травянистых ценозов, расположенных в пределах урбанизированной территории, выявила, что газонам и бульварам присуще самое низкое видовое разнообразие (d) мелких млекопитающих, при менее равномерном их распределении (Ес) за счет более выраженной концентрации доминирования (с) отдельных видов (табл. 40). По всем этим показателям разнообразия довольно близки бурьяны и луга Москвы.

Анализ α -разнообразия показал, что в целом выделяются две обособленные группы. Максимальное сходство по количеству совместно обитающих видов зверьков и их обилию наблюдается в первой группе между газонами и бульварами (рис. 78) дальше друг от друга отстоят луга и бурьяны

Рассмотрим особенности урбанистического А-Е-градиента разных типов травянистых ценозов, наблюдаемые от периферии к центру города. Наиболее четко прослеживается градиент у лугов и лугоподобных участков (рис. 79). От VI до IV зоны города его значения в этих местообитаниях по сравнению со всеми остальными травянистыми ценозами довольно высоки. Но уже в III зоне наблюдается резкий переход к «обедненному антропогенному сообществу». Лугоподобные участки в центре города более

Таблица 40. Индексы видового разнообразия (d), концентрации доминирования (с) и выравненности распределения (Ес) видов мелких млекопитающих на газонах, бульварах, в бурьянах и лугах крупнейшей городской агломерации

Тип биотопа	Индексы видового разнообразия		
	d	с	Ес
Газоны	1.3	0.5	2.31
Бульвары	1.33	0.4	4.09
Бурьяны	5.99	0.22	6.1
Луга в целом	5.55	0.29	5.99

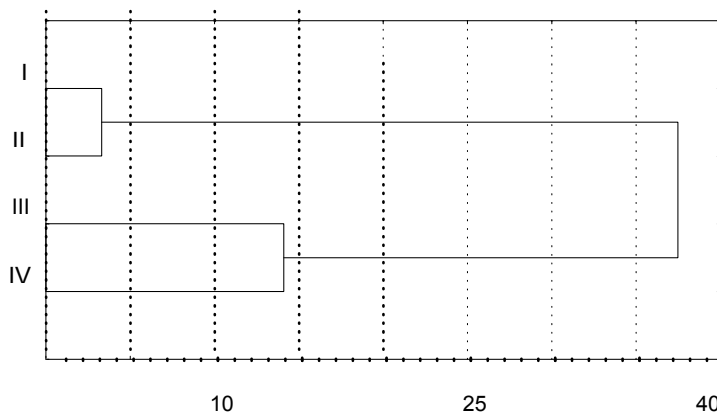


Рис. 78. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих четырех типов травянистых биотопов.

Ось ординат – биотопы, ось абсцисс – мера различий.

Обозначения: I – газоны, II – бульвары, III – бурьяны, IV – луга.

всего соответствуют понятию «антропогенная пустыня». Более или менее пологий вид имеет кривая на графике градиента бульваров (см. рис. 79). От VI до III зоны его значения ближе к «луговому сообществу». А в пределах II – I зон – «обедненному антропогенному ценозу». Газоны от окраин до IV зоны города по показаниям градиента соответствуют понятию «луговой тип сообщества», однако уже от III до I зоны в результате значительной деградации травяного покрова, а следовательно, и изменению видо-

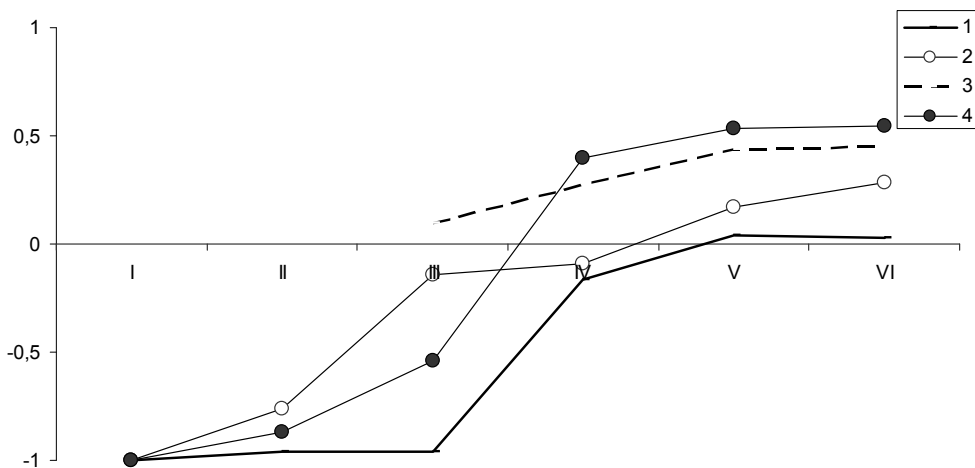


Рис. 79. Зональные особенности урбанистических А-Е-градиентов населения мелких млекопитающих травянистых биотопов крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – показатели А-Е-градиента, ось абсцисс зоны.

Обозначения: 1 – газоны, 2 – бульвары, 3 – бурьяны, 4 – луга.

вого состава грызунов, этот тип биотопа полностью тождествен «обедненному антропогенному». Иной, чем у всех рассмотренных здесь биотопов, характер зональных изменений имеет урбанистический А-Е-градиент бурьянов. На окраинах Москвы благодаря присутствию в этих биотопах значительного количества лесных видов грызунов высок индекс арбореальности. И лишь в IV– III зонах бурьяны имеют большую тождественность «луговому типу ценоза» (см. рис. 79).

Продолжая зональную характеристику биотопов, рассмотрим подробнее распределение мелких млекопитающих. На газонах и бульварах города (рис. 80) оно имело много общего: в I зоне в обоих типах местообитаний обнаружен только один вид – домовая мышь, во II зоне – два (еще и серую крысу). На газонах III зоны, кроме того, отловлена полевая мышь, а на бульварах – еще и восточноевропейская полевка. Далее от IV к VI зоне различия в распределении мелких млекопитающих почти не выражены. Довольно сходную картину имело и изменение численности зверьков в обоих биотопах по зонам.

В бурьянах III зоны численность и количество видов (7) мелких млекопитающих в несколько раз выше, чем в большинстве травянистых ценозов этой части города. Преобладает полевая мышь. Значима доля домового мыши. Третье место делят серая крыса и восточноевропейская полевка. Остальные виды – малочисленны. В бурьянах IV зоны обитает на два вида больше. Здесь доминирует полевая мышь, в несколько раз превосходя по обилию остальных грызунов и насекомых. На втором месте малая лесная мышь и восточноевропейская полевка. Рассматриваемые местообитания V зоны города характеризует большее разнообразие видов (15). Здесь также доминирует полевая мышь. Вторая по обилию – малая лесная мышь, третья – восточноевропейская полевка. Доли домового мыши и обыкновенной полевки практически одинаковы. В разряд обычных, но не многочисленных видов можно отнести серую крысу, обыкновенную бурозубку и рыжую полевку. В бурьянах VI зоны зарегистрировано обитание 14 видов зверьков. Как и во всех предыдущих зонах города, преобладает полевая мышь,

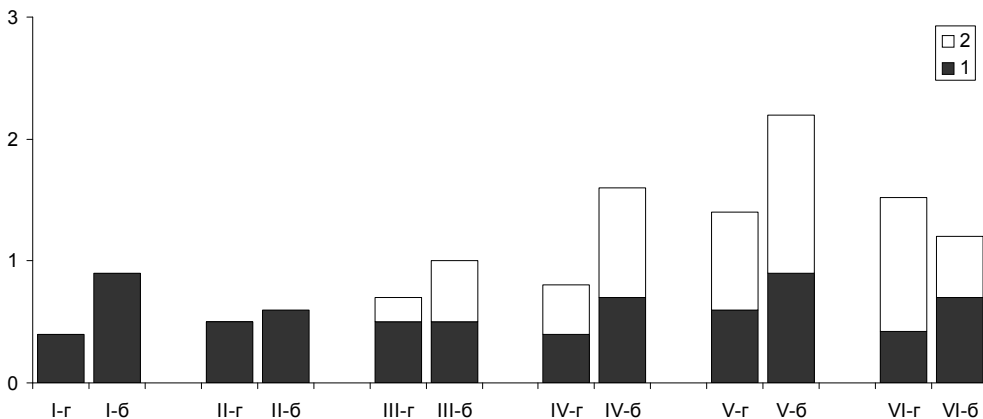


Рис. 80. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на газонах (г) и бульварах (б) крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны и биотопы. Обозначения: 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы.

субдоминант – малая лесная мышь. Третье место у восточноевропейской полевки и домовая мышь. За ними в порядке убывания обилия следуют обыкновенная и рыжая полевки, серая крыса, мышь-малютка и обыкновенная бурозубка. В отличие от бурьянов предыдущей зоны здесь не удалось обнаружить ни одной малой бурозубки.

В данном типе биотопов происходило постоянное нарастание численности мелких млекопитающих от III до VI зоны, причем наиболее резко в IV зоне.

На луговых участках I зоны удалось отловить только домовую мышь, во II зоне – еще и серую крысу. В данных местообитаниях III зоны, как и на бульварах, отмечено четыре вида. На этом сходство в распределении мелких млекопитающих лугов с газонами и бульварами заканчивается. В IV зоне количество зарегистрированных здесь видов зверьков увеличивается до девяти. Если во всех предыдущих зонах доминантом луговых биотопов является домовая мышь, то, начиная с IV зоны, среди отловленных зверьков превалирует полевая. Вторая в лугах этой зоны – домовая мышь. Ей несколько уступают в обилии малая лесная мышь и восточноевропейская полевка. Остальные виды немногочисленны и редки. На лугах V зоны обитают 15 видов грызунов и насекомоядных. Фоновый вид – полевая мышь. Почти в равном соотношении встречаются восточноевропейская полевка и малая лесная мышь. Одинаковые доли в выловах имеют домовая мышь и обыкновенная полевка. Остальные виды редки. В луговых биотопах городских окраин (VI зона) зарегистрировано 16 видов. Преобладает полевая мышь. Далее в порядке убывания численности следуют малая лесная мышь, восточноевропейская и обыкновенная полевки, домовая мышь и обыкновенная бурозубка. Доля других видов невелика. Наиболее редки темная полевка, обыкновенный хомяк, кутора и европейский крот.

Таким образом, на лугах и луговых участках от центра к периферии города наблюдается постоянное увеличение количества и обилия видов мелких млекопитающих.

Луга Москвы не однородны, их, по крайней мере, можно разделить на две разновидности: пойменные и суходольные. Различия экологических условий данных биотопов не могли не сказаться на структуре населения обитающих в них мелких млекопитающих. Так, в пойменных лугах при более высокой численности обитают 14 видов зверьков, в суходолах – 13 (табл. 41). В поймах нам не удалось обнаружить темную полевку и обыкновенного хомяка, а в выловах на водоразделах отсутствуют полевка-экономка, водяная полевка и кутора. В пойменных луговых биотопах III зоны отмечено пять видов, в суходольных – всего три (см. табл. 41). В первом типе лугов этой зоны города фон составляют серая крыса и домовая мышь, им несколько уступает полевая мышь. Во втором типе абсолютным доминантом является домовая мышь. Далее во всех зонах видовой состав грызунов и насекомоядных пойменных биотопов разнообразнее, чем в водораздельных. В IV и V зонах города в обеих разновидностях лугов превалирует полевая мышь (см. табл. 41). В заливных лугах этой части города сравнительно многочисленны малая лесная мышь и восточноевропейская полевка. В суходолах – обыкновенная полевка. Ей несколько уступают в обилии малая лесная и домовая мыши. В пойменных биотопах VI зоны соотношение видов оказалось таким же, как и в предыдущей. На материковых лугах полевая мышь встречается наравне с обыкновенной полевкой и малой лесной мышью.

В целом в травянистых ценозах от центра к периферии города происходит не только увеличение количества видов и численности мелких млекопитающих, но и перераспределение соотношения выделенных нами групп зверьков, имеющих разную склонность к синантропии. От I к VI зоне в данных типах незастроенных территорий проис-

Таблица 41. Зональное распределение мелких млекопитающих в пойменных и суходольных лугах крупнейшей городской агломерации

	Биотоп	Зона			
		III	IV	V	VI
Количество ловушко-суток	пойменные луга	174	3586	8890	6785
	суходольные луга	2972	2316	1903	3887
Серая крыса	пойменные луга	1.7	0.7	0.4	0.4
	суходольные луга	0.1	0	0.3	0
Домовая мышь	пойменные луга	1.7	1.8	0.9	1
	суходольные луга	1.3	0.9	0.5	0.2
Полевая мышь	пойменные луга	1.1	4.5	5.6	4.6
	суходольные луга	0.4	2.5	3.2	2.5
Малая лесная мышь	пойменные луга	0	1.9	1.5	3
	суходольные луга	0	0.1	1.2	2.6
Мышь малютка	пойменные луга	0	0.08	0.2	0.5
	суходольные луга	0	0	0	0.6
Восточноевропейская полевка	пойменные луга	0.01	1.1	1.7	2.4
	суходольные луга	0	0.4	0.5	0.6
Обыкновенная полевка	пойменные луга	0	0.3	0.9	1.4
	суходольные луга	0	0.8	1.5	2.7
Темная полевка	пойменные луга	0	0	0	0
	суходольные луга	0	0	0	0
Полевка-экономка	пойменные луга	0	0	0.09	0.07
	суходольные луга	0	0	0	0
Водяная полевка	пойменные луга	0	0	0.05	0.03
	суходольные луга	0	0	0	0
Рыжая полевка	пойменные луга	0	0.03	0.3	0.03
	суходольные луга	0	0	0.05	1
Обыкновенный хомяк	пойменные луга	0	0	0	0
	суходольные луга	0	0	0.02	0.01
Обыкновенная бурозубка	пойменные луга	0	0.3	0.3	0.9
	суходольные луга	0	0	0.2	0.6
Малая белозубка	пойменные луга	0.6	0.2	0.1	0.1
	суходольные луга	0	0.1	0	0.2
Обыкновенная кутора	пойменные луга	0	0	0.03	0.01
	суходольные луга	0	0	0	0
Европейский крот	пойменные луга	0	0	0.01	0.01
	суходольные луга	0	0	0.01	0.01

ходит постепенный рост доли экзoантропных видов при ее сокращении у синантропов. Сходная картина зональных изменений присуща газонам и бульварам. В самом центре Москвы (I и II зоны) в обоих типах местообитаний отловлены только синантропные виды (рис. 81). И лишь в III зоне появляются гемисинантропы, причем на газо-

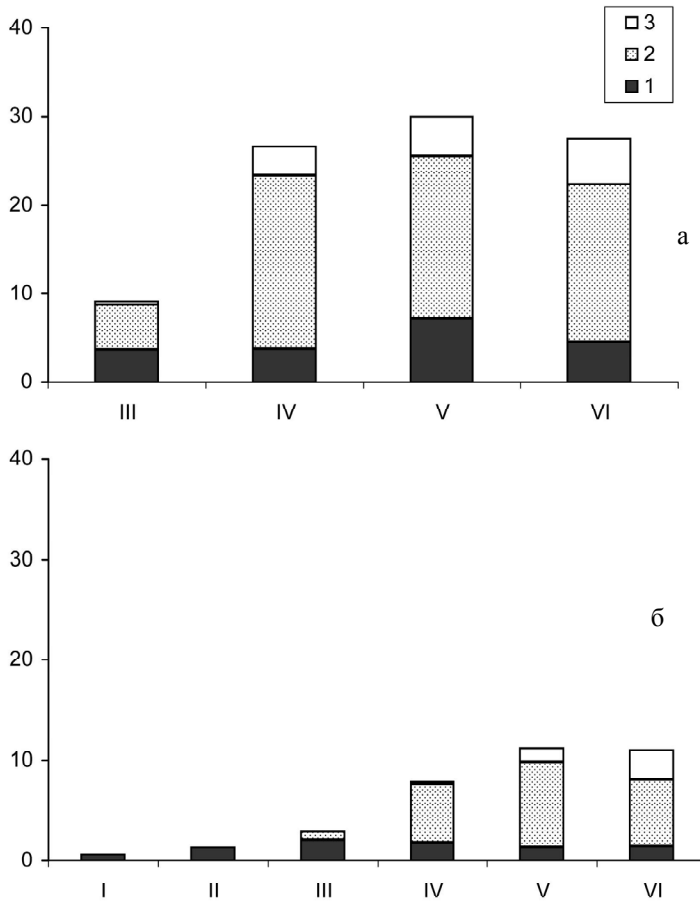


Рис. 81. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии в бурьянах (а) и лугах (б) крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны и биотопы. Обозначения: 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

нах они составляют треть, а на бульварах половину. Далее к окраинам города идет постоянное возрастание гемисинантропных видов и сокращение доли синантропных. Экзоантропные виды не зарегистрированы вообще.

В бурьяниках III зоны преобладают гемисинантропы (рис. 82). Им уступают синантропы, а экзоантропы очень редки. В IV – VI зонах наблюдается практически идентичное долевое соотношение разных синантропных групп.

В целом на лугах от центра к окраинам города наблюдается следующая картина распределения разных экологических групп зверьков: в первых двух зонах на луговых участках встречаются только синантропы (см. рис. 82). В III зоне помимо сильно трансформированных лугоподобных биотопов имеются уже и более или менее сохранившиеся фрагменты настоящих лугов. И, как следствие этого, здесь начинают отлавливаться гемисинантропы. Далее, в IV зоне, где луга становятся разнообразнее и круп-

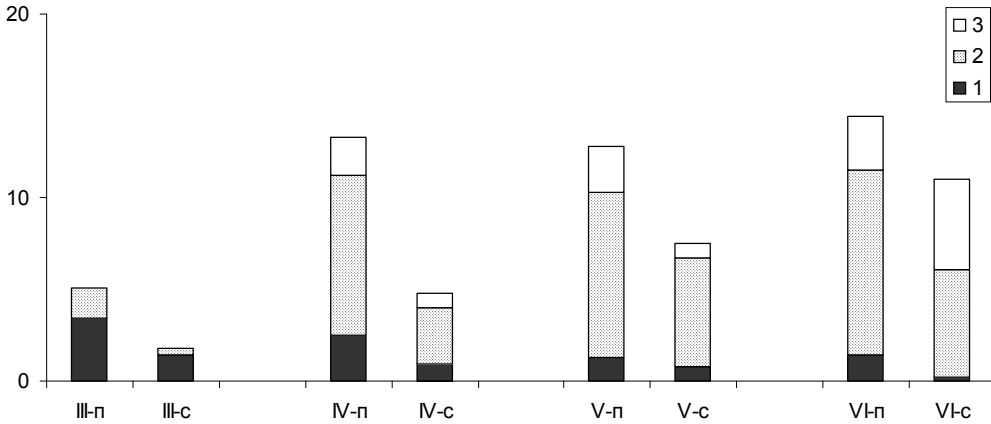


Рис. 82. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии в пойменных и суходольных лугах крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны и биотопы. Обозначения: Биотопы: п – пойменные луга, с – суходольные луга. 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – экзоантропы.

нее, повсеместно превалирует именно эта группа. Появляются пока еще редкие экзоантропы. В V зоне доминируют гемисинантропы. Доли зверьков первой и третьей групп синантропии сопоставимы. А на самых окраинах и прилегающих к городу территориях доля экзоантропов существенно преобладает над долей синантропов и по-прежнему меньше, чем у гемисинантропов (см. рис. 82).

Поскольку луга Москвы представлены двумя значительно различающимися типами ценозов, рассмотрим отдельно пойменные и суходольные. Напомним, что собственно луга сохранились только в III–VI зонах. Поэтому в анализ включены лишь биотопы, начиная с III зоны. В пойменных лугах, также как и в крайне редких здесь суходольных, преобладают синантропы (рис. 82). Гемисинантропов значительно меньше. В лугах IV и V зон соотношение групп зверьков, имеющих разную склонность к синантропии, почти идентично: фон составляют виды гемисинантропы, доли синантропов и экзоантропов сопоставимы. В пойменных лугах городских окраин по-прежнему самый большой вклад в население мелких млекопитающих вносят гемисинантропные виды, доля экзоантропов больше, чем у синантропов (см. рис. 82). На водораздельных лугах VI зоны гемисинантропы и экзоантропы встречались примерно в равном соотношении. Доля синантропов мала.

Сравнение четырех типов травянистых ценозов показало, что наиболее бедное видовое разнообразие мелких млекопитающих присуще газонам (рис. 83). Оно незначительно возрастало к окраинам города на фоне выравнивания распределения видов. Бульвары отличались от газонов тем, что с IV по VI зону видовое разнообразие обитающих здесь мелких млекопитающих практически не изменялось. То же касается и других показателей: индекса доминирования видов и равномерности их распределения. Разнообразие видов в бурьянах в несколько раз выше, чем в предыдущих биотопах, и оно возрастает к окраинам (см. рис. 84). Равномерность распределения видов, резко увеличившаяся к V зоне, уменьшилась в VI. На луговых участках I и II зон установлено низкое разнообра-

зие и неравномерное распределение видов (см. рис. 84). В лугах от III зоны в целом происходит постоянное увеличение видового разнообразия, достигая максимума в VI зоне. То же самое происходит и с равномерностью распределения видов грызунов и

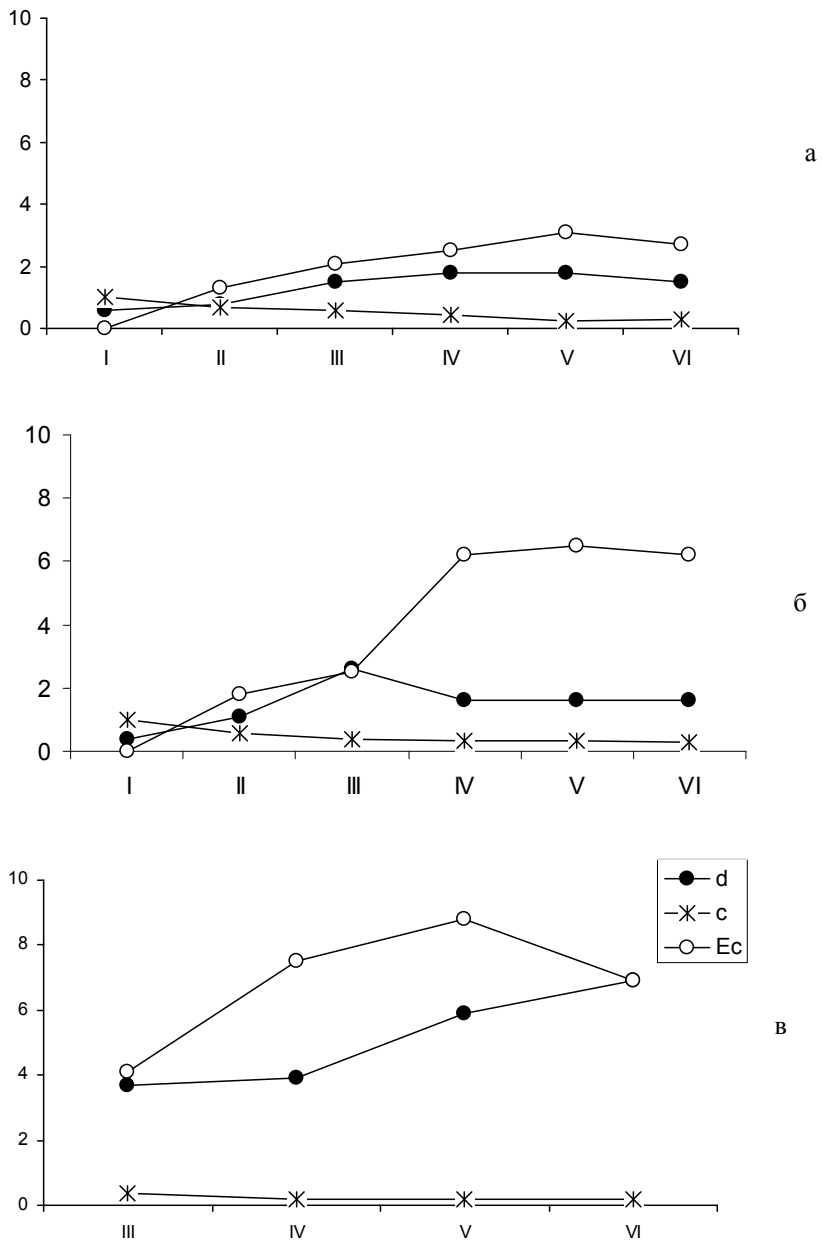


Рис. 83. Зональные особенности видового разнообразия мелких млекопитающих на газонах, бульварах и в бурьянах крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – показатели индексов видового разнообразия, ось абсцисс – зоны. Обозначения: а – газоны, б – бульвары, в – бурьяны. d – индекс видового разнообразия, c – индекс доминирования, Ec – коэффициент выравнивания распределения видов.

насекомоядных в данных сообществах. Значительные различия этих показателей выявлены между пойменными и водораздельными лугами. В заливных лугах III зоны разнообразие и выравненность распределения видов во много раз выше, чем в суходольных, у которых в IV зоне произошел резкий рост этих показателей. В пойменных лугах увеличение разнообразия и выравненности распределения видов шло плавно, и оба эти показателя достигали максимума в VI зоне (см. рис. 84).

В целом о травянистых биотопах города можно сказать следующее: менее всех остальных для обитания мелких млекопитающих пригодны газоны и бульвары, что отмечалось нами ранее (Соколов и др., 1995; Тихонова и др., 1997а,б, 2004а). К наиболее важным параметрам, определяющим структуру населения грызунов газонов и бульваров, мы относим небольшие размеры биотопов, изоляцию от других зеленых территорий города, сравнительно скудную и однообразную растительность, значительный урбанистический пресс. В свое время на условия, неблагоприятные для выживания большинства видов растений газонов и бульваров, указывали многие исследователи (Исаков, 1978; Исаков, Казанская, 1978; Тишков, 1978; Насимович, 1998а и др.)

Другой тип местообитаний – бурьяны – можно считать одним из наиболее благоприятных для жизнедеятельности мелких млекопитающих города. Об этом мы упоминали и в более ранних наших исследованиях (Карасева и др., 1990; Тихонова, 1990а; 1997а, 1998а). Таким образом, бурьяны – биотопы, возникающие на нарушенных грунтах – можно рассматривать в качестве одного из факторов улучшения экологической ситуации на урбанизированных территориях, по крайней мере, для мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях города.

Луга Москвы довольно разнообразны – от практически непригодных для обитания лугоподобных участков в центре до обильно заселенных зверьками пойменных лугов городских окраин. Поэтому структура населения мелких млекопитающих этих ценозов значительно варьирует. Так, на небольших луговых участках городского центра изредка отлавливали синантропов. Суходольные луга характеризовались значительно более высокой численностью, видовым разнообразием и преобладанием гемисинантропов. Еще более пригодными для обитания мелких млекопитающих оказались пойменные луга. Подобные различия лугов можно объяснить тем, что последние в силу ряда причин испытывают меньшую рекреационную нагрузку (Карасева и др., 1990, 1999; Насимович, 1998а). Следовательно, в целом пойменные луга в большей степени служат сохранению видового разнообразия мелких млекопитающих, главным образом луговых и околотовных. Луга на заливаемых речных террасах в большей степени, чем остальные, подвержены зарастанию кустарниками и деревьями, образуя, так называемые «куртино-полянны комплексы» речных долин (Карпиусова, 1978). Этим мы можем объяснить высокий процент лесных видов в сообществах мелких млекопитающих заливных лугов.

Нами выявлены не только биотопические различия в сообществах мелких млекопитающих травянистых ценозов города, но и зональные. Население грызунов газонов и бульваров города имело явную тенденцию к росту численности и видового разнообразия от центра к периферии Москвы. При этом пойменные луга окраин имеют довольно высокий индекс арбореальности из-за зарастания древесно-кустарниковой растительностью. Это происходит благодаря относительно невысокой рекреационной нагрузке и отсутствию окашивания, так как луга как биотопы, возникшие в результате деятельности человека, ею же и поддерживаются (Насимович, 1998а).

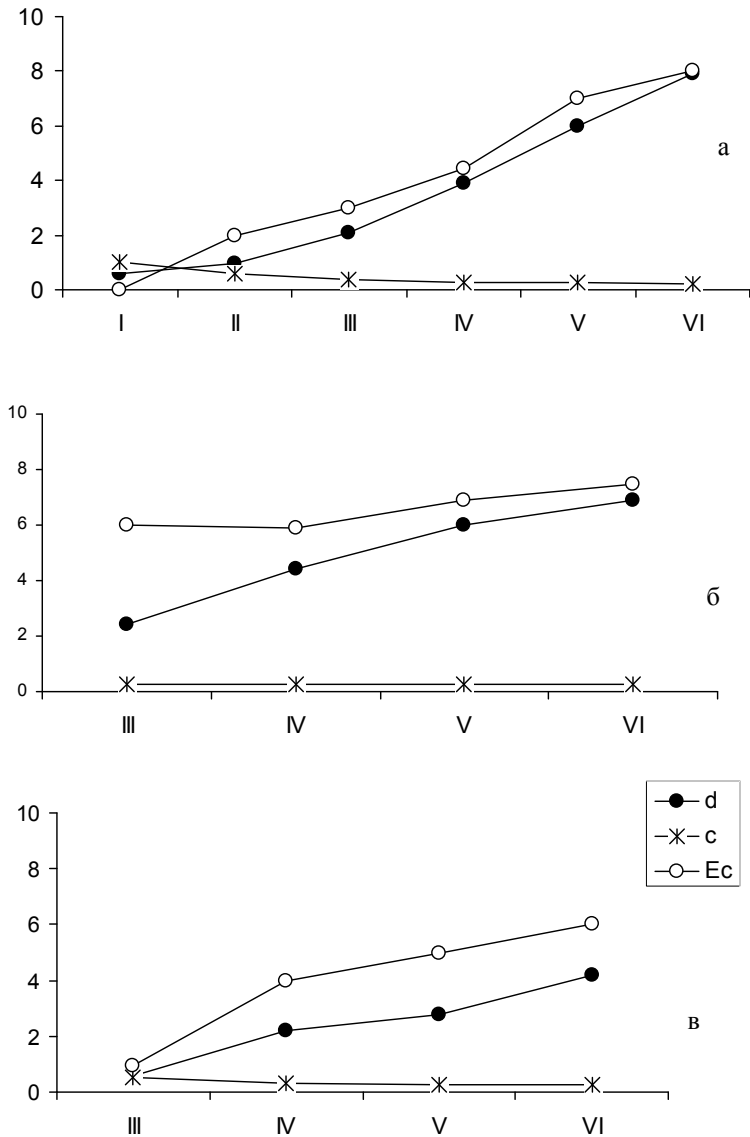


Рис. 84. Зональные особенности видового разнообразия мелких млекопитающих на луговых участках, пойменных и суходольных лугах крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – показатели индексов видового разнообразия, ось абсцисс – зоны. Обозначения: а – луговые участки, б – пойменные луга, в – суходольные луга. d – индекс видового разнообразия, c – индекс доминирования, Ec – коэффициент выравнивания распределения видов.

В заключение подчеркнем: газоны, бульвары и небольшие луговые участки практически не имеют значения для сохранения биоразнообразия мелких млекопитающих города. Наиболее значимы в этом плане для Москвы бурьяны и собственно луга (особенно пойменные). В последнем типе биотопов, по-видимому, до сих пор идут процессы изменения видового состава зверьков и перераспределение фоновых видов. Так,

если по данным с 1967 по 1999 г. на лугах преобладали виды-двойники обыкновенной полевки (Ермолаева, 2000), то, согласно нашим собственным исследованиям с 1987 по 2005 г., доминантом лугов стала полевая мышь.

Кроме биотопических различий структуры населения мелких млекопитающих луговых сообществ выявлены и зональные. Прежде всего, они заключаются в возрастании численности, разнообразия, равномерности распределения видов и смене доминирующих экологических групп. Так, если местообитания центральной части города по структуре населения мелких млекопитающих в полной мере соответствуют понятию «антропогенная пустыня», то биотопы окраин Москвы представляют собой «типичные луговые сообщества».

11.6. Полосы отчуждения вдоль железных дорог

Полосы отчуждения – специфические местообитания, значительно отличающиеся от прочих незастроенных территорий города происхождением, качеством почв, флористическим составом и другими экологическими характеристиками. Более того, по мнению некоторых исследователей, вдоль транспортных магистралей возникают совершенно новые ассоциации – «антропогенные зональные ценозы» (Тамм, 1976). Биотопы городов, как правило, характеризуются хорошо выраженным краевым эффектом, по сути, представляя собой экотоны (Криволицкий, 1990). В полной мере это относится к полосам отчуждения вдоль железнодорожных магистралей.

Незастроенные территории вдоль железнодорожных путей представляют собой особые ценозы лентовидной формы. Разными авторами предложено несколько вариантов их названий: «полосы отчуждения» (Исаков, Казанская, 1976; Реймерс, Яблоков, 1982), «железнодорожные насыпи» (Кучерук, 1988), «зеленые коридоры» (Wavrin, 1988), «обочины» (Клауснитцер, 1990). На наш взгляд, вариант «полосы отчуждения» более удачен, чем «обочины» и «насыпи», поскольку железные дороги Москвы нередко проходят в выемках естественного, а чаще искусственного происхождения. Этот термин более конкретен, чем «зеленые коридоры», так как последний употребляется не только по отношению к железным дорогам, но и к любым другим участкам с естественной растительностью, которые, контактируя между собой, образуют значительные по протяженности территории (Hobbs, Sounders, 1991).

Грунт полос отчуждения железных дорог состоит из наслоений гравия, песка и естественной почвы. Наблюдается поверхностное нагревание насыпей и загрязнение прилегающих территорий вредными веществами (Клауснитцер, 1990). Почва вдоль транспортных путей уплотнена (Way, 1977). Однако флора здесь богата, преобладают солеустойчивые однолетники и теплолюбивые многолетники. Растительность в целом представлена средним (для города) количеством видов, обычно не выше 400 (Sukkor et al., 1980; Way, 1977). При этом на полосах отчуждения происходит замещение естественной растительности рудеральной (Клауснитцер, 1990). Как ни в одном другом типе биотопов города, в этих местообитаниях велика доля адвентивных – приведенных инвазийных видов. Существует мнение, что развитая транспортная система, особенно наличие железнодорожных путей, создает благоприятную ситуацию для дальнейшей интродукции и натурализации растений (Клауснитцер, 1990; Троценко, 1992).

Все растения по времени распространения вдоль полос отчуждения можно разделить на несколько групп. Первая – антропохоры, сравнительно недавно интродуциро-

ваны человеком из других регионов. Вторая – апофиты – это растения, изначально произраставшие в данной местности. Кроме того, выделяется еще третья группа – археофиты – виды, занесенные человеком очень давно. Наряду с травянистой растительностью вдоль железнодорожного полотна и на действующих путях нередко произрастают кустарники и деревья. Среди них также велика доля интродуцентов. Так, рядом с железными дорогами нами отмечены следующие виды кустарников: *Caragana arborescens*, *Cornus alba*, *Sorbaria sorbifolia*, *Lonicera tatarica*, *Spiraea chamaedrifolia*, *Caragana frulex* и *деревьев: Acer negundo*, *A. tataricum*, *Populus balsamifera*, *P. alba*, *P. susveolens*. К аборигенным представителям древесно-кустарниковых растений можно отнести *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium* (прежде *P. racemosa*),

Несомненно, полосы отчуждения во флористическом отношении весьма специфичны и значительно отличаются не только от естественных биотопов данной местности, но и от остальных местообитаний города.

Обочины дорог называют зелеными коридорами городов, рассматривая их в качестве возможных путей проникновения эвритопных видов животных, ввиду того, что они могут быть привлекательными для некоторых фитофагов, в том числе и млекопитающих (Клауснитцер, 1990; Way, 1977; Wavrin, 1988). В то же время дороги являются своеобразными барьерами, и не только потому, что их структура может действовать как механическая преграда, но и в силу биотических особенностей, например, непостоянства растительного покрова, подверженного сильному антропогенному воздействию.

Достаточно беглого взгляда на карту Москвы, чтобы оценить неравномерность распределения железнодорожных магистралей в разных частях этой крупнейшей городской агломерации (рис. 85). Выделяются территории, на которых они отсутствуют, и, напротив, участки, где их концентрация высока. Так, железных дорог нет в I и II зонах города. Они появляются в III зоне. В IV развита густая сеть железнодорожных путей. В V и VI зонах Москвы железные дороги имеют в основном радиальное направление.

Всего нами обследовано 120 участков вдоль радиальных направлений и на малом кольце Московской железной дороги. Зарегистрировано 12 видов мелких млекопитающих: полевая мышь, серая крыса, домовая мышь, восточноевропейская полевка, малая лесная мышь, рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, обыкновенная полевка, малая белозубка, мышь-малютка, полевка-экономка, малая бурозубка.

Структура населения мелких млекопитающих полос отчуждения варьирует от зоны к зоне: видовое разнообразие и численность вдоль железных дорог возрастают от центра к периферии Москвы на фоне сокращения доли синантропов и ее увеличения у экзoантропных видов, хотя и в меньшей степени, чем на других незастроенных территориях города (рис. 86). Минимальное количество видов (шесть) зарегистрировано в зоне III (табл. 42). На полосах отчуждения IV зоны отловлено десять, в V – одиннадцать, а на территориях вдоль железных дорог VI зоны – двенадцать видов мелких млекопитающих.

По количеству общих видов зверьков в других биотопах более близки незастроенные территории V и VI зон (см. главу 10, рис. 43). Во вторую группу по этому параметру объединились III и IV зоны. Иные закономерности установлены для полос отчуждения: набор видов мелких млекопитающих в IV, V и VI зонах практически идентичен и отличается от такового в III зоне (рис. 87).

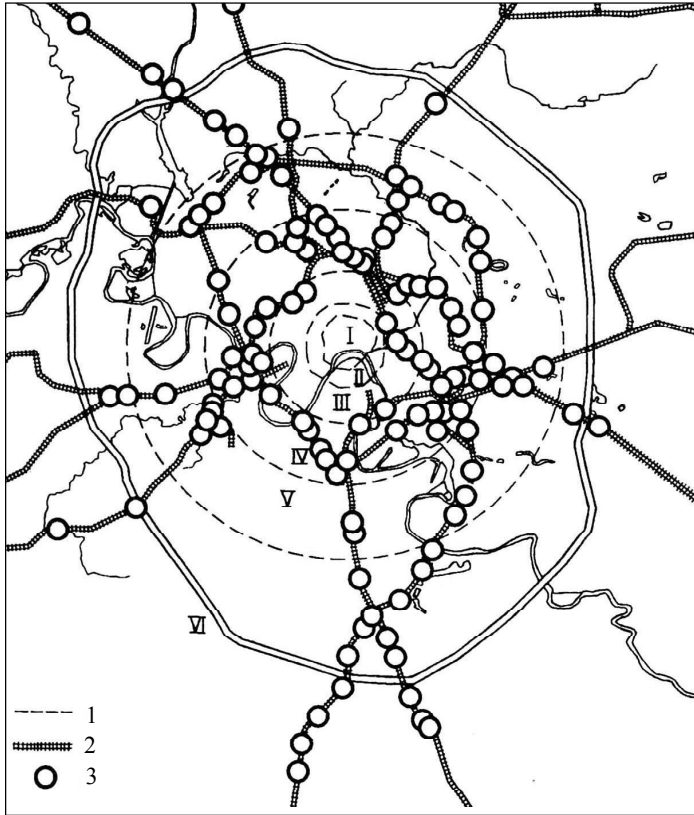


Рис. 85. Картограмма обследованности полос отчуждения железных дорог крупнейшей городской агломерации. I-IV – зоны города, 1 – границы зон, 2 – железные дороги, 3 – обследованные участки.

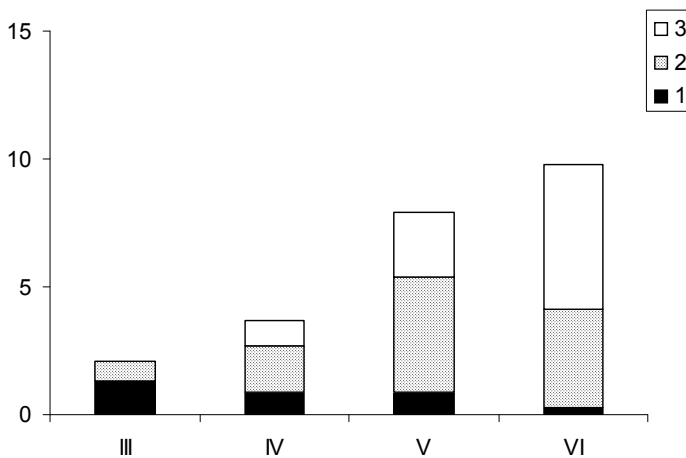


Рис. 86. Долевое соотношение мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на полосах отчуждения железных дорог крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – зоны. Обозначения: 1 – синантропы, 2 – гемисинантропы, 3 – эксантропы.

Таблица 42. Зональное распределение мелких млекопитающих на полосах отчуждения крупнейшей городской агломерации

Вид	Зона			
	III	IV	V	VI
Серая крыса	* *	*	*	*
Домовая мышь	* *	*	*	*
Полевая мышь	* *	* *	* *	* *
Малая лесная мышь	*	*	*	*
Мышь малютка		*	*	*
Восточноевропейская полевка	*	*	*	*
Обыкновенная полевка		*	*	*
Полевка-экономка			*	*
Водяная полевка		*	*	*
Рыжая полевка	*	*	*	*
Обыкновенная бурозубка				*
Малая белозубка		*	*	*

На полосах отчуждения частота встречаемости синантропных видов (рис. 88 а, б) выше, чем в остальных биотопах города. Более отчетливые различия установлены в распределении обилия гемисинантропов. Так, самая высокая численность полевой мыши на всех незастроенных территориях отмечена в V зоне (см. главу 10), а на полосах отчуждения – в предыдущей (IV) зоне (рис. 89в). Иная картина распределения характерна и для малой лесной мыши, широко распространенной вдоль железных дорог

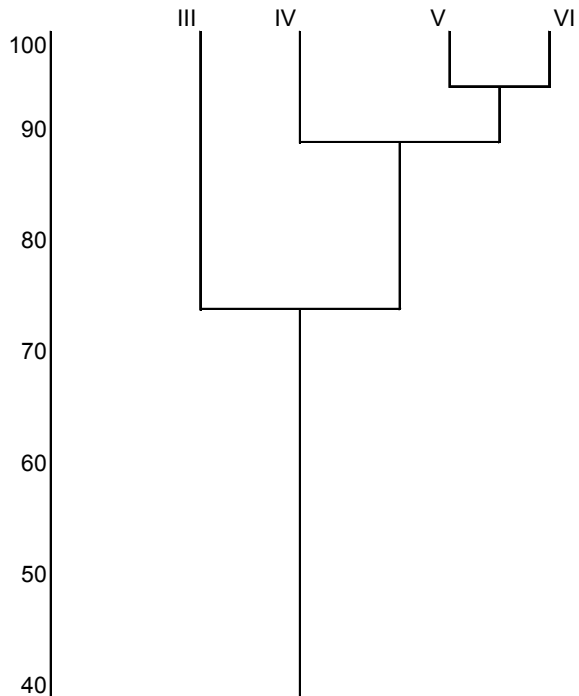


Рис. 87. Дендрограмма мер сходства населения мелких млекопитающих на полосах отчуждения железных дорог крупнейшей городской агломерации. Ось ординат – мера сходства, ось абсцисс – зоны.

(рис. 88 г). Обилие этого вида на полосах отчуждения почти повсеместно ниже, чем на других незастроенных территориях. Что же касается восточноевропейской полевки, то в большинстве биотопов ее численность возрастает от центра к периферии города. На полосах отчуждения полевка отловлена почти во всех обследованных точках (рис. 88 д), при этом частота ее встречаемости в разных зонах практически одинакова.

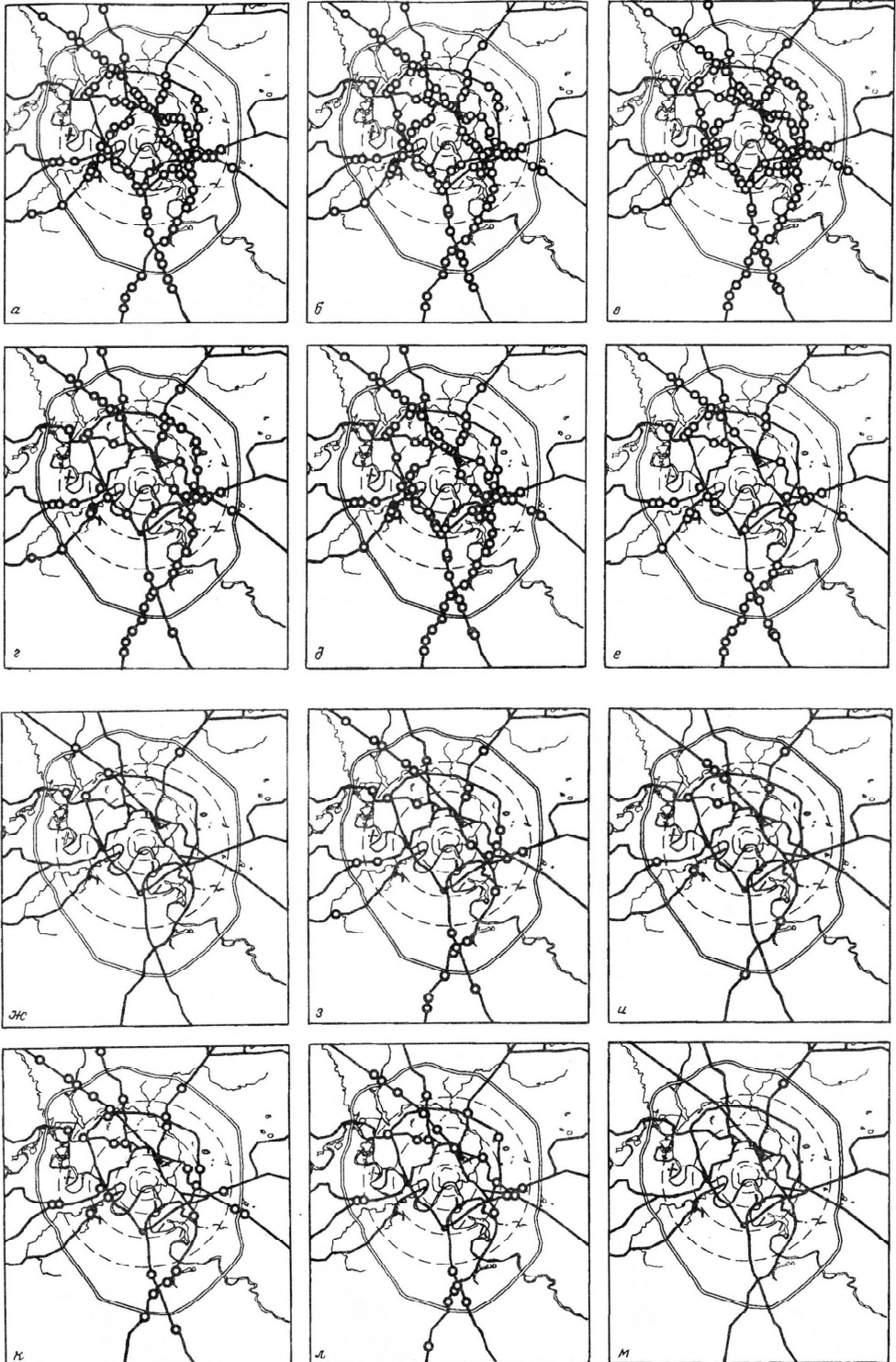
Особый интерес представляет распределение по полосам отчуждения экзоантропных видов мелких млекопитающих. В целом на незастроенных территориях Москвы их доля существенно возрастает к периферии – с 2.3% в зоне IV до 41.9% в зоне VI. (см главу 10). На полосах отчуждения к окраинам города доля этих видов повышается, но не столь значительно, как на других незастроенных территориях – с 13.1% в зоне IV до 24.6% в зоне VI.

Кроме установленных различий в распределении синантропов, гемисинантропов и экзоантропов на полосах отчуждения также наблюдается иное, чем на прочих незастроенных территориях, соотношение массовых видов зверьков (см. табл. 42, рис. 88). Так, вдоль железных дорог III зоны, где преобладают синантропы, самый многочисленный вид – серая крыса, в то время как на территориях вне полос отчуждения она занимает лишь третье место. Вторым по обилию видом вдоль железных дорог в этой зоне является полевая мышь, третьим – домовая мышь. В IV зоне на полосах отчуждения набор и соотношение фоновых видов практически совпадают с таковыми в других биотопах, а именно, доминирует полевая мышь, следующая по обилию – домовая. На территориях вдоль железных дорог зоны V абсолютным доминантом, как и в остальных биотопах, является гемисинантроп – полевая мышь. В зоне VI на полосах отчуждения также преобладает этот вид, далее следуют малая лесная и домовая мыши, восточноевропейская полевка. На остальных незастроенных территориях второе место (после полевой мыши) занимает рыжая полевка, третье – лесная мышь, четвертое – обыкновенная бурозубка и обыкновенная полевка.

Среди экзоантропных видов Москвы наиболее обычны на территориях вдоль железных дорог обыкновенная и рыжая полевки и обыкновенная бурозубка (рис. 88, е, з, к). Обыкновенная полевка распространена на полосах отчуждения широко, она проникает по радиальным направлениям основных магистралей железных дорог (см. рис. 88 е). Не так равномерно заселяет данные местообитания рыжая полевка (см. рис. 88 з), хотя в некоторых зонах на незастроенных территориях этот вид имеет более высокую численность, чем обыкновенная полевка. В центральную часть города по полосам отчуждения проникает и обыкновенная бурозубка (см. рис. 88 к). В целом землеройка распространена вдоль железных дорог неравномерно, хотя на полосах отчуждения Казанского и Курского направления этот немногочисленный вид встречается довольно широко. Малая белозубка – зверек, обычный в городах, нередко встречается на полосах отчуждения вдоль железных дорог (см. рис. 88 л). Редкие (полевка-экономка, мышь-малютка) и единичная (малая бурозубка) в данном типе биотопа отловлены ближе к окраинам города (см. рис. 88 ж, и, м). Шире, чем остальные редкие виды, вдоль железных дорог распространилась мышь-малютка (см. рис. 88 и). Полевка-экономка

Рис. 88. Распространение видов мелких млекопитающих вдоль железных дорог крупнейшей городской агломерации

Обозначения: а – серая крыса, б – домовая мышь, в – полевая мышь, г – малая лесная мышь, д – восточноевропейская полевка, е – обыкновенная полевка, ж – полевка-экономка, з – рыжая полевка, и – мышь-малютка, к – обыкновенная бурозубка, л – малая белозубка, м – малая бурозубка.



зарегистрирована на полосах отчуждения северо-запада Москвы вблизи прудов, рек и каналов, идущих от Химкинского водохранилища, и неподалеку от Лосиног острова (см. рис. 88 ж), где в единственном экземпляре добыта и малая бурозубка (см. рис. 88 м).

На незастроенных территориях Москвы от окраин к центру хорошо прослеживается урбанистический А-Е-градиент. Что же касается полос отчуждения, то в силу того, что величины индексов «арбореальности» и «опустыненности» в разных зонах города очень близки (рис. 89), А-Е-градиент данных местообитаний выражен слабее по сравнению с градиентом в остальных биотопах.

Как уже упоминалось выше, существует мнение, что незастроенные территории вдоль дорог, пролегающих по городу и его окрестностям, выполняют функцию так называемых «зеленых коридоров», обеспечивая перемещение разных видов животных (Клауснитцер, 1990; Тихонова и др., 1997в; Тихонов и др., 2001; Wavrin, 1988). Железные дороги Москвы образуют сложную сеть, но именно радиальные дороги, выходящие за пределы города, могут служить коридорами, по которым происходят миграции зверьков из окрестностей в город и обратно. Поэтому эти «зеленые лучи», несомненно, имеют большое значение для экологии города. В Москве десять основных радиальных железнодорожных магистралей, выходят за пределы города. В III зоне на полосах отчуждения радиальных железнодорожных магистралей по сравнению с такими в других зонах, численность зверьков, как правило, более низкая, а видовой состав беднее. Это совпадает с результатами по полосам отчуждения в целом. Наиболее часто встречаются серая крыса, реже – домовая и полевая мыши (табл. 43). Из общего ряда выделяются два направления железных дорог: Курское и Горьковское, на полосах отчуждения которых в пределах рассматриваемой зоны численность зверьков выше и видовой состав более разнообразен. При этом именно на них фоновым видом среди грызунов является полевая мышь, а не синантропы.

В IV зоне по сравнению с предыдущей на территориях, расположенных вдоль рассматриваемых железнодорожных магистралей, зарегистрирована сравнительно высокая численность зверьков. Особенно по Курскому направлению (на фоне самого бедного видового состава) (см. табл. 43). В целом количество видов на полосах отчуждения радиальных железных дорог в данной части города выше, чем в зоне III. Везде доминирует полевая мышь, кроме Савеловского и Павелецкого направлений, где преобладает серая крыса. На полосах отчуждения Рижской железной дороги зарегистрировано большее число видов.

Вдоль радиальных железных дорог V зоны отмечена высокая численность зверьков, разнообразный видовой состав и повсеместное преобладание полевой мыши (см. табл. 43).

На периферии города (VI зона) на большинстве полос отчуждения численность мелких млекопитающих тоже высока. В целом различия и в численности, и в наборе видов между полосами отчуждения двух последних зон почти не выражены. Повсеместно доминирует полевая мышь, при одном исключении: в выловах на полосах Ярославской железной дороги преобладающим видом оказалась рыжая полевка.

Итак, во всех привокзальных районах наблюдаются самая низкая численность и бедное видовое разнообразие мелких млекопитающих, преобладают синантропные грызуны. Это представляется вполне естественным, поскольку данные участки магистралей проходят по сильно застроенной части города. Как правило, здесь ширина полос отчуждения гораздо меньше, чем в других зонах городской агломерации, и они

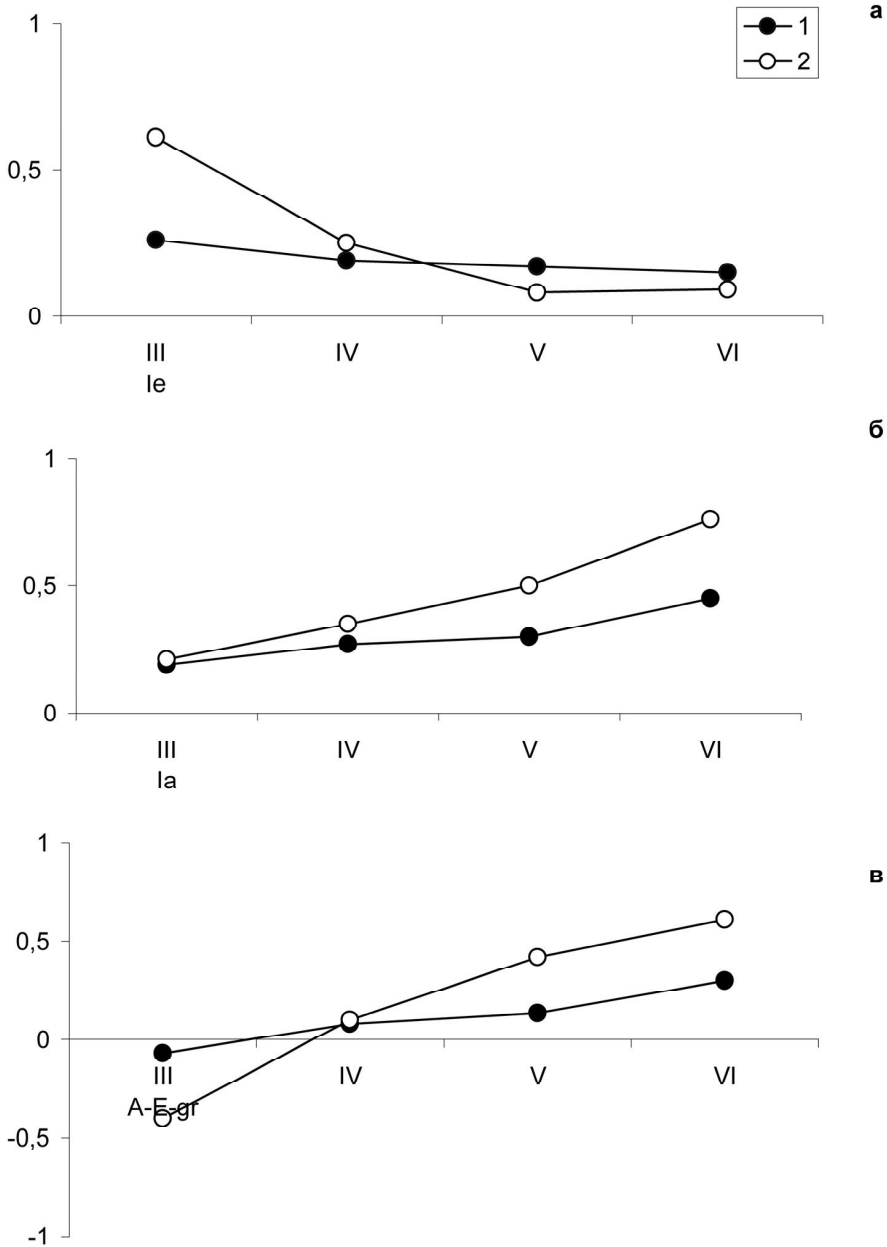


Рис. 89. Зональные особенности урбанистического А-Е-градиентов, индексов «арбореальности» и «опустыненности» населения мелких млекопитающих на полосах отчуждения железных дорог и остальных незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – показатели индексов и А-Е-градиента, ось абсцисс – зоны.

Обозначения: а – Ia – индекс «арбореальности», б – Ie – индекс «опустыненности», в – А-Е-gr – урбанистический А-Е-градиент. 1 – полосы отчуждения железных дорог, 2 – остальные незастроенные территории.

Таблица 43. Некоторые особенности распределения мелких млекопитающих на полосах отчуждения радиальных железнодорожных магистралей крупнейшей городской агломерации

	зоны города	Железнодорожное направление									
		Савеловское	Ярославское	Горьковское	Казанское	Павелецкое	Курское	Киевское	Белорусское	Рижское	Ленинградское
Численность (в баллах)	III	2	-	3	2	2	3	-	2	-	-
	IV	3	3	4	4	3	5	3	4	3	3
	V	-	4	5	4	4	5	4	5	4	5
	VI	4	4	-	2	3	4	3	4	4	4
Число видов	III	2	-	5	3	2	4	-	2	-	-
	IV	7	6	7	9	5	4	6	7	10	6
	V	-	10	9	7	5	9	7	7	11	11
	VI	9	10	-	8	9	10	7	10	10	11
Фоновые виды*	III	R.n.	-	R.n., M.m., A.a	A.a., M.m.	M.m	A.a., R.n.	-	R.n.	-	-
	IV	R.n.	A.a	A.a	A.a	R.n., A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a
	V	-	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a
	VI	A.a	M.gl	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a	A.a

Примечания: R.n. – *Rattus norvegicus*, A.a. – *Apodemus agrarius*, M.m. – *Mus musculus*, M.g. – *Myocrotus glareolus*.

испытывают наибольшую антропогенную нагрузку. Кроме того, вблизи вокзалов часто расположены технические сооружения и складские помещения, во всех этих типах строений доминирующей экологической группой среди грызунов являются синантропные виды (Дубровский, 1988; Кучерук, 1988; Тихонова и др., 1997б; Тихонов и др., 2001). Далее, по мере улучшения условий обитания и уменьшения антропогенного пресса, наблюдается рост обилия и увеличение видового разнообразия мелких млекопитающих. Самая высокая их численность на всех радиальных направлениях зарегистрирована в VI зоне.

При исследовании крупных городов выявлены общие закономерности изменения структуры населения мелких млекопитающих незастроенных территорий: от центра к периферии возрастает численность и видовое разнообразие, изменяется соотношение экологических групп зверьков (Москвитина и др., 1988; Полушина и др., 1988; Карасева и др., 1990; Полушина, 1990; Черноусова, 1992; Загороднюк, 2003; Zorenko,

Leontyeva, 2003; Balciauskas et al., 2005; наши данные). Однако на полосах отчуждения вдоль железных дорог они выражены менее отчетливо, в том числе и на радиальных. Полосы отчуждения железных дорог крупнейшей городской агломерации в силу целого ряда причин представляют собой особый тип биотопов, во многом отличающийся от прочих незастроенных территорий. Во-первых, по сравнению с другими местообитаниями полосы отчуждения образуют сложно ветвящуюся непрерывную сеть и имеют своеобразную форму. Во-вторых, они испытывают специфическое, не свойственное большинству незастроенных территорий антропогенное воздействие. Третье существенное отличие заключается в своеобразии почв и флористического состава и в отсутствии четко выраженных зональных отличий структуры населения мелких млекопитающих, присущих остальным местообитаниям города.

Полосы отчуждения железных дорог, как особый тип биотопов, отличаются от остальных незастроенных территорий структурой населения мелких млекопитающих.

Полосы отчуждения представляют собой биотопы со слабо выраженными зональными различиями, что проявляется в сходстве численности, видового разнообразия и набора фоновых видов зверьков в разных зонах города.

Полосам отчуждения железных дорог не свойственен отчетливо выраженный урбанистический А-Е-градиент, хорошо прослеживающийся от окраин к центру на примере других незастроенных территорий.

Все это наводит на мысль, что полосы отчуждения не следует рассматривать только в качестве коридоров, по которым осуществляется миграция мелких млекопитающих из окрестных биотопов в город. Эти местообитания имеют более сложную структурно-функциональную организацию, которая заслуживает дальнейшего и более подробного исследования

Анализ структуры сообществ мелких млекопитающих наиболее типичных биотопов города, данный в этой главе, показал, что между собой эти незастроенные территории могут иметь значительные функциональные различия в общей системе урбоценоза. Несмотря на то, что процессы урбанизации оказали значительное влияние на экологическое состояние данных местообитаний, некоторые из них, тем не менее, сохранили ряд присущих их природным дериватам черт. Это касается не только состояния растительности, но и состояния их фаун. Особенно хорошо это заметно на примере лесопарков. Во всех обследованных нами городах они образовывали обособленную группу, далее всех отстоящую от прочих городских биотопов (см. рис. 41–43, глава 10).

Исходя из всего вышеизложенного в данной главе, посвященной экологическому анализу основных городских биотопов, можно с уверенностью утверждать, что для сохранения биоразнообразия мелких млекопитающих городов более всего важны лесопарки, а также поймы рек, большие луга и сады, а также ландшафтные парки. Все они служат рефугиумами для многих видов животных. Кроме того, берега рек и полосы отчуждения являются еще и «зелеными коридорами», обеспечивающими связь между разными городскими и пригородными биотопами, а, следовательно, и перемещение животных.

Помимо структуры популяций тех или иных видов в разнообразных ценозах городов несомненный интерес представляет и ее динамика. Это позволяет понять, каким образом на состояние сообществ мелких млекопитающих влияют процессы урбанизации с течением времени. Этому вопросу посвящена следующая глава книги.

Глава 12

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТРЕХ ГОРОДАХ РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАНГА

Динамика численности является важным показателем состояния популяций (Коли, 1979). У мелких млекопитающих она зависит от целого ряда факторов, как от внешних абиотических (солнечная активность, климат, снижение и повышение аридности и другие), так и от внутренних регулирующих механизмов (Elton, 1942; Макфедден, 1965; Заблочкая, 1971; Ивантер, 1975; Дэвис, Кристиан, 1976; Шилов, 1977; Chity, 1960; Christian, 1971; Krebs, 1988 и др.). В естественной среде у многих животных колебания численности носят циклический характер с регулярной периодичностью (Максимов, 1964, 1984; Elton, 1942; Christian, 1971; Коли, 1979 и др.). У мелких млекопитающих она отчетливо прослеживается в Европейской части России (Ивантер, 1975; Краснов, 1986; Башенина, 1987; Кошкина, 1987; Европейская рыжая полевка, 1971 и др.). На территориях, подверженных антропогенному преобразованию, циклическость может нарушаться (Баруш, 1980; Груздев, 1980; Шкилев, 1984; Кучерук, 1988; Клауснитцер, 1990; Тихонов и др., 1992, 2001; Ермолаева и др., 1999, 2000; Ермолаева, 1999, 2001). Причем, чем сильнее это воздействие, тем большая разница возникает между флуктуациями обилия в естественных биотопах и колебаниями численности тех же видов на антропогенно трансформированных территориях (Баруш, 1980; Максимов, 1984; Джиллер, 1988; Marsh, Haward, 1976 и др.).

Мы уже описали подобные закономерности на примере сельских населенных пунктов (см. главу 8). Причем степень расхождения этого показателя определялась не только силой воздействия антропогенного пресса (в указанном случае процессов рурализации), но его характером и продолжительностью воздействия (иначе говоря, возрастом населенного пункта) (Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1992; Тихонов, Тихонова, 1994).

В данной главе мы покажем, как влияет на многолетнее колебание численности мелких млекопитающих фактор урбанизации, и насколько значимо это влияние. Для решения поставленной задачи сравнивали естественные подмосковные леса, испытывающие незначительную антропогенную нагрузку, с незастроенными территориями малого города, крупнейшего города и крупнейшей городской агломерации.

12.1. Динамика численности

12.1.1. Динамика численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях городов

Коренными ценозами физико-географического региона, в котором расположены все три исследуемых города, являются смешанные леса. Как правило, на обследуемой территории преобладали ельники-черничники и ельники-зеленомошники с примесью сосны, осины и березы (Букштынов и др., 1961; Тихонов, 1991а; Полякова и др., 2001; Тихонова и др., 2006а,б). Нередко встречались березняки с еловым и сосновым подро-

стом, а также ольхово-березово-хвойные, расположенные вдоль речных пойм леса (Леса. Энциклопедия, 1995; Тихонова, Тихонов, 2003).

Установлено, что лесным формациям исследуемого региона присущи циклические колебания численности мелких млекопитающих с отчетливо выраженными пиками и спадами (Европейская рыжая полевка, 1981; Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1987; Иванкина, 1987; Томашевский и др., 1988). Результаты ранее проводимых нами исследований экологии мелких млекопитающих в Ярославской области подтвердили наличие регулярных многолетних флуктуаций численности с характерными резкими перепадами в лесных ценозах разного типа (Полякова и др., 2001).

В данных типах биотопов Подмосковья мы работали с 1990 по 2007 гг., и в обследованных лесах были хорошо выражены колебания численности мелких млекопитающих. Зарегистрирован один высокий пик в 2001 г. и еще четыре подъема в 1992, 1994, 1996 и 2005 гг, которые чередовались с понижениями обилия зверьков в 1991, 1993, 1995, 1999, 2002, 2004 и 2006 г. (рис. 90).

Как правило, в целом численность мелких млекопитающих в лесах, мало затронутых деятельностью человека, зависит от состояния популяций доминирующих здесь видов – рыжей полевки и малой лесной мыши. В меньшей степени на ее изменения могли влиять и виды, населяющие опушки – полевая мышь и серые полевки (Томашевский, Тихонова, 1986; Томашевский и др., 1986, 1988; Тихонов и др., 1998; Жигарев, 2004, 2006; Тихонова и др., 2006б). В нашем случае изменения обилия зверьков определялись, прежде всего, колебаниями рыжей полевки (Тихонова, Тихонов, 2003; Тихонов, Тихонова, 2007).

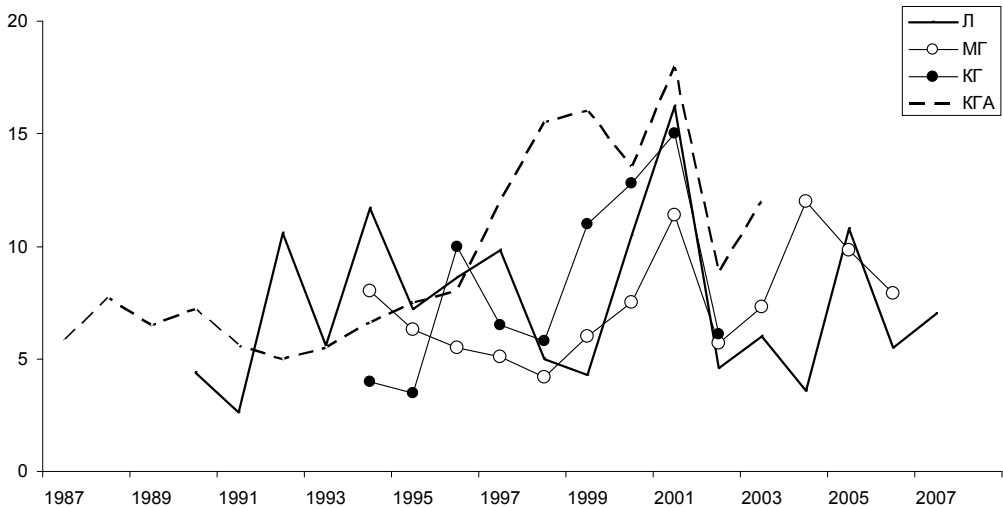


Рис. 90. Динамика численности мелких млекопитающих в Подмосковных лесах и на незастроенных территориях трех городов.

Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы.

Обозначения: Л – леса, МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

Динамика численности грызунов и насекомоядных незастроенных территорий малого города – Черноголовки, к которому с нескольких сторон прилегали лесные ценозы, как и следовало ожидать, отличалась от окружающих смешанных лесов (Тихонова и др., 2009д). С 1994 г. по 1998 г. на территории населенного пункта отмечено постоянное снижение обилия зверьков (рис. 91). Затем до 2001 г. – рост, в 2002 г. – спад. В 2004 г. – пик, после которого опять наметилось снижение численности до 2008 г. То есть пики и спады обилия мелких млекопитающих в лесах Подмосковья и на незастроенных территориях малого города, который они окружали, не всегда совпадали, но даже могли происходить в противофазе. Степень сходства флуктуаций обилия зверьков в лесах и на незастроенных территориях Черноголовки была невелика ($r = 0.43$). Кроме того, если в естественных лесных формациях доминировала рыжая полевка, то преобладающими видами на зеленых территориях малого города были полевая и малая лесная мыши, а рыжая полевка попадала здесь в категорию «обычные, но немногочисленные виды».

В крупнейшем городе Ярославле с 1994 по 2002 г. зарегистрировано два хорошо заметных подъема численности мелких млекопитающих: в 1996 г. и максимальный – в 2001 г.; три понижения в 1991, 1998 и 2002 г. (см. рис 91). Самыми массовыми видами здесь так же, как и в малом городе, оказались полевая и малая лесная мыши, а еще виды-двойники обыкновенной полевки и рыжая полевка (Тихонова и др., 2001б, 2009д).

Сравнение показало, что изменения численности зверьков на незастроенных территориях малого и крупнейшего городов оказались сходными ($r = 0.56$, $p < 0.05$). Однако между динамикой численности мелких млекопитающих в коренных природных биотопах (смешанных лесах) и динамикой численности зверьков в биотопах крупнейшего города сходство было меньше ($r = 0.33$).

В крупнейшей городской агломерации Москве, где в целом на незастроенных территориях доминировала полевая мышь (Карасева и др., 1990, 1995, 1999; Тихонова, 1990а; Тихонова и др., 1994, 1998а; Ермолаева, 2001; Суков и др., 2010, 2011), численность грызунов и насекомоядных с 1987 по 1994 г. изменялась незначительно без отчетливо выраженных подъемов и спадов (см. рис. 90). Тенденция такова: с 1994 по 1998 г. произошел подъем обилия зверьков, затем в 1999 г. – спад, в 2001 г. – пик и падение в 2005 г.

Сравнение характера флуктуаций мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации, в малом городе и в крупнейшем городе выявило, что меньшее сходство (за период с 1994 по 2003 г.) было между Москвой и расположенной в 48 км от нее Черноголовкой ($r = 0.2$). При этом динамика численности (за период с 1994 по 2002 г.) мелких млекопитающих Ярославля и крупнейшей городской агломерации Москвы имела гораздо больше совпадений ($r = 0.66$, $p < 0.05$).

Различия в колебаниях обилия зверьков в лесах Подмосковья и на незастроенных территориях самой Москвы оказались больше, чем между этими природными ценозами и биотопами двух других городов (Тихонова и др., 2009д).

Таким образом, по характеру колебаний численности зверьков далее всех от коренных лесов отстояла крупнейшая городская агломерация, а ближе всего оказался малый город. Среди трех обследуемых городов менее всего сходны по многолетней динамике обилия Черноголовка и Москва. При этом колебания численности зверьков – обитателей незастроенных территорий Ярославля – были близки к таковым в Москве. Менее выраженное сходство обнаружено между малым и крупнейшим городами. Таким об-

разом, очевидно, что биота крупных городов претерпела гораздо большее преобразование по целому ряду параметров, чем население мелких млекопитающих молодых малых городов.

Как следует из приведенных данных, на динамику численности мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях городов разного географического ранга, непосредственное влияние оказывает фактор урбанизации. Важным оказывались не только характер и степень, но и продолжительность этого воздействия, зависящая от возраста городов.

12.1.2. Динамика численности мелких млекопитающих в постройках трех городов

Определенный интерес представляют не только флуктуации обилия мелких млекопитающих на незастроенных территориях городов, но и динамики численности зверьков, посещающих и/или обитающих в городских постройках, поскольку это особый тип местообитаний, созданный человеком, не имеющий аналогов в естественной среде.

Подобное исследование было проведено нами с 1980 по 1995 г. в строениях разных сельских населенных пунктов (см. главу 8).

Наблюдения за динамикой численности мелких млекопитающих, обитающих в постройках человека или посещающих их в пределах Черноголовки, проводили с 1990 по 2007 г. (см. главу «Материал и методы» и главу 9). За весь период исследований флуктуации численности зверьков носили характер регулярно чередующихся подъемов и спадов только до 1998 г. (рис. 91). С 2000 до 2004 г. картина изменилась: происходил постоянный и довольно плавный рост численности грызунов. Затем – спад. При этом выявлено два значительных возрастания обилия: максимальный пик заселения построек мелкими млекопитающими зарегистрирован в 1994 г. (Тихонова, 2002), другой – меньший – произошел через 10 лет. Минимальное значение обилия зверьков в помещениях установлено в 1991 г.

Анализируя данные по динамике численности мелких млекопитающих в постройках Ярославля с 1980 по 1999 г., удалось установить следующее: здесь так же, как и в строениях малого города, происходили колебания (Полякова и др., 1999) (см. рис. 91). Однако в отличие от предыдущего населенного пункта в крупнейшем городе эти перепады выражены не столь явно, то есть повышения и понижения численности были сглажены. Подъемы численности в постройках крупнейшего города, происходящие в разные годы (1985, 1990, 1992, 1995 и 1998), были практически одинаковыми. Сходными были и понижения численности зверьков в 1980, 1982, 1984, 1987 и 1989 гг. Колебания обилия мелких млекопитающих в постройках двух городов за период с 1990 по 2000 г. могли не только не совпадать, но и в некоторые годы даже происходить в противофазе (рис. 91). Поэтому на протяжении указанных лет, когда исследования велись одновременно в обоих населенных пунктах, совпадения динамики численности зверьков в постройках человека малого и крупного городов практически не были выражены ($r = 0.004$), то есть характер флуктуаций мелких млекопитающих построек обоих городов различался (Тихонова и др., 2009д).

В целом в крупнейшем городе с 1990 г. наметилась тенденция к увеличению численности зверьков, обитающих в постройках человека или время от времени посещающих их.

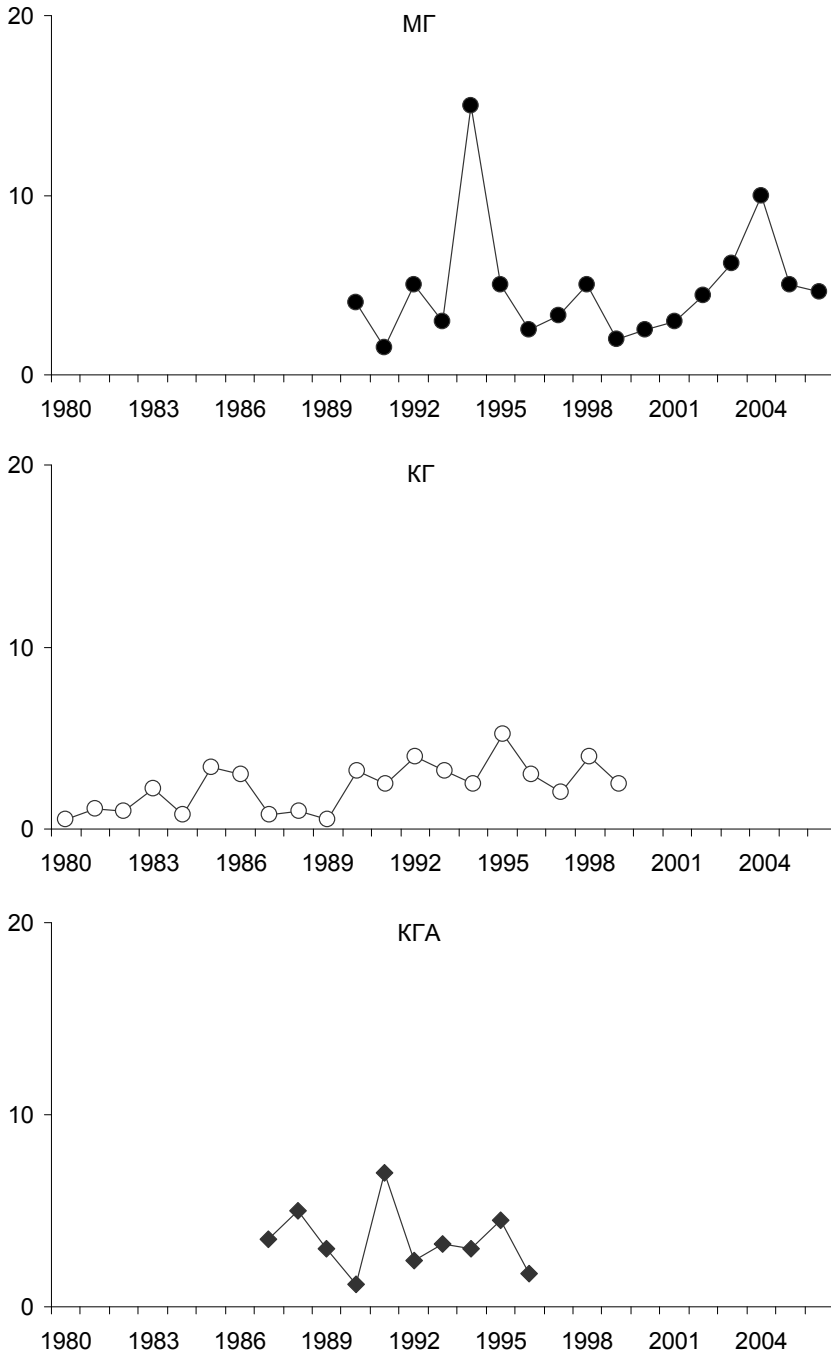


Рис. 91. Динамика численности мелких млекопитающих в постройках трех городов. Ось ординат – численность (количество зверьков на 100 л-с), ось абсцисс – годы. Обозначения: МГ – малый город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация.

В крупнейшей городской агломерации Москве с 1987 по 1996 г. численность зверьков в строениях имела один хорошо выраженный пик в 1991 г. (см. рис. 91). Два других подъема в 1988 и 1995 г. были небольшими. Резкое падение обилия мелких млекопитающих в постройках произошло в 1990 г., менее выраженным оно было в 1992 и 1996 г.

Сравнение флуктуаций обилия мелких млекопитающих в строениях крупнейшей городской агломерации и малого города Черноголовки проводили с 1990 по 1996 г. Они практически не имели совпадений ($r = -0.18$). Похожая картина получена и при сопоставлении динамики численности зверьков в постройках Ярославля и Москвы ($r = -0.12$).

Таким образом, при сходстве видового состава мелких млекопитающих в постройках человека трех городов (см. главу 9) изменения их обилия в данных населенных пунктах имели хорошо выраженную специфику.

Гораздо больше общего наблюдалось в сезонной динамике численности мелких млекопитающих, обитателей построек в сельской местности (см. главу 9). Исключением из этого правила была восточноевропейская полевка, долгое время обитающая на четвертом этаже кролиководческого комплекса в поселке городского типа Старое Мелково Тверской области (Тихонов, 1991а). Изменения численности в данной популяции восточноевропейской полевки не только имели мало общего с колебаниями численности вида в других типах построек, но и нередко происходили в противофазе с обилием популяций полевки на незастроенных территориях поселка городского типа и окружающих их естественных ценозов (см. главу 9).

Итак, влияние процессов урбанизации, происходящие даже в малых городах и их окрестностях, преобразует не только структуру населения мелких млекопитающих, но и заметно изменяет многолетние колебания численности популяций. Порой условия, складывающиеся на урбанизированных территориях, делают эти флуктуации мало похожими на таковые в окружающей города естественной среде, главным образом в коренных лесных ценозах. Это, несомненно, указывает на то, что фактор урбанизации оказывает непосредственное влияние на многолетние изменения обилия мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях городов, и даже в ближайших к населенным пунктам природных ценозах. При этом особенно заметные различия кривых динамики численности зверьков разновозрастных, разновеликих и разноструктурных городов выявлены в постройках человека (Тихонова и др., 2009д).

Кроме сходства и различий в колебаниях численности популяций и сообществ животных, обитающих в тех или иных биотопах, можно выявить степень стабильности и размаха этих флуктуаций. Сделать это можно при помощи показателей средней интенсивности колебаний, вычисляемой по различиям между пиками и спадами кривой динамики численности (Колли, 1979; Уиттекер, 1980).

В нашей работе был использован данный показатель для определения степени изменчивости численности мелких млекопитающих, обитающих в природных коренных ценозах (смешанные леса) и в трех городах разного географического ранга (см. главу 4).

В обследованных лесах средняя численность составила 7.7 ± 3.06 зверьков на 100 ловушко-суток в течение 17 лет наблюдений $CF = 3.49$. На незастроенных территориях малого города, где исследования проводили 13 лет, средняя многолетняя численность равнялась 6.7 ± 2.04 , при этом коэффициент флуктуации оказался ниже, чем в окружающих лесах ($CF = 1.66$). В крупнейшем городе обилие грызунов и насекомоядных на незастроенных территориях было немного ниже (но недостоверно), чем в ма-

лом городе (5.8 ± 2.09), а коэффициент флуктуации равнялся 1.88. В крупнейшей городской агломерации с 1987 по 2005 гг. на незастроенных участках численность мелких млекопитающих колебалась вокруг средней равной 6.9 ± 2.78 при коэффициенте флуктуации 1.92.

Таким образом, во всех трех городах численность популяций мелких млекопитающих отличалась большей стабильностью, чем в естественных коренных ценозах. И подобная ритмика (как и в исследуемых нами лесах) характерна для многих природных биотопов физико-географических регионов тех же широт, в которых расположены рассматриваемые нами города (Максимов, 1984). В самих же городах складывается иная ситуация. В них, как указывает ряд исследователей, численность зверьков может быть или более высокой, или более стабильной, чем в коренных ненарушенных или слабо нарушенных биотопах (Баруш, 1980; Джиллер, 1988; Кучерук, 1988; Тихонова, 1990а; Одум, 1991; Карасева и др., 1995б, 1999; Бигон и др., 1996; и др.). Баруш (1980) и Джиллер (1988) объясняют это появлением новых экологических ниш, главным образом, экотонального типа.

Город, по мнению многих исследователей, представляет систему биотопов, находящихся в состоянии сукцессии, и состоит из множества экотонных. Здесь на урбанизированных территориях кроме процессов дигрессии городских биотопов может происходить и демутация, когда нарушенные экосистемы восстанавливаются в другие типы ценозов. Они мутируют в наиболее приспособленные к урбанизированным территориям местообитания с иной флорой и иной специфической фауной. Именно разнообразие биотопов и наличие экотонных позволяют некоторым видам наращивать высокую численность и обеспечивать ее большую, чем в природе стабильность.

Учитывая, что города (особенно крупные) отличаются от территорий вне населенных пунктов по целому ряду экологических параметров, как например микроклимат, спектр и фенология растений, естественно, что динамика численности мелких млекопитающих с этим связана и сильно зависит от характера и степени антропогенных воздействий на городские популяции (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). В малом городе – Черноголовке – коэффициент флуктуации численности невелик (1.66), в Ярославле он выше (1.88) и самым значительным в этом ряду коэффициент оказался в Москве (1.92). Хотя разница между крупнейшим городом и крупнейшей городской агломерацией незначима ($p > 0.05$).

Изменения, происходящие в структуре и облике малого города, не так велики, как в крупнейшем городе, где градостроительство и трансформация территорий происходят гораздо интенсивнее. И, конечно, самые значительные преобразования идут в крупнейшей городской агломерации. Видимо, поэтому степень стабильности численности грызунов и насекомоядных на незастроенных территориях малого города несколько большая, чем в динамичной, меняющейся крупнейшей городской агломерации.

Мы сравнили размах флуктуации численности мелких млекопитающих и в постройках трех городов разного географического ранга.

В строениях малого города, расположенных близко от природных ценозов, численность зверьков сравнительно высока (5.1 ± 1.3 зверьков на 100 ловушко-суток), коэффициент флуктуации равен 2.4. В крупнейшем городе Ярославле численность мелких млекопитающих, посещающих и (или) обитающих в постройках человека, ниже, но недостоверно (2.6 ± 1.18 $p > 0.05$) и более стабильна ($CF = 1.58$). Обилие грызунов и насекомоядных, зарегистрированных за многолетний период в строениях Москвы, в

целом составило 3.4 ± 1.15 , CF равен 1.85. Разница между тремя городами разного географического ранга по величине коэффициента флуктуации численности зверьков в постройках человека оказалась не столь очевидной. Возможно, это связано не только с особенностями самих городов (размеров, возраста, степени застроенности и другими), но и с близостью к природным ценозам (малый город Черноголовку в основном окружают леса, луга и поля; крупнейший город Ярославль – агроценозы и сельские населенные пункты; а крупнейшую городскую агломерацию Москву – города-спутники). Немаловажным фактором следует считать и характеристики самих построек: их привлекательность для мелких млекопитающих и грызунопроницаемость; сроки и качество проводимых мер дератизации.

В Черноголовке постройки человека не только расположены ближе к природным биотопам, но и более проницаемы для зверьков. Об этом может свидетельствовать сезонная разница численности зверьков. В отдельных случаях она изменялась в несколько раз (Тихонова, 2002). В неблагоприятные зимние периоды обилие зверьков в строениях было максимальным, а в летнее время – минимальным. Колебалась оно и по годам (CF = 2.4) сильнее, чем в других городах. В Ярославле численность грызунов в постройках, вероятно, меньше зависела от близости природных ценозов и незастроенных территорий города и поэтому была более стабильной (CF = 1.58). В Москве, по всей видимости, на обилие зверьков в постройках в большей степени влиял урбанистический фактор (количество и качество незастроенных территорий и построек, хозяйственная деятельность человека и прочее).

Все вышеперечисленное свидетельствует и о том, что фактор урбанизации значительно сказывается на состоянии населения мелких млекопитающих, включая и их многолетнюю динамику численности, как на незастроенных территориях городов, так и в постройках.

Динамика численности животных уже сравнительно давно является предметом изучения многих зоологов, но исследованию динамики структуры сообществ и популяций уделяется еще недостаточно внимания (Дэвис, Кристиан, 1976). Особенно это заметно на примере населения мелких млекопитающих урбанизированных территорий (Клауснитцер, 1990), что можно объяснить разными причинами, основной из которых, в большинстве случаев, следует считать сравнительно непродолжительные сроки работ большинства экологов, изучающих города и сельские населенные пункты.

Мы располагаем обширным материалом многолетних исследований, собранным с сотрудниками Московского городского центра государственного санитарно-эпидемиологического надзора. Благодаря этому представилась возможность изучить изменение видового разнообразия и соотношения разных экологических групп зверьков на протяжении 50 лет наблюдений.

12.2. Динамика видового разнообразия мелких млекопитающих на незастроенных территориях Москвы

В течение всего периода наблюдений структура и размеры Москвы существенно изменились: граница города значительно расширилась, вобрав в себя ранее бывшие пригородными природные и сельскохозяйственные территории, значительно преобразовав многие из них. Все это не могло не сказаться на структуре населения и биоразнообразии мелких млекопитающих. С одной стороны произошло обогащение фауны ви-

дами, обитавшими в биотопах, вобранных городом. С другой стороны, строительство домов и значительная антропогенная трансформация природных ценозов вызвали не только снижение обилия мелких млекопитающих, но их видового разнообразия (Тихонова и др., 1997б; Суров и др., 2010, 2011) (рис. 92, 93).

В первую декаду (1950-е гг.) численность зверьков была сравнительно невысокой (рис. 92а). В 1960-е гг. произошел значительный рост, затем в 1970-е и 1980-е гг. наблюдалось ее уменьшение. В 1990-е гг. отмечен подъем обилия мелких млекопитающих, который продолжался до 2000-х гг. Все это происходило на фоне изменения количества видов. В 1950-е гг. установлено обитание 19 видов грызунов и насекомоядных (табл. 44, рис. 92б). В 1960-е гг. на незастроенных территориях их стало больше.

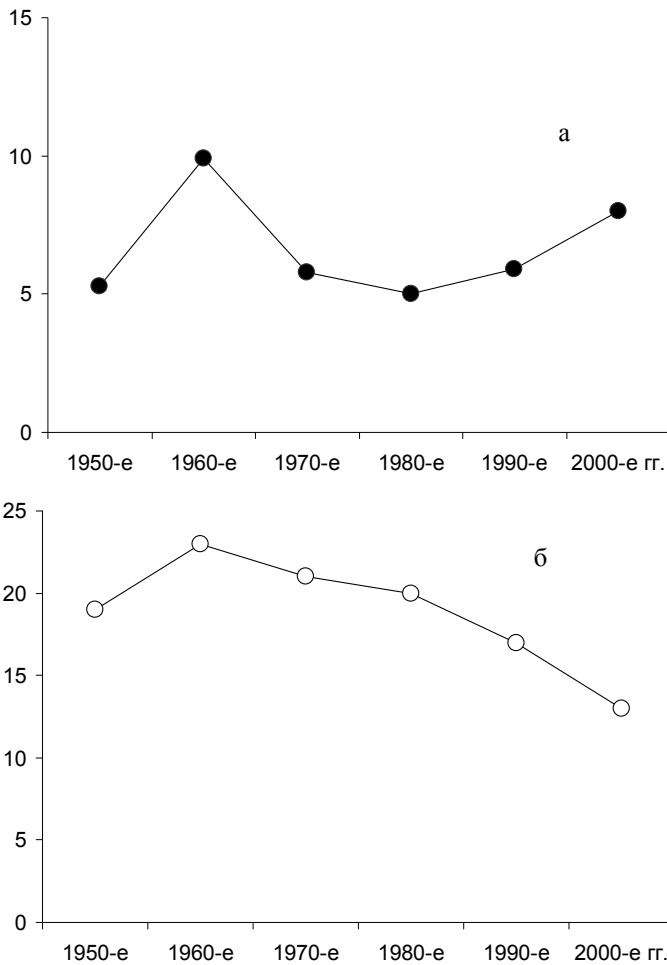


Рис. 92. Динамика численности и числа видов мелких млекопитающих на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации с 1955 по 2005 гг.

Ось ординат (для а) – численность (количество зверьков на 100 л-с), (для б) – число видов; ось абсцисс – декады.

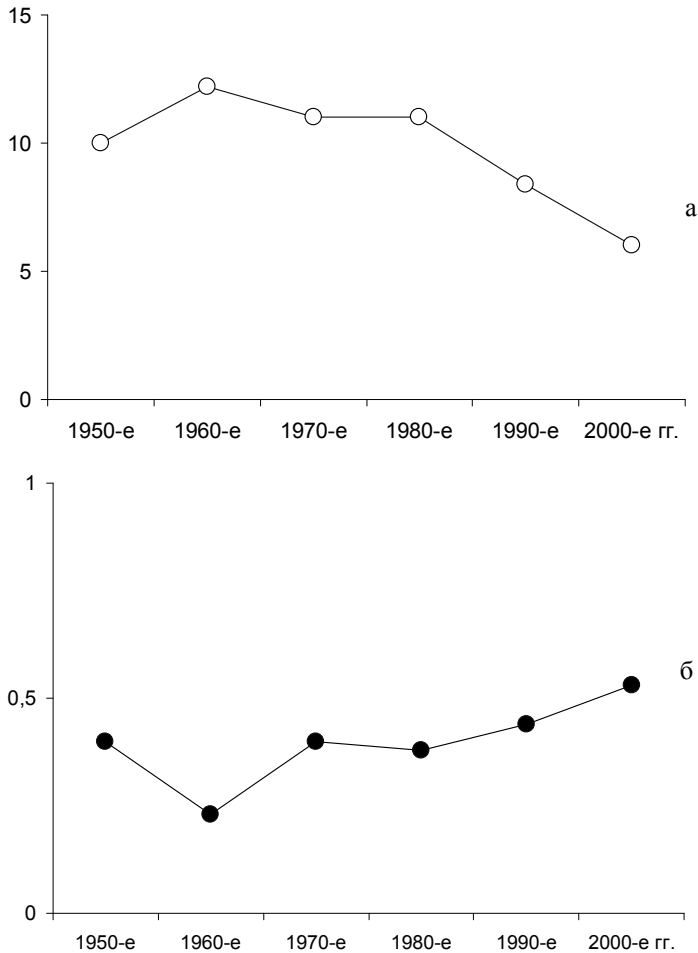


Рис. 93. Изменение видового разнообразия и концентрации доминирования мелких млекопитающих незастроенных территорий крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – показатели индексов, ось абсцисс – декады.

Обозначения: а – индекс видового разнообразия (d), б – индекс доминирования (с).

Затем, начиная с 1970-х и до 2000-х гг., число видов мелких млекопитающих постоянно сокращалось. В целом их максимальное количество было зафиксировано в 1960-е гг., а минимум в 2000-е гг. (было 23 вида, сохранилось – 12). К 2005 г. полностью исчезли из проводимых нами выловов такие виды грызунов, как желтогорлая мышь, ранее встречающаяся в лесах на юге и юго-востоке Москвы. Полевка-экономка обитала раньше во влажных биотопах в разных частях города. Темная полевка изредка встречалась на осветленных территориях лесов и лесопарков и в некоторых других биотопах города. Водяную полевку раньше довольно регулярно отлавливали вдоль речных пойм и на берегах других водоемов. Ондатру (*Ondatra zibetica*) и нутрию (*Nutris nutris*) иногда регистрировали на реках и прудах, расположенных ближе к окраинам Москвы. Орешниковая соня (*Muscardinus avelanarius*) и лесная мышовка были очень редки в

Таблица 44. Динамика видового состава мелких млекопитающих незастроенных территорий г. Москвы

Вид	Десятилетия				
	1950-е	1960-е	1970-е	1980-е	1990-е
Серая крыса	+	+	+	+	+
Домовая мышь	+	+	+	+	+
Полевая мышь	+	+	+	+	+
Малая лесная мышь	+	+	+	+	+
Мышь-малютка	+	+	+	+	+
Восточноевропейская полевка	+	+	+	+	+
Обыкновенная полевка	+	+	+	+	+
Полевка-экономка	+	+	+	+	
Темная полевка	+	+	+	+	
Водяная полевка	+	+	+	+	
Рыжая полевка	+	+	+	+	+
Ондатра	+	+	+	+	
Лесная мышовка	+	+	+	+	
Обыкновенный хомяк	+	+	+	+	
Орешниковая соя		+	+		
Нутрия		+	+		
Обыкновенная бурозубка	+	+	+	+	+
Малая бурозубка	+	+	+	+	+
Малая белозубка	+	+	+	+	+
Обыкновенная кутора	+	+	+	+	+
Европейский крот	+	+	+	+	
Европейский еж	+	+	+		

городских лесопарках. Обыкновенный хомяк обитал на обширных луговых территориях и на полях фильтрации в Люблине и Царицыне. В последние годы мы не отмечаем этот вид в Москве, но есть сведения о том, что он еще обитает в районе Царицына и Капотни (устные сообщения местных жителей). Более 15 лет нам не удавалось обнаружить европейского ежа (*Erinaceus europaea*), ранее встречающегося в лесопарках и крупных садах. Возможно, какие-то из перечисленных выше видов животных все еще обитают в менее подверженных рекреационной нагрузке и прессу урбанизации биотопах.

Показатели видового разнообразия, зависящие от количества видов и их обилия, тоже изменялись в течение 50 лет. Так, индекс видового разнообразия резко возрос с 1950-х по 1960-е гг., достигнув своего максимума (см. рис. 93). Затем почти так же резко упал к середине 1970-х и до 1980-х гг. практически не изменялся. Но с конца 1980-х и до середины 2000-х гг. видовое разнообразие в сообществах мелких млекопитающих на незастроенных территориях города неуклонно снижалось до минимальных значений.

Соответственно изменялся и показатель концентрации доминирования видов. В 1950-е гг. он был равен 0.40, а в 1960-е гг. – минимален (см. рис. 93). Затем в 1970-е гг.

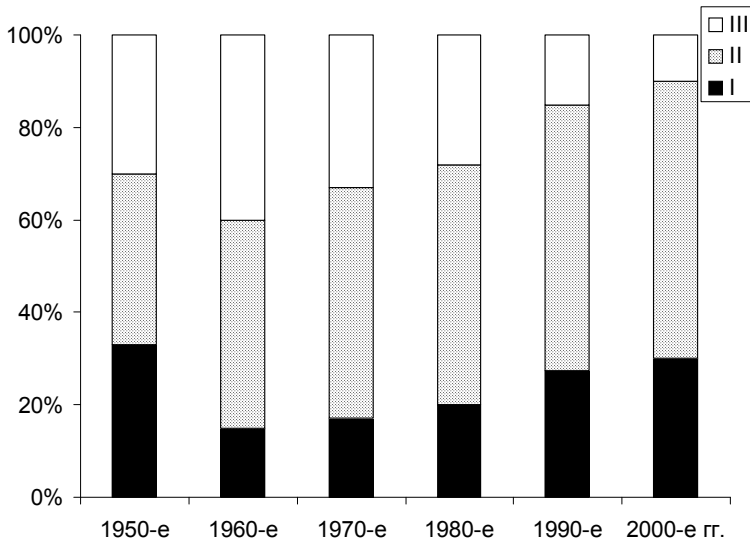


Рис. 94. Изменение долевого соотношения мелких млекопитающих с разной склонностью к синантропии на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации с 1955 по 2005 гг.

Ось ординат – доли (%), ось абсцисс – декады.

Обозначения: I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

он снова возрос, к 1980-м гг. незначительно снизился. В 1990-е гг. индекс концентрации доминирования постоянно увеличивался, достигая своего максимального значения в 2000-е гг. Это значит, что к указанному времени в целом в сообществах мелких млекопитающих значительно возросла доля наиболее массовых видов, на фоне ее резкого сокращения у остальных видов зверьков.

Сравнительный анализ изменения долевого соотношения трех групп видов, имеющих разную склонность к синантропии, показал, что в 1950-х гг. они оказались примерно равными (рис. 94). Но при этом явным доминантом на незастроенных территориях города в то время была домовая мышь. Второе место с почти в два раза меньшей численностью занимали виды-двойники обыкновенной полевки. В 1960-е гг. резко возросла доля экзоантропов. В этот период доминантом в городе становится полевая мышь, оттесняя на второе место обыкновенную и восточноевропейскую полевку. Третьей по обилию оказалась рыжая полевка. В 1970-е гг. происходило постепенное увеличение долей синантропов и гемисинантропов и ее уменьшение у экзоантропных видов (рис. 94). Доминанты – те же, что и в предыдущей декаде. С 1980-х по 2000-е годы наметилась тенденция постоянного возрастания доли гемисинантропов, значительного ее сокращения у экзоантропов и незначительного увеличения у синантропных видов. В последние 10–15 лет на незастроенных территориях Москвы абсолютным доминантом становится полевая мышь. Вторая по обилию – малая лесная мышь. Третья – домовая мышь, ей несколько уступает в обилии восточноевропейская полевка. Луговой экзоантроп – обыкновенная полевка – теперь в Москве немногочисленна. Лесной экзоантроп – рыжая полевка – тоже попадает в категорию видов с невысокой численностью. Результаты, полученные в предшествующие годы другими исследова-

телями мелких млекопитающих Москвы, во многом совпадают с нашими данными (Карасева и др., 1999; Ермолаева, 2001)

Таким образом, процессы урбанизации, происходящие в крупнейшей городской агломерации, заметно сказались на структуре сообществ мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях города. Увеличение численности зверьков в целом, рост видового разнообразия и доли экзоантропных видов в 1960-е гг. можно объяснить тем, что в конце 1950-х – начале 1960-х гг. территория Москвы значительно расширилась за счет строительства жилых кварталов. При этом городом были вобраны новые территории прежней пригородной зоны, внутри которой оказались разнообразные биотопы: леса, луга, агроценозы (поля, сады и огороды), берега водоемов и прочие. Все это значительно обогатило фаунистические сборы, что и привело к увеличению видового разнообразия населения мелких млекопитающих в новых границах города. Далее в течение последующих десятилетий происходило освоение и трансформация вобранных городом территорий, особенно интенсивно происходящие в последние 10–15 лет. Результатом этого стало падение численности и видового разнообразия грызунов и насекомоядных. Возрастание обилия некоторых гемисинантропных (полевая мышь) и синантропных (серая крыса и домовая мышь) видов можно объяснить разными причинами: увеличением количества пищевых, торговых и складских объектов, снижением общего уровня санитарии и другими.

Сокращение видового разнообразия мелких млекопитающих сопровождалось изменением значимости видов: усилением доминирования нескольких наиболее приспособленных к условиям урбанизации при резком снижении численности других. То есть процессы урбанизации, происходившие в Москве, несомненно, оказывали сильное влияние на формирование фауны грызунов и насекомоядных – обитателей незастроенных территорий города.

В данной главе, а также в предыдущих главах монографии, было рассмотрено влияние урбанизированной среды и процессов урбанизации на структуру населения мелких млекопитающих, обитателей незастроенных территорий разных городов. Не менее важным вопросом является изучение механизмов адаптации к обитанию в агрессивной и очень изменчивой городской среде наиболее экологически успешных и приспособленных к ней видов. Этому посвящена следующая глава.

Глава 13

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ОБИТАНИЮ В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

Общеизвестно, что приспособление организмов к окружающей среде является решающим условием их выживания. По мнению Р. Уиттекера (1980), адаптация на уровне сообществ может происходить исходя из двух основных принципов их выработки и организации. Первый заключается в том, что в целом адаптация, как правило, осуществляется не одним, а сочетанием нескольких способов (механизмов). Этой позиции придерживаются и другие исследователи (Гаузе, 1949; Башенина, 1972, 1997; Коли, 1979; Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989; Одум, 1991; Шилов, 1991, 1997; и др.). Второй принцип заключается в том, что виды в сообществе, даже сходные между собой, отличаются набором приспособлений. Это, например, может быть биотопическая приуроченность животных и ее пластичность. Как известно, эвритопные виды имеют больше шансов на выживание в сложной динамичной среде, чем стенотопные (Vabinska-Werka, 1981). Возникновение человеческих поселений, в том числе городских, вызвало значительные изменения ландшафтов, внеся в них существенно большее по сравнению с исходными разнообразие, формируя новые экологические ниши, значительно отличающиеся от своих природных аналогов, дериватами которых они являются (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990; Карасева и др., 1995; Sikorst, 1982; Zorenko, Leontieva, 2003; Schlaepfer et al., 2005; Yalden, 2005).

Выявление относительной **биотопической приуроченности** мелких млекопитающих в условиях антропогенного ландшафта позволяет установить, насколько успешно разные виды могут приспособиться к руральным и урбанизированным территориям.

Биотопическая приуроченность фоновых видов грызунов, обитающих в сельских населенных пунктах, была рассмотрена нами в главе 8. В этой главе будет дан анализ этой особенности экологии видов на урбанизированных территориях в качестве одного из механизмов приспособления.

Обилие и широта распространения видов являются показателями их экологического успеха и зависят не только от особенностей биотопической приуроченности как таковой (Доброхотов и др., 1985). К важным механизмам адаптации животных к условиям среды следует отнести и **особенности размножения**. В данной главе будет подробно проанализирована и эта адаптация мелких млекопитающих к жизни в городах разного географического ранга, как ранее это было сделано при изучении приспособлений зверьков к разным типам сельских населенных пунктов (глава 8).

На наш взгляд необходимо также рассмотреть и такой аспект, как возможность **использования массовыми видами грызунов построек человека** в качестве временных убежищ для переживания неблагоприятных сезонных условий.

И, конечно, говоря о механизмах адаптации мелких млекопитающих к сложной изменяющейся среде, нельзя обойти вниманием их **поведенческие особенности**, позволяющие успешно существовать в населенных пунктах разного географического ранга.

13.1. Биотопическая приуроченность

Итак, начнем рассмотрение механизмов адаптации мелких млекопитающих с анализа распространения фоновых видов грызунов на территориях городов разного географического ранга и особенностей биотопической приуроченности к тем или иным местообитаниям, урбанизированных ландшафтов. Обычно это и является начальным этапом характеристики видов (Pisarski, 1980)

Малый город. Среди несинантропных грызунов наиболее часто встречающимся на незастроенных территориях видами были полевая и малая лесная мыши, восточно-европейская, обыкновенная и рыжая полевки.

Полевую мышь характеризовало самое широкое распространение по городу. Она встречалась в 74.5% точек, обследованных нами (рис. 95, см. Приложение 1). (Богомолов и др., 2009; Суков и др., 2011). Полевой мыши несколько уступала малая лесная мышь, которая встречалась в 67.7% точек и больше тяготела к древесно-кустарниковым биотопам. На карте Черноголовки видно, что малую лесную мышь реже, чем полевую, отлавливали в центре города (рис. 96, см. Приложение 1). Третьим видом по частоте встречаемости на незастроенных территориях малого города была восточно-европейская полевка, при этом общая картина ее распространения сходна с таковой у полевой мыши (рис. 97 и 95, см. Приложение 1). Хотя полевка в большей степени, чем мышь, тяготела к разным травянистым ценозам города. Следующим видом по частоте поимок в обследованных точках была домовая мышь (рис. 98, см. Приложение 1). При этом данный вид характеризовался сравнительно невысокой численностью (Тихонова и др., 2001б). Это позволяет предположить, что поимки данного синантропа происходили, главным образом, во время нерегулярных выходов зверька из городских построек на незастроенные территории. Домовую мышь регистрировали, главным образом, в центре города. Рыжая полевка на незастроенных территориях Черноголовки была поймана в 43.5% обследованных точек. Она явно тяготела к лесным ценозам, расположенным ближе к окраинам города (рис. 99, см. Приложение 1). По частоте встречаемости ей немного уступала обыкновенная полевка, отмеченная в 41.6% местообитаний. Этот вид в отличие от своего двойника – восточноевропейской полевки больше тяготел к городским окраинам (рис. 100, см. Приложение 1) (Богомолов и др., 2009; Тихонов и др., 2009г).

Широта распространения видов на любой территории, в том числе и урбанизированной, зависит от разных факторов, главными из которых мы считаем наличие благоприятных для обитания животных биотопов и экологическую пластичность видов.

Рассмотрим, каковы были биотопические предпочтения мелких млекопитающих на незастроенных территориях малого города. Полевая мышь – наиболее экологически успешный вид, встречающийся практически во всех местообитаниях города. Достоверную биотопическую приуроченность он имел к бурьянам, несколько меньшую – к берегам рек (таб. 45). Полевая мышь и во многих сельских населенных пунктах проявляла приуроченность к данному типу ценозов (см. главу 8). К числу избегаемых видов биотопов можно отнести пустыри и лесопарки (леса) малого города. Малая лес-

ная мышь напротив явно тяготела к древесно-кустарниковым ценозам, незначительно затронутым антропогенным воздействием, имея отрицательную приуроченность к луговым местообитаниям и пустырям (см. табл. 45). К предпочитаемым биотопам восточноевропейской полевки можно отнести бурьяны и поля, к избегаемым – пустыри, скверы и лесопарки (см. табл. 45) (Тихонов и др., 2009д). При этом вид встречался почти на всех обследованных нами незастроенных территориях малого города. Его двойник – обыкновенная полевка – демонстрировала достоверную биотопическую приуроченность к полям и лугам, избегая при этом пустырей города и густых лесных массивов, окружающих Черноголовку (см. табл. 45). В сельских населенных пунктах мы наблюдали сходные закономерности: восточноевропейская полевка тяготела к полям, огородам и зарослям бурьянов; обыкновенная полевка – к лугам и полям (см. главу 8, табл. 20). Лесной эконоантроп – рыжая полевка, как и следовало ожидать, достоверно приурочена к ландшафтным паркам малого города и лесам, проявляя отрицательную приуроченность к скверам, лугам и пустырям, где была очень редка (см. табл. 45). Почти во всех сельских населенных пунктах этот вид тяготел к лесам. А в малообжитых деревнях еще имел невысокую степень приуроченности к оставленным чело-

Таблица 45. Относительная биотопическая приуроченность четырех фоновых видов мелких млекопитающих в городах разного ранга

вид	ранг города	Биотопы								
		бурьяны	луга	скверы	поля	кладбища	дворы овощных баз	берега рек	ландшафтные парки	лесопарки
Полевая мышь	МГ	+0.67				н/р	н/р	+0.45		-0.62
	КГ	+0.88					н/р	+0.66		-0.50
	КГА	+0.89					+0.40	+0.43		
Малая лесная мышь	МГ		-0.43			н/р	н/р		+0.47	+0.45
	КГ				-0.65	+0.55	н/р			+0.58
	КГА									+0.88
Восточно-европейская полевка	МГ			-0.55	+0.49	н/р	н/р			-0.89
	КГ	+0.50			+0.50		н/р		-0.60	-0.90
	КГА	+0.48			+0.46		+0.60			-0.77
Обыкновенная полевка	МГ		+0.48		+0.68	н/р	н/р			-0.50
	КГ		+0.54	-0.50	+0.62		н/р		-0.44	-0.63
	КГА		+0.8	-0.89	+0.48		+0.70	-0.70		-0.47
Рыжая полевка	МГ		-0.4	-0.80		н/р	н/р		+0.60	+0.88
	КГ		-0.48	-0.40			н/р		+0.52	+0.82
	КГА		-0.33	-0.40			-0.40		+0.50	+0.89

веком на зиму домам и хозяйственным постройкам (см. главу 8, табл. 20). Домовая мышь в малом городе не была достоверноприурочена ни к одному из типов биотопов, хотя и встречалась во многих из них. То же относится и к распределению данного вида на территориях сельских населенных пунктов (см. главу 8 табл. 20).

Самый массовый вид незастроенных территорий Ярославля – полевая мышь – зарегистрирована в 82.8% обследованных нами точек, причем ее распространение было довольно равномерным (рис. 101, см. Приложение 1) (Богомолов и др., 2009; Суров и др., 2011). Второй по обилию вид – малая лесная мышь – встречалась в 68.8% точек, ее распределение по незастроенным территориям города было более мозаичным, чем у полевой мыши. Малая лесная мышь тяготеет к тем частям города, где больше древесно-кустарниковых ценозов, т. е. главным образом к окраинам (рис. 102, см. Приложение 1). Другой фоновый вид – восточноевропейская полевка, имея более равномерное распределение по территориям крупнейшего города, отмечена в 68.4% обследованных точек (рис. 103, см. Приложение 1). Немногочисленная на незастроенных территориях домовая мышь была отловлена в 44.1% местообитаний и чаще всего встречалась в центре города и районах жилой застройки (рис. 104, см. Приложение 1). Реже на незастроенных территориях города регистрировали рыжую полевку (36.8%), главным образом, это происходило ближе к окраинам, где значительную часть территории занимали лесные ценозы (рис. 105, см. Приложение 1). Обыкновенная полевка среди фоновых видов грызунов имела наименьшую широту распространения на незастроенных территориях крупнейшего города (31%) (рис. 106). Однако ее численность в целом была несколько выше, чем у домовой мыши и рыжей полевки. Обыкновенная полевка явно тяготела к менее нарушенным деятельностью человека участкам города (Тихонов и др., 2009г).

При сравнении относительной биотопической приуроченности полевой мыши на территории Ярославля и Черноголовки, показано, что одинаковые закономерности: вид в обоих городах приурочен к бурьянам и берегам рек. Отличие состояло лишь в том, что в крупнейшем городе степень этой приуроченности оказалась выше, чем в малом городе (см. табл. 45). Малая лесная мышь в Ярославле тяготела к лесопаркам и кладбищам (Тихонова и др., 2006а). В отличие от малого города здесь не установлено достоверной приуроченности к ландшафтным паркам, лугам. При этом в крупнейшем городе малая лесная мышь имела отрицательную приуроченность к полям и встречалась в них лишь изредка. Биотопические предпочтения восточноевропейской полевки в Ярославле отличались от таковых в Черноголовке. Общим было лишь то, что вид в обоих случаях тяготел к бурьянам и полям (см. табл. 45). Однако в крупнейшем городе не установлено достоверной отрицательной приуроченности вида к пустырям и скверам, зато она проявилась в отношении ландшафтных парков. Обыкновенная полевка в Ярославле, как и в Черноголовке, тяготела к полям и лугам, но не лесопаркам и пустырям (см. табл. 45). В крупнейшем городе она имела достоверную отрицательную приуроченность еще к ландшафтным паркам и скверам. Биотопическая приуроченность рыжей полевки в крупнейшем городе была такой же, как и в малом городе: тяготение к лесопаркам и ландшафтным паркам; избегание пустырей, лугов и полей (см. табл. 45). Домовая мышь и на незастроенных территориях Ярославля, как и в Черноголовке, не проявляла достоверной приуроченности ни к одному из биотопов.

В крупнейшей городской агломерации Москве полевая мышь была отмечена почти во всех типах биотопов. Она зарегистрирована в 80% обследованных нами точек (рис.

107, см. Приложение 1). Этот вид не был отловлен только в самом центре города (две первые зоны).

Следующая по обилию – малая лесная мышь. Данный вид характеризовался менее широким распространением (46.2%), чем полевая мышь. Малая лесная мышь тяготеет к более облесненным окраинам, явно избегая центральных частей города (рис. 108, см. Приложение 1).

Адвентивный синантроп – домовая мышь – на незастроенных территориях Москвы была распределена более равномерно, чем два вышеуказанных вида мышей, от самого центра до периферии города (рис. 109, см. Приложение 1). Обитание домовой мыши установлено в 72.2% обследованных точек. Таким образом, по частоте поимок на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации этот вид уступал только полевой мыши, явно превосходя по этому показателю малую лесную мышь, но уступая ей в обилии.

Восточноевропейская полевка зарегистрирована в 65.4% точек. Этот вид распределялся по территории города довольно равномерно и не отмечен лишь в двух первых зонах (рис. 110, см. Приложение 1). По частоте встречаемости и равномерности распределения восточноевропейская полевка уступала только полевой и домовой мышам, превосходя в этом малую лесную мышь. Рыжая полевка занимала пятое место по обилию на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации, но при этом она характеризовалась самым ограниченным и неравномерным распределением (рис. 111, см. Приложение 1). Этот вид был встречен только в 20.7% обследованных точек, да и то, главным образом, ближе к периферии города. Обыкновенная полевка, имея меньшее обилие, чем рыжая полевка, превосходила ее по частоте и широте встречаемости на незастроенных территориях Москвы (рис. 112, см. Приложение 1).

Анализ относительной биотопической приуроченности мелких млекопитающих в крупнейшей городской агломерации показал, что биотопические предпочтения полевой мыши здесь были несколько иными, чем в двух других городах. Отличия состояли в том, что данный вид на территории крупнейшей городской агломерации проявлял достоверную биотопическую приуроченность не только к бурьянам и берегам рек, но и ко дворам овощных баз, не имея при этом отрицательной приуроченности к лесопаркам Москвы (см. табл. 45). Малая лесная мышь тяготела к лесопаркам и избегала пустырей (Богомолов и др., 2009; Суров и др., 2011). Как и во всех прочих городах, в Москве у домовой мыши ни к одному типу биотопов достоверной приуроченности (равно, как положительной, так и отрицательной) не выявлено. Восточноевропейская полевка, как и в двух других городах, тяготела к бурьянам и полям. Этот вид демонстрировал высокую степень биотопической приуроченности ко дворам овощных баз (см. табл. 45). Восточноевропейская полевка, как и везде, избегала лесопарков. Обыкновенная полевка в Москве предпочитала обитать в лугах, полях и на овощных базах и избегала биотопов лесного типа (лесопарки и ландшафтные парки), а также скверы и пустыри (Тихонов и др., 2009г). Типично лесной вид – рыжая полевка – имела достоверную отрицательную биотопическую приуроченность к пустырям, лугам, скверам и дворам овощных баз, демонстрируя явное предпочтение к обитанию в лесопарках и ландшафтных парках (см. табл. 45).

Итак, о современном распределении мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов можно сказать следующее: к наиболее успешным, а, следо-

вательно, и широко распространенным видам следует отнести автохтонного лугового гемисинантропа – полевую мышь. Несколько менее успешными оказались два других коренных вида: лесной гемисинантроп – малая лесная мышь и луговой – восточноевропейская полевка. Экологический успех в городах даже на незастроенных территориях имел интродуцированный, или инвазийный синантропный вид – домовая мышь, – ранее не встречающийся в пределах данной природно-географической зоны. По-видимому, его экологическому успеху в значительной степени могло способствовать использование построек человека (Тихонова и др., 2009а). Обитание в них и переселение из одних строений в другие, скорее всего, и позволили домовая мышь так широко освоить незастроенные территории городов, особенно в Москве. Из всех фоновых видов менее устойчивыми к прессу урбанизации, как уже упоминалось выше, оказались два автохтонных вида грызунов: типично лесной экзоантроп – рыжая полевка и луговой экзоантроп – обыкновенная полевка. Исходно в природных биотопах рассматриваемого региона оба эти вида были доминантами (Европейская рыжая полевка, 1981; Обыкновенная полевка..., 1994). Один – в лесных ценозах, другой – в луговых.

Таким образом, рыжая полевка – наиболее типичный для лесной зоны Европейской части России вид, практически повсеместно отрицательно реагирующий на антропогенную трансформацию природных биотопов, как на руральных (см. главу 8), так и на урбанизированных территориях. Обыкновенную полевку чаще всего относят к экзоантропам. Этот коренной луговой вид и вне населенных пунктов тяготеет к менее затронутым деятельностью человека травянистым ценозам (Малыгин, 1983; Обыкновенная полевка..., 1994). Из местообитаний антропогенного происхождения он предпочитал только поля, а в малообжитых сельских населенных пунктах еще огороды и сады (см. главу 8). Таким образом, обыкновенная полевка может иметь экологический успех в агроландшафтах, в которых она способна даже использовать некоторые типы построек человека. Мы считаем это весьма важной особенностью вида. Так, склонность к синантропии позволила домовая мышь значительно расширить свой исходный ареал и успешно освоить урбанизированные территории по всему миру (Домовая мышь..., 1994). Поэтому в следующем разделе главы мы рассмотрим и этот механизм адаптации животных к антропогенному фактору – способность к обитанию в постройках человека

13.2. Использование построек человека мелкими млекопитающими

Специальных исследований, посвященных изучению особенностей обитания не-синантропных видов грызунов и насекомоядных в строениях сельских населенных пунктов и городов немного (Краснов, Хохлова, 1988; Тихонов, Карасева, 1990; Краснов и др., 1990; Тихонов, 1991а; Тихонов, Тихонова, 1994; Истомин, 1994; Тихонова, 2002 и некоторые другие). При этом в исследованиях, проведенных в лесной зоне Европейской части России, зачастую приводятся лишь разрозненные указания на случаи захода зверьков в дома и хозяйственные постройки человека (Рюмин и др., 1957; Лебедев, Савина, 1963; Повалишина и др., 1968; Тихонова, 1990а; Тихонова, Тихонов, 1990; Карасева и др., 1995а и другие).

Территориальная приуроченность и пространственная структура популяций зависят от многих факторов: биологии видов, их конкурентных отношений, характеристики местообитаний и т.д. (Бигон и др., 1989; Шилов, 1991). Многое еще в данной тема-

тике предстоит выяснить. Например, каким образом разные виды используют пространство, преобразованное человеком, и благодаря чему одни адаптируются к нему лучше других. Немаловажным аспектом в изучении пространственной структуры популяций следует считать ее изменчивость, прежде всего, связанную с сезонными явлениями (Шилов, 1997). Особый интерес также представляет рассмотрение возможностей использования некоторыми видами не только природных территорий, преобразованных человеком, но и местообитаний антропогенного происхождения, не имеющих природных аналогов, например, построек (Клауснитцер, 1990; Тихонова, 2002; Тихонова и др., 2009а). Пластичность популяций, обусловленная умением приспосабливаться к изменяющимся условиям среды путем смены местообитаний, перестройки пространственной структуры и толерантности к антропогенному фактору, могут способствовать выживанию вида даже на территориях, значительно трансформированных человеком.

До настоящего времени остается не выясненным, могут ли несинантропные виды грызунов постоянно обитать в домах человека, не занятых настоящими синантропами, или их заходы в постройки человека носят случайный характер. При выяснении этого вопроса нами для сравнения были взяты постройки человека в сельских и городских ландшафтах.

Первое исследование проводилось на территории приусадебного участка и жилого дома в малообжитой деревне (Едимново), второе в огородах, жилых и хозяйственных постройках на периферии малого города (Черноголовка).

13.2.1. Использование построек и прилегающих к ним территорий в сельской местности мелкими млекопитающими

В сельской местности было проведено специальное исследование с использованием площадки мечения (Тихонов, Карасева, 1990). Мечение зверьков проводили летом-осенью 1988г., зимой (январь) и летом (август) 1989 г. Всего по общепринятой методике (см. главу 4) отработано 2272 л/с и помечено 88 зверьков, при общем количестве отловов – 376. Огород, на котором проводили исследования, представлял собой участок на самом краю деревни, он имел площадь 0.25 га, жилой двухэтажный деревянный дом – 40 м². Садово-огородный участок граничил непосредственно с лесом (рис. 113). Часть этого огорода, прилегающая к опушке, представляла собой как бы продолжение леса. Здесь росли молодые и спелые сосны, ели и несколько лиственных деревьев. Почти вдоль всего забора тянулась полоса густого подлеска из малины, калины и бересклета. Среди этой лесной растительности располагался маленький крольчатник. Большая часть огорода была распахана под овощные культуры: картофель, лук, редис, огурцы, морковь и прочее. Имелись небольшие цветники, несколько плодовых деревьев и кустарников (яблони, сливы, вишни, смородина и некоторые другие). Около забора со стороны деревни построена теплица. Дом был расположен в центре участка. Это бревенчатая постройка с надстроенным вторым этажом. Он включал в себя веранду, кухню, кладовую и жилую комнату на первом этаже. Две небольшие жилые комнаты и чердак на втором. Фундамент дома каменный. Есть большой подвал.

В пределах обследованного участка было зарегистрировано восемь видов мелких млекопитающих. Преобладающую долю в выловах занимала рыжая полевка (42.6%), которая встречалась как на огороде, так и в доме. Второй по обилию была обыкновен-

ная бурозубка (20.0%). В летне-осеннее время землеройки обитали только на огороде. Зимой их отлавливали в доме. Желтогорлая мышь занимала третье место в выловах (18.8%). Так же, как и рыжая полевка, она использовала и огород, и жилую постройку во все периоды исследования. Наличие повторных, трех- и даже четырехразовых поимок свидетельствовало о постоянном обитании некоторых зверьков в огороде и в жилом доме.

Интересен характер использования территории огорода разными видами зверьков. У отловленной в данном местообитании обыкновенной бурозубки определенной приуроченности к разным участкам огорода установить не удалось (рис. 114А). Зверьки этого вида были широко распределены по всей площади. Рыжая полевка гораздо чаще встречалась в той части огорода, которая непосредственно соприкасалась с опушкой

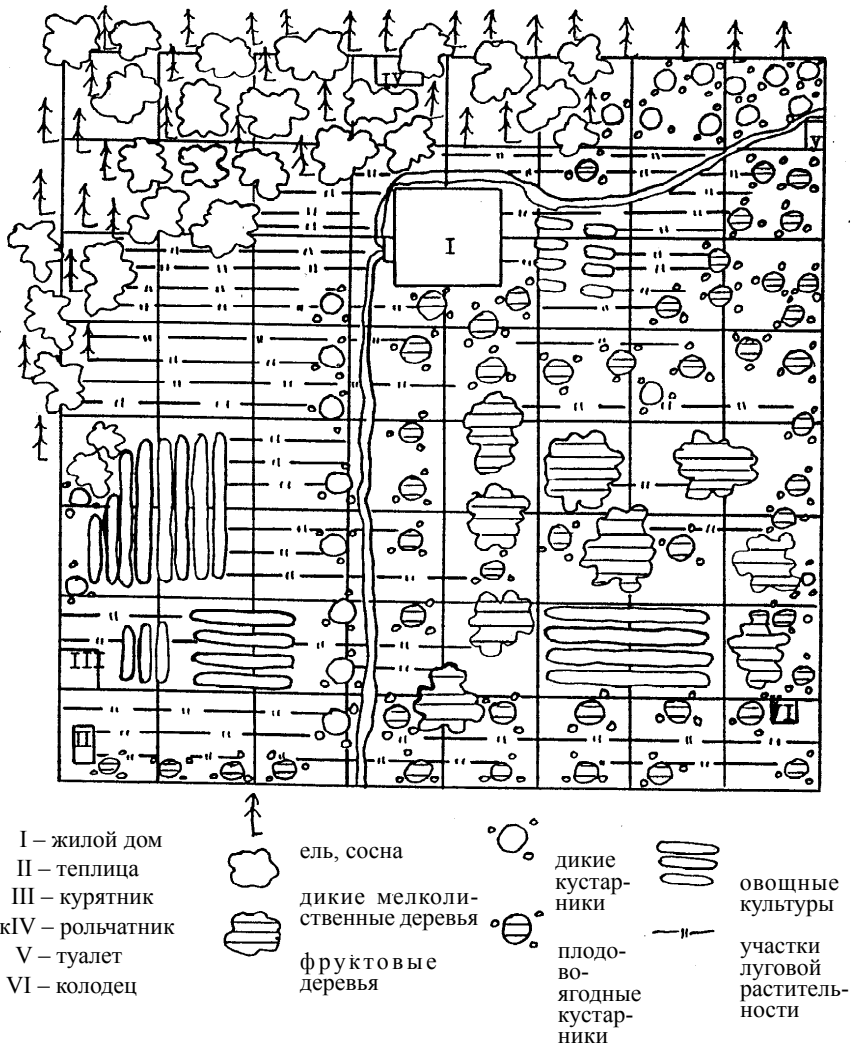


Рис. 113. План садово-огородного участка, на территории которого проводили мечение мелких млекопитающих, в малообжитой деревне.

смешанного леса (рис. 114Б). Желтогорлая мышь в основном держалась на участке, занятом плодовыми деревьями, здесь же около забора росли липа и лещины (рис. 114В). Серые полевки (обыкновенная и пашенная) обитали дальше от опушки. По одному зверьку каждого вида мы отловили в той части огорода, которая граничила с небольшими материковыми лугами. Здесь же была поймана и одна мышь-малютка. Лесная мышовка попадалась в ловушки в зарослях малины. Серая крыса в данными орудиями лова регистрировалась только один раз. Это был молодой неполовозрелый зверек. Капканами серую крысу ловили только около жилого дома.

Из всего этого видно, что зверьки-резиденты тяготели именно к тем участкам огорода, которые были сходны с природными биотопами, наиболее обычными для обитания тех или иных видов. Многие зверьки посещали исследуемый участок, вероятно, лишь транзитом при сезонной миграции на соседние территории, поскольку в течение продолжительного времени наблюдений повторно не отлавливались на площадке мечения. Так, например, помеченный нами на огороде взрослый самец желтогорлой мыши больше здесь не ловился, а через несколько дней был пойман в сарае на территории другого огорода в 300 м от места первой поимки.

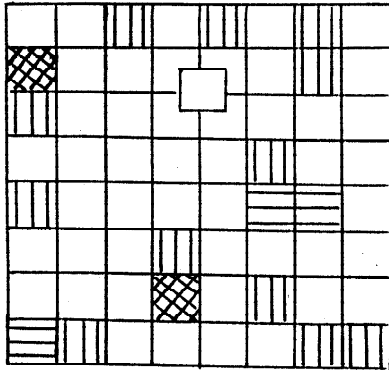
Из всех несинантропных видов в доме регулярно отлавливали только рыжую полевку и желтогорлую мышь (рис. 114, табл. 46). Причем полевок в летне-осенний период регистрировали в разных помещениях, кроме второго этажа. Желтогорлые мыши заходили в основном на кухню и веранду. Некоторые зверьки обитали только в пределах огорода, ни разу не зайдя в дом (табл. 46). Других регулярно отлавливали не только в огороде, но и в доме. По всей видимости, данные особи использовали жилой дом как часть своего индивидуального участка. Это относится, главным образом, к рыжей полевке. Но был и такой зверек, который, зайдя в помещение, уже не покидал его. Мы ловили его регулярно внутри дома.

Зимние наблюдения проводили только в жилом доме. Они показали, что в этот период года количество видов и зверьков в жилом доме возросло (табл. 47). Была отловлена ранее отсутствующая здесь обыкновенная бурозубка. Более обильными в помещении стали рыжая полевка и желтогорлая мышь, а меченые зверьки стали ловиться чаще (см. табл. 47). Особого внимания заслуживает тот факт, что в доме зимовали две рыжие полевки и одна желтогорлая мышь, помеченные нами ранее в летне-осенний период на площадке мечения (Тихонов, 1991а).

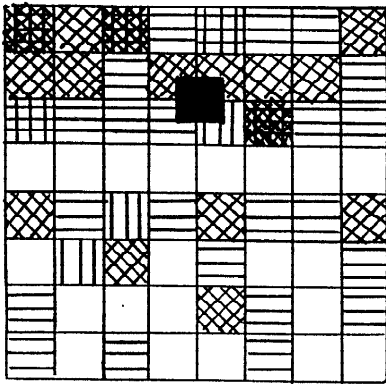
В доме обитал и настоящий синантроп – серая крыса, следы жизнедеятельности которой мы постоянно фиксировали. Неоднократно видели и самих крыс, выбегающих из шкафов, где хранились продукты питания.

Частота попадаемости зверьков в ловушки имела сезонную специфику. Так, в огороде наибольшее число ловов зверьков приходилось на конец августа – начало сентября (рис. 115). В середине сентября уловистость снизилась. Возможно, это связано с тем, что с наступлением первых осенних заморозков началось активное вселение зверьков из огородов в постройки человека. Это подтверждается и тем, что осенью не только на обследуемом участке, но и во многих жилых домах и хозяйственных постройках участились случаи заходов рыжей полевки и желтогорлой мыши (см. главы 7, 8).

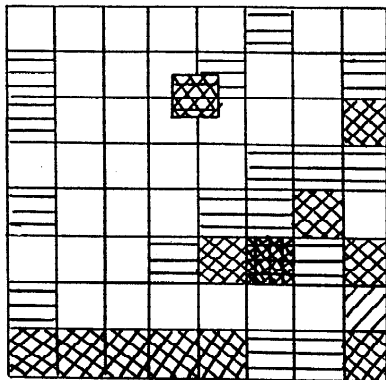
Итак, вполне определенно можно сказать, что рыжая полевка и желтогорлая мышь в малообжитой деревне не только изредка заходили в постройки человека, но и регулярно их посещали, вероятно даже вселялись туда, используя строения (в частности в жилые дома) как убежища и источник корма, особенно в неблагоприятные периоды.



А – обыкновенная бурозубка



Б – рыжая полевка



В – желтогорлая мышь

Условные обозначения:
 количество ловов в
 одну живоловку



0



0–1



2–5



6–14



15–30



более 30

Рис. 114. Особенности распределения массовых видов мелких млекопитающих на площадке мечения в малообжитой деревне.

Обозначения: в квадратах штриховкой показана частота встречаемости зверьков.

Таблица 46. Частота встречаемости мелких млекопитающих, обитающих на площадке мечения и в доме

		только на площадке	в доме и на площадке	только в доме
Желтогорлая мышь	отловлено особей	11	4	0
	ловов на 1 особь (средн.)	5.5	6.7	
Рыжая полевка	отловлено особей	29	8	1
	ловов на 1 особь (средн.)	4.1	5.7	4
Обыкновенная бурозубка	отловлено особей	15	0	0
	ловов на 1 особь (средн.)	1.9		
Обыкновенная полевка	отловлено особей	2	0	0
	ловов на 1 особь (средн.)	2		
Пашенная полевка	отловлено особей	2	0	0
	ловов на 1 особь (средн.)	2.5		
Лесная мышовка	отловлено особей	1	0	0
	ловов на 1 особь (средн.)	1		
Мышь-малютка	отловлено особей	1	0	0
	ловов на 1 особь (средн.)	1		
Серая крыса	отловлено особей*	1	0	0
	ловов* на 1 особь (средн.)	1		

Таблица 47. Частота встречаемости мелких млекопитающих, обитающих на территории жилого дома в январе 1989 г.

Виды	число отловленных особей	среднее число ловов на 1 особь
желтогорлая мышь	4	4.5
рыжая полевка	5	5.5
обыкновенная бурозубка	6	10
серая крыса	*	

Примечание: * – регистрировалась визуально

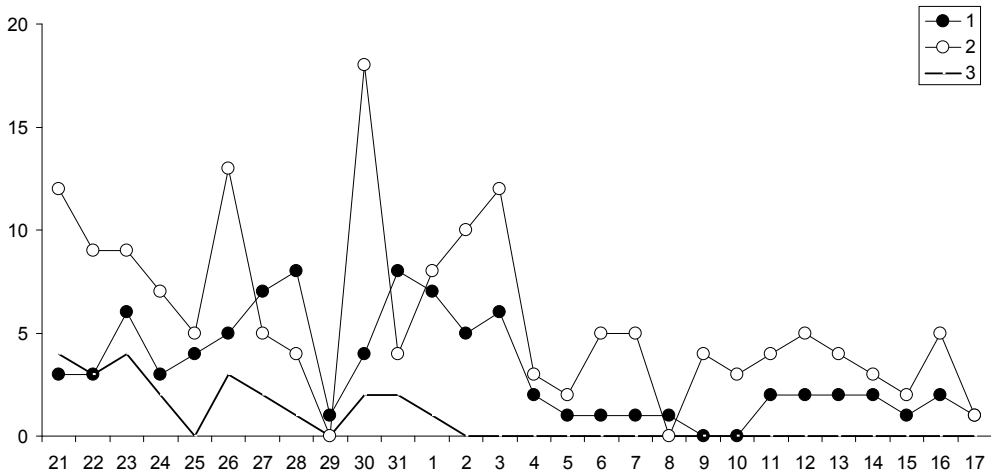


Рис. 115. Динамика поймаемости мелких млекопитающих в ловушки на площадке мечения в малообжитой деревне в августе-сентябре 1988 г.

Ось ординат – количество отловов животных, ось абсцисс – дни.

Обозначения: 1 – желтогорлая мышь, 2 – рыжая полевка, 3 – обыкновенная бурозубка.

13.2.2. Использование мелкими млекопитающими построек и прилегающих к ним территорий на окраине города

На северо-востоке Московской обл. с 1992 по 2008 гг. исследовали особенности использования территории пятью фоновыми видами грызунов на научно-экспериментальной базе «Черноголовка», находящейся на окраине четвертой зоны малого города Черноголовка. Все учеты велись стандартными методами (см. главу 4).

Была выбрана наиболее преобразованная деятельностью человека территория – огороды ($S=0.5$ га) и стоящие рядом постройки. Одна из них – жилой двухэтажный деревянный дом с подвалом, в котором с осени до весны хранили овощи. Другая – модульная лаборатория на металлических сваях. В лесах, окружающих научно-экспериментальную базу, зарегистрировано 18 видов мелких млекопитающих, фоновыми были рыжая полевка, малая лесная мышь и обыкновенная бурозубка (Тихонова, Тихонов, 2003). В целом на огородах среди 15 видов превалировала восточноевропейская полевка. Вторая по обилию – полевая мышь, третья – домовая мышь. Далее в порядке убывания – малая лесная мышь и обыкновенная полевка (Тихонова и др., 2006в). Остальные виды малочисленны и редки. Во всех постройках базы зарегистрировано 9 видов мелких млекопитающих (Тихонова, 2002). В строениях преобладала домовая мышь, в подвале дома – восточноевропейская полевка. Реже ловили полевую и малую лесную мышей.

В целом среднегодовое обилие зверьков на огородах и в постройках сопоставимо, но имело существенные сезонные различия. Так, в безморозный период на огородах численность максимальна, а зимой сокращалась в 7 раз. В двух рассматриваемых в данной главе постройках, наоборот, с наступлением морозов и до схождения снежного покрова численность грызунов выше, чем в безморозный период (Тихонова, 2002; Тихонова и др., 2006б). Летом в них обитала домовая мышь и отмечались лишь редкие

заходы полевой и малой лесной мышей и восточноевропейской полевки. Похожую картину наблюдали и в других постройках базы (Тихонова, 2002).

В безморозные периоды территорию огородов грызуны использовали не одинаково. Так, домовая мышь расселялась по всей площадке мечения без выраженной приуроченности к каким-либо участкам (рис. 116). С наступлением холодов она не встречалась на площадке мечения. Полевая мышь образовывала плотное поселение в части площадки, расположенной ближе к жилым домам (рис. 117). Зимой и весной регистрировали единичные поимки зверьков данного вида. Малая лесная мышь чаще попадалась в ловушки, расположенные вдоль северной оконечности огородов, где росло больше деревьев и кустарников (рис. 118). Там же она изредка встречалась зимой и весной. Четкую приуроченность к определенным участкам площадки имели виды-двойники обыкновенной полевки. Причем восточноевропейская полевка тяготела к более освоенной центральной части огородов (рис. 119) (Тихонова и др., 2006в). Обыкновенная полевка встречалась на менее освоенной и более удаленной от человеческого жилья территории (рис. 120). В зимний период на огородах изредка отлавливали восточноевропейскую полевку, и всего два раза удалось зарегистрировать присутствие обыкновенной.

Использование территории наиболее часто встречающимися особями было следующим. У пяти домовых мышей (три взрослых самца, один молодой и одна взрослая самка при количестве отловов от 8 до 19) места поимок почти не совпадали (r от -0.22 до -0.09) (рис. 116в). Участки, используемые двумя резидентами полевой мыши (взрослые самец и самка, количество отловов 24–35), сильно перекрывались ($r = +0.75$, $p < 0.05$) (рис. 117в). У малой лесной мыши чаще на площадке мечения встречались взрослый самец (10 отловов) и взрослая самка (7 попаданий), их участки значительно перекрывались ($r = +0.4$, $p > 0.05$) (рис. 118в). В группе особей-резидентов восточноевропейской полевки (два взрослых самца, две взрослые и одна молодая самки, от 12 до 19 отловов) у троих отмечено значительное совпадение наиболее часто посещаемых участков ($r =$ от $+0.51$ до $+0.63$, $p < 0.05$) (рис. 119в). У обыкновенной полевки резидентами были самки (три взрослые и одна молодая, от 10 до

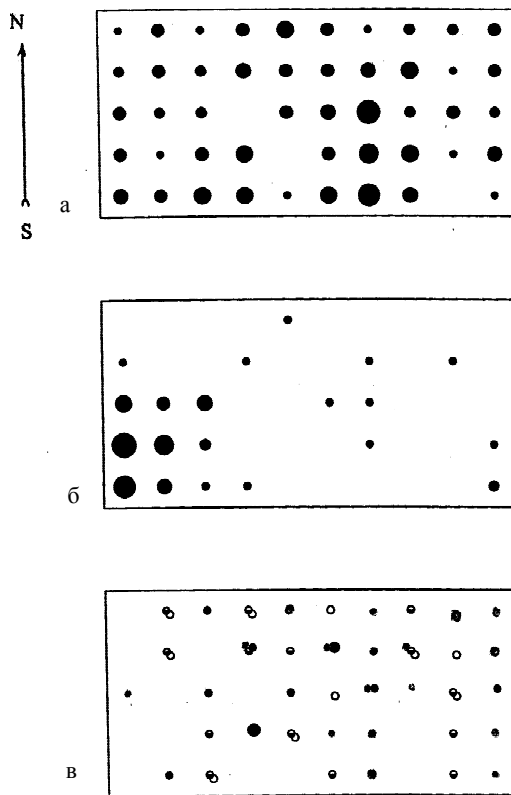


Рис. 116. Особенности использования территории площадки мечения на биостанции «Черноголовка» домовыми мышью.

Обозначения: а – лето, б – осень, в – попадания наиболее часто встречающихся особей. Залитыми кружками показаны места поимок зверьков, величина радиуса зависит от количества отловов.

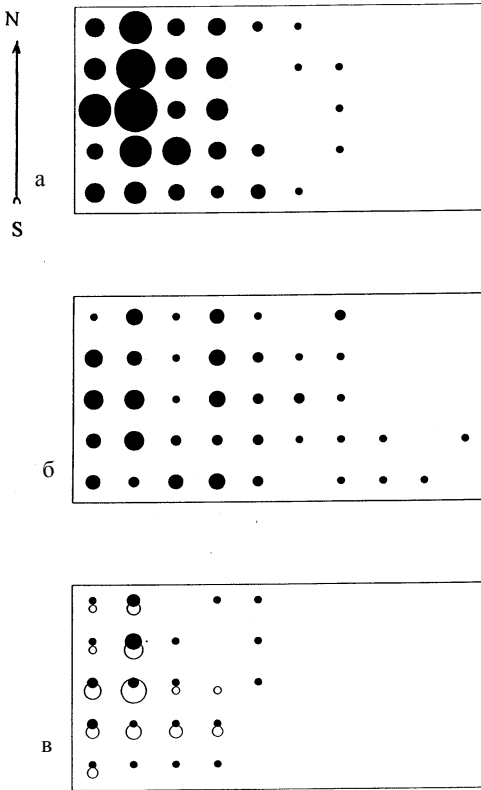


Рис. 117. Особенности использования территории площадки мечения на биостанции «Черноголовка» полевой мышью. Обозначения, как к рис. 116.

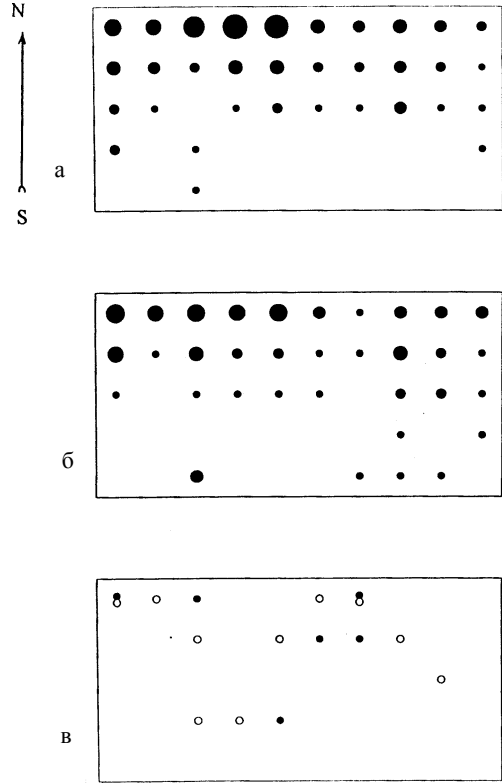


Рис. 118. Особенности использования территории площадки мечения на биостанции «Черноголовка» малой лесной мышью. Обозначения, как к рис. 116.

18 поимок). Значительно перекрывались участки у двух взрослых и одной молодой особи ($r =$ от +0.57 до +0.88, $p < 0.05$) (рис. 120в).

Характер использования зверьками территории зависел от сезона года. Распределение домовых мышей на площадке летом и осенью различалось ($r = -0.007$) (рис. 116а,б): летом оно было более равномерным (случайным) по сравнению с осенью (табл. 45). Если летом зверьки случайным образом распределялись по всей площадке, то к осени их чаще всего регистрировали на огородах ближе к жилым домам (см. рис. 116а,б). Обратную картину наблюдали у полевой мыши. Летом ее поселение было более агрегированным (контагиозным), а осенью она более равномерно распределялась по огородам (рис. 117а,б; табл. 48). Летом и осенью распределение малой лесной мыши оказалось сходным и слабо агрегированным (рис. 118а,б; табл. 48). Поселение восточно-европейской полевки характеризовалось самой высокой контагиозностью, особенно в летнее время, когда зверьки постоянно встречались на одном и том же участке площадки (рис. 119а, табл. 48). Осенью их распределение стало более равномерным, по-видимому, из-за сезонных миграций. Поселение обыкновенной полевки летом имело

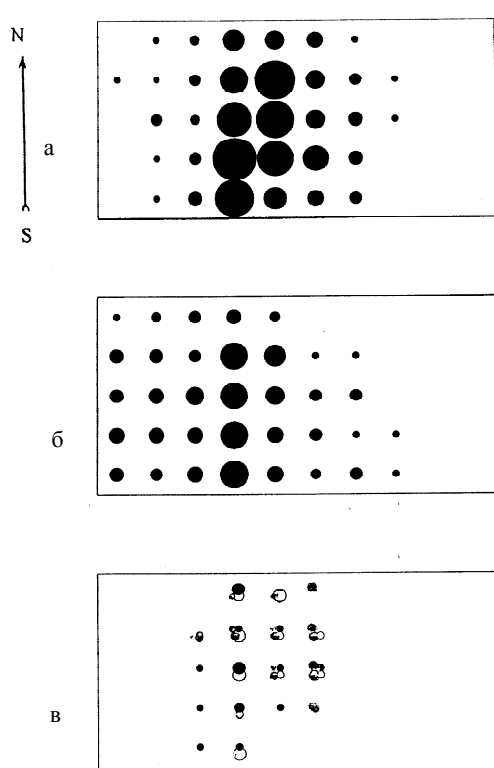


Рис. 119. Особенности использования территории площадки мечения на биостанции «Черноголовка» восточноевропейской полевкой. Обозначения, как к рис. 116.

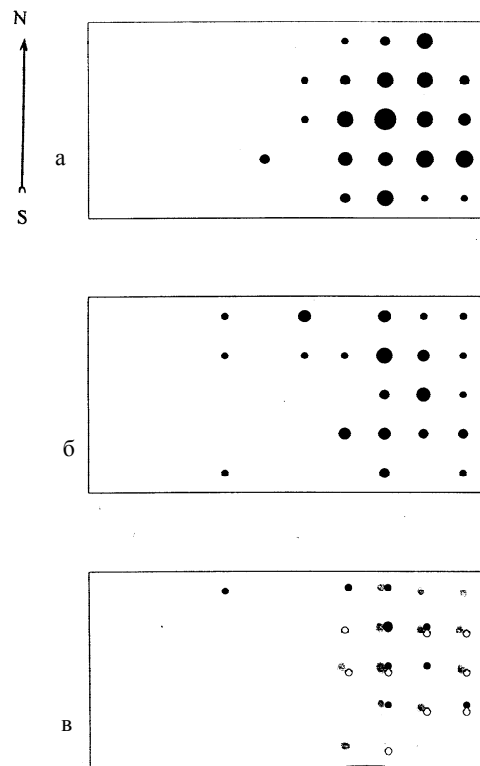


Рис. 120. Особенности использования территории площадки мечения на биостанции «Черноголовка» обыкновенной полевкой. Обозначения, как к рис. 116.

более контагиозный характер, чем осенью (рис. 120а,б), хотя в целом ее распределение оказалось более случайным, чем у вида-двойника (см. табл. 48).

Наиболее «оседлым видом» была домовая мышь. У нее выявлена самая большая доля особей, отловленных три и более раз, и самая меньшая доля среди всех видов, однократно пойманных (табл. 49). Менее «оседлой» оказалась полевая мышь, у которой доля пойманных по одному разу зверьков сопоставима с таковой у особей, отмеченных на площадке от 2 до 10 раз (см. табл. 49). Малая лесная мышь редко задерживалась на площадке, о чем свидетельствует высокий процент однократно пойманных особей и крайне малая доля зверьков, зарегистрированных более двух раз (см. табл. 46). Особей восточноевропейской полевки, пойманных на площадке один раз, было меньше, чем отловленных по два и более раз. «Оседлость» на площадке мечения была выражена в меньшей степени, чем у домовой и полевой мышей и у ее вида-двойника. В ее популяции отмечено больше, чем у восточноевропейской полевки, особей, пойманных по одному и два раза, и значительно меньше зверьков, регистрируемых три и более раз (см. табл. 49).

Таблица 48. Показатели пространственного распределения особей пяти видов грызунов на площадке мечения

Вид	Показатель пространственного распределения (S^2/m)		Оценка сезонных различий
	летом	осенью	
Домовая мышь	1.3	8.08	$\chi^2=204.1$ df=49 p<0.000001
Полевая мышь	11.97	2.45	$\chi^2=677.87$ df=49 p<0.000001
Малая лесная мышь	3.3	2.2	$\chi^2=48.7$ df=49 p>0.05
Восточноевропейская полевка	14.5	4.72	$\chi^2=406.5$ df=49 p<0.000001
Обыкновенная полевка	3.8	1.73	$\chi^2=89.5$ df=49 p<0.0004

Соотношение половозрастных групп пяти видов грызунов на площадке мечения было следующим: у домовой мыши в категории «отловленные по 1 разу» преобладали молодые самцы, доля которых в других категориях становилась меньше, и среди пойманных более 10 раз они уже не обнаружены (табл. 50). Противоположную картину наблюдали при оценке распределения взрослых самок. В категории «пойманные по разу» они занимали самую малую часть по сравнению с другими половозрастными группами. В каждой последующей категории доля взрослых самок возрастала, а среди отловленных более 10 раз они преобладали. Доля взрослых самцов домовой мыши во всех категориях оказалась практически одинакова и составляла около трети. Молодые самки в незначительном количестве встречались среди отловленных от 1 до 10 раз. В категории «более 10 раз» эта демографическая группа не обнаружена (см. табл. 47). У полевой мыши среди зверьков, зарегистрированных по одному разу, тоже превалиро-

Таблица 49. Доли (%) зверьков, имеющих разное количество попаданий в ловушки на площадке мечения

Вид	Количество попаданий в ловушки					в среднем на 1 зверька
	1	2	3–10	11–20	> 20	
Домовая мышь	29.0	20.3	46.2	4.5	0	2.8
Полевая мышь	40.8	24.5	27	6.7	1.2	2.5
Малая лесная мышь	79.8	14.8	5.4	0	0	1.1
Восточноевропейская полевка	39.1	26.9	28.3	5.7	0	2.3
Обыкновенная полевка	46	10.1	40.1	3.6	0	2.1

вали молодые самцы. В категориях «отловленные два и более раз» преобладали взрослые самки. У малой лесной мыши среди отловленных по 1 и 2 раза более всего оказалось молодых самцов, а в группе зверьков, зарегистрированных от 3 до 10 раз, взрослых самцов и самок было поровну (см. табл. 50). У восточноевропейской полевки среди непостоянно встречающихся на площадке мечения особей превалировали молодые самцы, в остальных категориях – взрослые самки. Доля взрослых самцов почти во всех категориях составляла около четверти и только среди отловленных более 10 раз – около трети. Взрослые и молодые самцы обыкновенной полевки превалировали в категории «пойманные по 1 разу». Соотношение всех половозрастных групп оказалось равным лишь в категории «отловленные по 2 раза», в последующих категориях доминировали самки.

Таким образом, основу оседлой части поселений большинства видов на площадке мечения составляли взрослые самки. У обыкновенной полевки она была представлена

Таблица 50. Половозрастная структура пяти видов грызунов, имеющих разное количество попаданий в ловушки на площадке мечения

Количество попаданий в ловушки	Пол	Возраст	Вид				
			Домовая мышь	Полевая мышь	Малая лесная мышь	Восточноевропейская полевка	Обыкновенная полевка
1	♂	взр.	33.3	36.3	22.5	28.3	46.8
		мол.	42.8	44.8	61.3	47	40
	♀	взр.	9.7	4.9	5	9.6	6.6
		мол.	14.2	14	11.2	15.1	6.6
2	♂	взр.	35.7	17.5	26.7	26.4	25
		мол.	28.6	17.5	33.3	17.1	25
	♀	взр.	21.4	45	26.7	37.7	25
		мол.	14.3	20	13.3	18.8	25
3–10	♂	взр.	37.1	22.6	50	25	14.3
		мол.	14.2	16	0	16.6	19
	♀	взр.	40	41.9	50	41.8	38
		мол.	8.7	19.5	0	16.6	28.7
11 и более раз	♂	взр.	33.3	33.3	0	38.5	0
		мол.	0	0	0	0	0
	♀	взр.	66.7	66.7	0	61.5	50
		мол.	0	0	0	0	50

не только взрослыми, но и молодыми особями, которые в центре поселения образовывали «ядро», а взрослые самцы чаще встречались на его периферии.

13.2.3. Использование построек фоновыми видами грызунов

В целом в большинстве строений доминировала домовая мышь. Второе место делили полевая и малая лесная мыши. Третье принадлежало восточноевропейской полевке. Но в зависимости от типа построек это соотношение могло варьировать (Тихонова, 2002).

Сравнение частоты поимок четырех наиболее обычных для построек человека видов грызунов показало следующее. Более всего зверьков, отловленных по одному разу, было у малой лесной мыши и менее всего у восточноевропейской полевки (табл. 51). Это может свидетельствовать о том, что малая лесная мышь не образует в помещениях более или менее постоянных поселений. Обыкновенную полевку в постройках базы отловить не удалось.

Сравнительный анализ половозрастной структуры видов, встречающихся в строениях, показал, что у домовых мышей в подвале двухэтажного дома чаще попадались взрослые самцы (табл. 52). Среди «оседлой части» популяции в этом типе помещений они встречались поровну с взрослыми самками. В лаборатории среди зверьков, отловленных до десяти раз («условно оседлые»), преобладали самцы, а среди «абсолютных резидентов» (более 10 отловов) значительно преобладали взрослые самки. У полевой мыши в постройках чаще заходили самцы, в основном взрослые (см. табл. 52). А в категории «условно оседлые» больше оказалось взрослых самок. Малая лесная мышь крайне редко встречалась в подвале и значительно чаще в лаборатории. Среди особей, отловленных по одному разу, оказалось больше самцов (см. табл. 52). В категориях «условно оседлые» преобладали взрослые самцы. Стоящая на сваях лаборатория оказалась труднодоступной для вселения восточноевропейской полевки, и случаи ее заходов сюда единичны, но в подвал двухэтажного дома зверьки этого вида проникали ежегодно. В категориях «условно оседлые» превалировали взрослые самцы, а среди «резидентов» – взрослые самки (см. табл. 52).

О характере использования построек можно сказать следующее: у домовых мышей в подвале продолжительное время (от 2 до 6 месяцев) находились восемь особей (поровну самцов и самок), в лаборатории таких зверьков было больше (10) и преобладали

Таблица 51. Доли (%) зверьков, имеющих разное количество попаданий в ловушки в постройках

Вид	Количество попаданий в ловушки				
	1	2	3–10	11–20	в среднем на 1 зверька
Домовая мышь	31.0	12.0	46.5	10.5	2.9
Полевая мышь	28.0	38.0	28.5	5.5	2.3
Малая лесная мышь	69.0	17.9	13.1	0	1.3
Восточноевропейская полевка	16.2	16.2	40.5	27.1	6.5

самки (семь особей). Кроме того, в этом типе строений домовая мышь обитала дольше (до 7 месяцев). Были зарегистрированы случаи выселения помеченных в подвале зверьков (три самца и одна самка) в огород (рис. 121). А из обнаруженных на площадке мечения один самец затем вселился в подвал. Особый интерес представляли перемещения одной самки. Сначала эту молодую особь обнаружили в лаборатории, где она обитала в течение четырех месяцев, затем уже взрослую самку в июле того же года поймали в огороде, а с сентября по ноябрь опять регулярно регистрировали в лаборатории. В подвале длительное время (от 2 до 6 месяцев) обитали пять полевых мышей (три самки и два самца), в лаборатории – девять (пять самок и четыре самца). Установлено, что шесть полевых мышей: четыре самца и две самки в разные сезоны года перемещались с огорода в постройки и наоборот (рис. 121). У восточноевропейской полевки в подвале наиболее длительное время (от 2 до 7 месяцев) обитали 19 зверьков. 14 особей данного вида (восемь самцов и шесть самок) перемещались с площадки мечения в подвал и опять в огород. Характер сезонного использования этими зверьками площадки мечения и подвала отображен на рис. 121.

Таблица 52. Половозрастная структура пяти видов грызунов, имеющих разное количество попаданий в ловушки в постройках

Количество Попаданий в ловушки	Пол	Возраст	Вид					
			Домовая мышь	Полевая мышь	Восточноевропейская полевка	Домовая мышь	Полевая мышь	Малая лесная мышь
			в подвале			в лаборатории		
1	♂	взр.	41.2	60	50	33.3	33.3	40
		мол.	41.2	20	16.7	33.3	33.3	32
	♀	взр.	11.8	20	16.6	16.7	16.7	12
		мол.	5.8	0	16.7	16.7	16.7	16
2	♂	взр.	0	50	60	28.6	60	66.7
		мол.	0	16.7	0	42.8	10	0
	♀	взр.	0	16.6	20	14.3	20	33.3
		мол.	0	16.7	20	14.3	10	0
3–10	♂	взр.	50	0	60	32.3	62.5	60
		мол.	0	0	0	12.9	0	0
	♀	взр.	50	100	40	45.2	37.5	40
		мол.	0	0	0	9.6	0	0
11 и более раз	♂	взр.	0	0	30	20	40	0
		мол.	0	0	0	0	0	0
	♀	взр.	0	100	70	80	60	0
		мол.	0	0	0	0	0	0

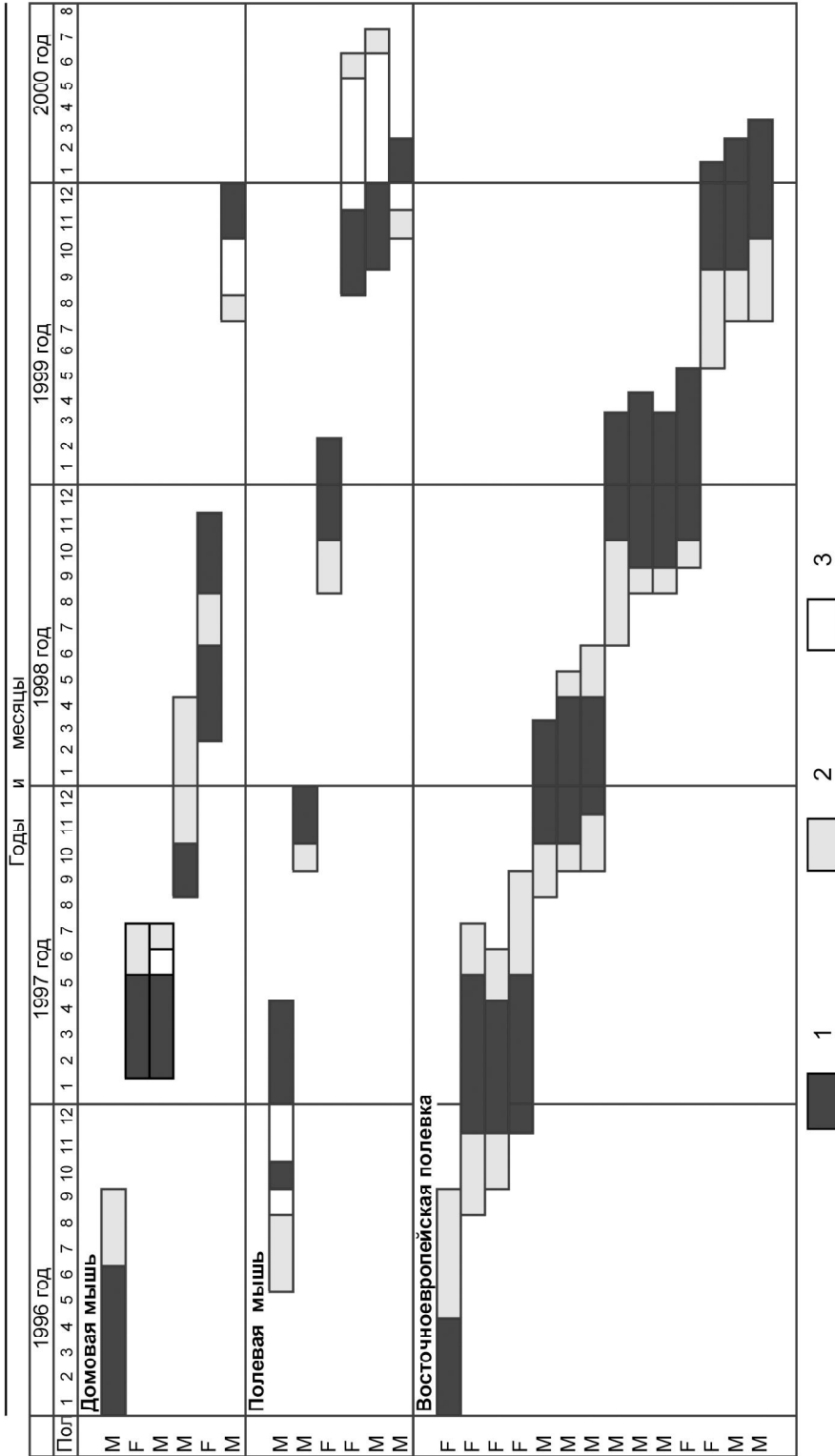


Рис. 121. Особенности перемещения зверьков трех фоновых видов между постройками и незастроенными территориями биостанции «Черноголовка»
 Обозначения: М – самец, F – самка, ДМ – домовая мышь, ПМ – полевая мышь, ВП – восточноевропейская полевка. 1 – зверек отловлен в постройках, 2 – зверек отловлен на площадке мечения, 3 – зверек не был пойман.

Весьма интересным представляется соотношение фоновых видов грызунов, обитающих на **площадке мечения**, за длительный период. Для этой цели был проведен анализ многолетней динамики их долевого соотношения. Установлено, что у домовый и полевой мышей этот показатель менялся по годам практически в противофазе ($r = -0.78$ $p > 0.05$) (рис. 122). До 1995 г. в выловах было больше домовых мышей, а затем в последующие годы соотношение изменилось в пользу полевой мыши. Отрицательная корреляция по данному параметру выявлена и между восточноевропейской полевкой и полевой мышью ($-r = -0.48$ $p > 0.05$). Доминирующее положение по отношению к мыши полевка сохраняла с 1992 по 2002 г., после чего стала преобладать полевая мышь (рис. 122). Между другими видами, встречающимися на площадке, подобных связей не установлено.

Анализ соотношения долей разных видов, отловленных **в подвале** с 1992 по 2007 гг., показал, что наибольшая отрицательная корреляция по данному показателю выявлена между домовый и полевой мышами ($r = -0.85$ $p > 0.05$). Присутствие в данном типе построек полевой мыши было более регулярным, и только в 1992 г., а также с 2004 по 2006 г. домовая мышь превосходила ее по численности (рис. 123). Долевой вклад населения зверьков подвала у малой лесной и домовый мышей на протяжении многих лет изменялся в противофазе ($r = -0.68$ $p > 0.05$). У восточноевропейской полевки ($r = -0.52$ $p > 0.05$) и прочих видов тоже. Между полевой и малой лесной мышами эта противофазность выражена не так сильно ($r = -0.44$ $p > 0.05$).

В лаборатории за период с 1992 по 2008 г. увеличение доли серой крысы вело к снижению обилия домовый ($r = -0.66$ $p > 0.05$) и малой лесной ($r = -0.55$ $p > 0.05$) мышей (см. рис. 123). В противофазе также изменялось обилие домовый и малой лесной мышей ($r = -0.58$ $p > 0.05$); домовый и полевой ($r = -0.49$ $p > 0.05$). При этом вели-

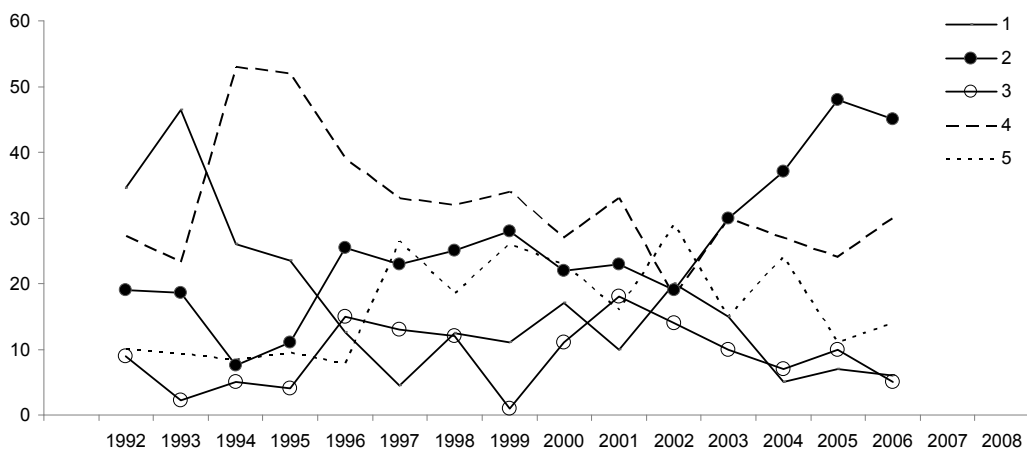


Рис. 122. Многолетняя динамика долевого соотношения фоновых видов грызунов на площадке мечения на биостанции «Черноголовка».

Ось ординат – доли (%), ось абсцисс – годы.

Обозначения: 1 – домовая мышь, 2 – полевая мышь, 3 – малая лесная мышь, 4 – восточноевропейская полевка, 5 – прочие виды.

чины долей малой лесной и полевой мышей коррелировали положительно ($r = +0.65$ $p > 0.05$) (см. рис. 123).

В условиях средней полосы России домовая мышь не является автохтонным видом, ее современный ареал сформировался благодаря использованию жилищ человека (Кучерук, 1988). Настоящий (или преимущественный) синантроп успешно приспособился не только к обитанию в постройках, где в крупных городах рассматриваемой нами области значительно превалирует среди прочих видов, но и может в безморозное

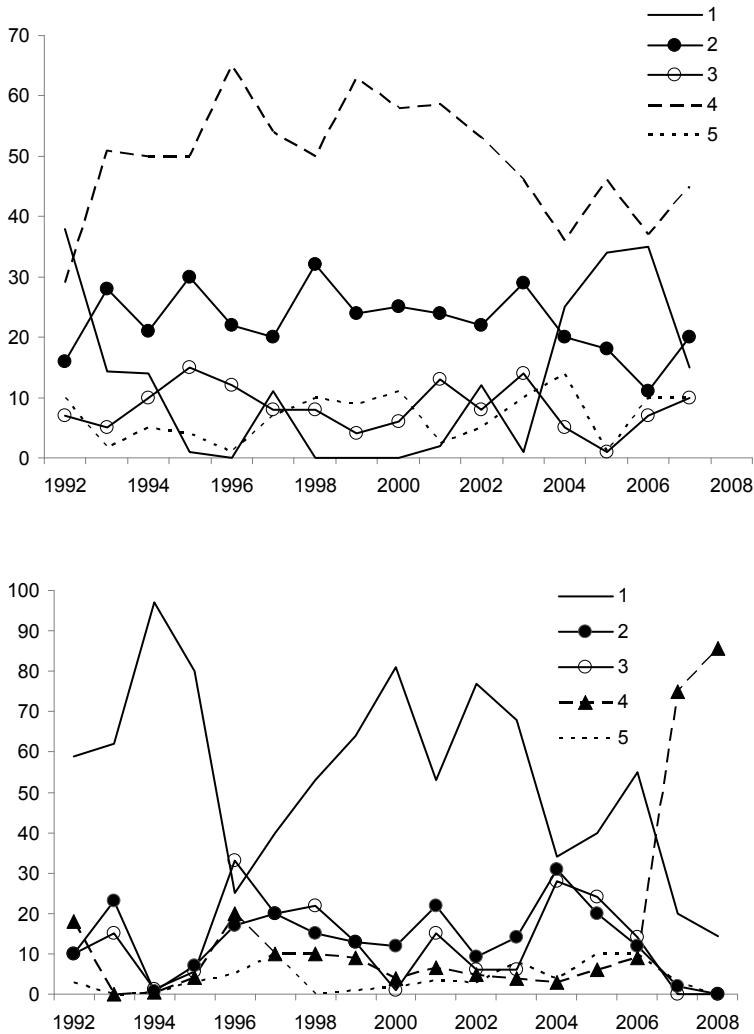


Рис. 123. Многолетняя динамика долевого соотношения фоновых видов грызунов в подвале лаборатории на биостанции «Черноголовка».

Ось ординат – доли (%), ось абсцисс – годы.

Обозначения: а – подвал, б – лаборатория. Для а: 1 – домовая мышь, 2 – полевая мышь, 3 – малая лесная мышь, 4 – восточноевропейская полевка, 5 – прочие виды. Для б: 1 – домовая мышь, 2 – полевая мышь, 3 – малая лесная мышь, 4 – серая крыса, 5 – прочие виды.

время года использовать незастроенные территории городов и сельских населенных пунктов (Тупикова, 1947; Поярков, Степанова, 1975; Домбровский, 1983; Карасева и др., 1990; Мелкова, 1990; Тихонов, 1991а; Тихонов и др., 1992; Домовая мышь..., 1994 и другие). Многие исследователи указывают на большую подвижность домовой мыши (Фенюк, Попова, 1940; Шейкина, 1940; Тупикова, 1947; Никитина и др., 1963, 1964, 1976; Никитина, 1980). Учитывая это и то, что индивидуальные участки зверьков данного вида могут колебаться в пределах от 125 до 1150 кв.м на незастроенных территориях (Никитина, 1980) и от 10 до 150 кв. м в постройках (Домовая мышь, 1994), мы не отождествляем часто используемую территорию площадки мечения с понятием «индивидуальный участок». Вероятнее всего, домовая мышь даже летом не постоянно обитала на незастроенных территориях биостанции, расположенной на окраинах малого города, а время от времени заходила в постройки. Это можно сказать, анализируя характер перемещений одной взрослой самки, все лето регулярно ловящейся между двумя вагонами-бытовками. Считается, что индивидуальные участки самок этого вида, живущих вне построек, не перекрываются, в отличие от самцов (Краснов, 1988; Краснов, Хохлова, 1988). На площадке мечения мы наблюдали сходную картину использования территории. В помещениях степень перекрытия индивидуальных участков как у самцов, так и у самок высока (Домовая мышь..., 1994). По нашим данным, с наступлением морозов домовая мышь покидала огороды и переселялась в постройки, где образовывала плотные поселения (особенно в лаборатории). Вне построек малого города не зарегистрировано ни одного случая ее попадания зимой.

Полевая мышь – очень подвижное животное, способное за сутки преодолевать значительные расстояния (Никитина, 1958, 1958а, 1980). Но при этом, согласно ранее проводимым на площадках мечения исследованиям, больше всего перемещений данного вида укладывается в пределы радиуса 100 м (Тупикова и др., 1956; Никитина, 1958, 1964, 1980). По нашим данным, полевая мышь на площадке мечения попадала в категорию «оседлые виды». Она имела высокую агрегированность, уступая по этому показателю лишь восточноевропейской полевке. К обитанию в постройках человека полевая мышь приспособлена меньше, чем домовая. Но зверьки данного вида, тем не менее, все-таки заходят в них и даже могут оставаться внутри. На возможность подобных заходов указывали многие авторы (Поярков, Степанова, 1975; Кучерук, 1988; Карасева и др., 1990, 1995б, 1999; Тихонова, 1990а; Тихонов и др., 1992). Однако было не известно, сколь продолжительное время полевая мышь может задерживаться в разных типах строений. Мы можем определенно говорить об обитании полевой мыши в постройках человека в течение нескольких месяцев и даже о формировании в них временных поселений, основу которых составляют взрослые самки и самцы.

Малая лесная мышь – еще более подвижный вид, чем домовая и полевая, и ее индивидуальные участки больше (Никитина, 1980). По-видимому, огороды, на которых мы работали, либо вообще не входили в участок обитания большинства помеченных на нем особей данного вида, а являлись всего лишь территорией, через которую проходили их сезонные миграции. Либо составляли лишь незначительную и мало посещаемую его часть. По-видимому, территория биостанции на окраине малого города мало привлекательна для малой лесной мыши, и она не образовывала в пределах площадки мечения устойчивых поселений. Хотя, как известно, в лесах Подмосковья зверьки данного вида в течение довольно продолжительного времени могли встречаться на одних и тех же участках, т.е. образовывали устойчивые поселения (Ильенко, Зубчанинова,

1963; Смирин, 1965, 1971). Малую лесную мышь относят к числу видов, склонных заходить в постройки человека (Кучерук, 1988). По мнению некоторых исследователей, фактором, ограничивающим проникновение малой лесной мыши в помещения, является наличие в них агрессивной домовый мыши (Краснов, 1986; Краснов, Хохлова, 1988). Результаты наших исследований в большей степени совпадают с материалами, полученными на Звенигородской биостанции МГУ, где оба вида без проявления агрессии использовали одну и ту же территорию в экспериментальных помещениях (Шилов, 1991). В постройках Черноголовской биостанции малая лесная мышь встречалась практически наравне с полевой мышью. Однако регулярные многолетние наблюдения за мечеными зверьками позволили установить, что малая лесная мышь в отличие от полевой не формирует в помещениях более или менее устойчивых временных поселений. Ее заходы имеют в большинстве своем случайный характер. Особый интерес представляет факт возвращения в помещение большей части экспериментальных групп домовый и малой лесной мышей через неделю после того, как они покинули его (Шилов, 1991). У нас были случаи повторной регистрации нескольких особей малой лесной мыши после двух- и даже трехмесячного отсутствия. Но не отмечено постоянного их обитания в течение продолжительного времени в этом помещении.

Обыкновенную и восточноевропейскую полевку относят к оседлым видам с хорошо выраженным территориальным консерватизмом (Зоренко, 1979; Малыгин, 1983; Обыкновенная полевка..., 1994). Изучению использования этими полевками территории посвящено много работ (Карасева, Кучерук, 1954; Никитина и др., 1972; Карулин и др., 1974; Литвин, 1980; Барановский, Охотский, 1988; Тихонова и др., 1999, 2006б; Tikhonov et al., 1998, 1999, 2006). Есть указания на то, что 90% зверьков из популяций обыкновенной полевки в течение трех-четырёх месяцев бывают строго оседлы, и что даже их перемещения более чем на 100 м следует считать переселениями (Фенюк, 1936; Шейкина, 1940). По мнению ряда авторов, знакомой для этого вида считается территория в радиусе до 30 м, а расположенная далее уже редко посещается зверьками (Фенюк, Попова, 1940; Шейкина, 1940; Карасева, Кучерук, 1954; Никитина и др., 1972; Карулин и др., 1974; Литвин, 1980). По нашим данным, «ядра» поселений обоих видов полевки занимали на площадке небольшую территорию, а сами зверьки проявляли высокую территориальную консервативность даже в зимнее время. Тем не менее, полевкам этих видов свойственна сезонная изменчивость подвижности и использования территории (Фенюк, 1936; Никитина, Меркова, 1963; Малыгин, 1983; Обыкновенная полевка..., 1994). В нашем случае на это влияли не только погодные условия, но и сбор урожая, и перекопка огородов. При этом большая часть «ядра» популяции восточноевропейской полевки, по-видимому, оставалась перезимовывать в огородах. Часть населения сначала перемещалась ближе к постройкам человека, а затем с наступлением холодов вселялась в подвал с овощами (Тихонова, 2002; Тихонова и др., 2006б, 2006в). Обыкновенная полевка, как правило, к зиме покидала огороды биостанции. Вероятнее всего зверьки переселялись в основном на межу расположенного через дорогу поля, поскольку к осени численность обыкновенной полевки на этом забурьяненном участке резко возрастала (Тихонов и др., 1998). Кроме того, осенью здесь была зарегистрирована взрослая самка этого вида, помеченная нами летом на огороде.

Итак, виды по-разному использовали территорию научно-экспериментальной базы на окраине г. Черноголовка. Домовая мышь чаще других встречалась в постройках. Летом часть ее популяции выселялась в огороды, но к зиме всегда возвращалась назад.

Полевая мышь использовала пространство иначе. Она образовывала устойчивые сезонные поселения на площадке мечения. Часть ее популяции с незастроенных территорий могла заходить в постройки и даже оставаться в них на разные сроки (от 1 до 6 месяцев). Продолжительно существующих группировок малой лесной мыши ни в огородах, ни в постройках не выявлено. Восточноевропейская полевка могла длительное время обитать не только на незастроенных территориях базы, подверженных антропогенному воздействию, но и в постройках человека, в отличие от обыкновенной полевки. Поселения последней были приурочены к менее затронутым деятельностью человека участкам, а заходы полевки в некоторые типы построек не были установлены.

Таким образом, можно сделать вывод, что экологический успех вида как на урбанизированных, так и на сельских территориях во многом зависит от особенностей использования построек человека. На эти способности мелких млекопитающих в значительной степени влияет специфика конкретного населенного пункта и его ближайшего окружения. Так например, в малообжитой деревне, расположенной рядом с лесом, в дома человека могли заходить экзoантропные виды – рыжая полевка и желтогорлая мышь (см. раздел 13.3.1) При этом рыжая полевка не только посещала постройки, но и использовала их в качестве станций переживания в неблагоприятные сезоны года (Тихонов, Карасева, 1990; Тихонов, 1991а). Однако в большинстве других типов населенных пунктов, сравнительно сильно преобразованных хозяйственной деятельностью человека, она проявляет себя как типичный экзoантроп, крайне редко посещая постройки и тяготея к мало нарушенным лесным ценозам на окраинах (см. главы 7, 8, 9 и 11).

В малом городе, благодаря успешному использованию строений человека, домовая мышь широко и равномерно распределена по территории. При этом незастроенные участки вид заселял только в безморозные сезоны. Полевая мышь и восточноевропейская полевка проявляют весьма пластичную стратегию в использовании незастроенных территорий и построек человека. С весны до осени они обитали вне построек, а с наступлением морозов часть популяций вселялись в помещения, и зверьки могли оставаться там продолжительное время. Оба эти гемисинантропа имеют большой экологический успех в разных типах населенных пунктов, возможно благодаря способности использовать постройки и незастроенные территории, которые, несомненно, следует рассматривать как один из механизмов адаптации к обитанию в антропогенных ландшафтах.

13.3. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях трех городов

В данном разделе будут рассмотрены адаптивные особенности размножения фоновых видов на территориях трех городов разного географического ранга. Для того чтобы выявить популяционные механизмы, позволяющие тем или иным видам адаптироваться к условиям сложной динамичной среды, прежде всего, необходимо изучить демографическую структуру популяций. Выживание животных во многом зависит от интенсивности воспроизводства популяций, которое становится особенно значимым при высокой элиминации, обусловленной сильным урбанистическим прессом (Тихонов, Тихонова, 1997, 2009; Григоркина и др., 2006). Важно установить, какую долю среди общего населения зверьков составляют репродуктивно активные взрослые особи. А также определить, какая часть молодняка и когда включается в процесс воспроиз-

изводства. Считается, что экологический успех вида во многом зависит от его плодовитости, под которой обычно подразумевают размеры и количество приносимых самками выводков (Коли, 1979). Все перечисленные выше параметры будут проанализированы для каждого из рассматриваемых городов.

13.3.1. Особенности размножения фоновых видов на незастроенных территориях малого города

13.3.1.1. Демографическая структура популяций

В целом в малом городе у четырех фоновых видов преобладающей демографической группой были взрослые самки. У полевой мыши доли самцов разных возрастных категорий сопоставимы, а самую малочисленную популяционную группу представляли молодые самки (табл. 53). Похожую структуру имели популяции малой лесной мыши. У обоих видов полевок после взрослых самок второе место занимали молодые самцы, а самыми малочисленными группами в популяциях были молодые самки (см. табл. 53).

Половозрастная структура четырех видов грызунов менялась по сезонам. Как и в естественных условиях, весной в населении зверьков урбанизированных территорий преобладали взрослые особи, а осенью – молодые (особенно самцы) (см. табл. 53).

Таблица 53. Половозрастная структура популяций четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях малого города

Вид	Пол	Возраст	Сезон		в целом	Зоны			
			весна	осень		I	II	III	IV
Полевая мышь	♂	взр.	42.8	15.4	24.4	28.8	26	20.5	18.9
		мол.	8.9	20.3	23.2	15.4	20.5	28.6	32.5
	♀	взр.	41.1	32.5	35.3	45.4	36.5	30.2	25.8
		мол.	7.2	21.8	17.1	10.4	17	20.7	22.8
Малая лесная мышь	♂	взр.	44.2	17.8	26.7	32.5	26.8	25	21
		мол.	5.8	27.8	20.3	18.5	18.5	21	27
	♀	взр.	46.5	31.5	36.6	36.4	40.8	33	31
		мол.	3.5	23.1	16.4	12.6	13.9	21	21
Восточно-европейская полевка	♂	взр.	32.6	8.2	19.8	28.8	25.8	15	12.5
		мол.	10.7	28.4	21.1	8.5	15.9	25	35.5
	♀	взр.	45.1	41.0	42.3	48.5	48	38.5	29.7
		мол.	11.6	22.4	16.8	14.2	10.3	21.5	22.3
Обыкновенная полевка	♂	взр.	32.6	12.9	22.2		25.5	20	22
		мол.	18.5	31.7	25.4		22.5	26.9	30
	♀	взр.	35.8	32.7	34.2		30	38.9	27.7
		мол.	13.1	22.7	18.2		22	14.2	20.3

Наиболее отчетливо эта разница выражена у восточноевропейской полевки ($\chi^2=88.5$ $df=3$ $p<0.0001$) и малой лесной мыши ($\chi^2=79.8$ $df=3$ $p<0.0001$).

В популяциях, обитающих в условиях неоднородной городской среды, выявлены и зональные различия половозрастной структуры. Наиболее изменчивым этот показатель оказался у полевой мыши и восточноевропейской полевки. У мыши по соотношению демографических групп не удалось выявить достоверных различий только между поселениями II–III и III–IV зон (см. табл. 53). У полевки между I–II и III–IV зонами, а самыми значимыми они оказались между I и IV зонами ($\chi^2=61.6$ $df=3$ $p<0.00001$). В популяциях малой лесной мыши различия установлены только в двух случаях: между населением зверьков I–IV и II–IV зон (соответственно: $\chi^2=13.5$ $df=3$ $p<0.0001$; $\chi^2=9.9$ $df=3$ $p<0.01$). Более стабильной оказалась демографическая структура популяций у обыкновенной полевки. Достоверные различия обнаружены только при сравнении населения зверьков из II и IV зон ($\chi^2=9.8$ $df=3$ $p<0.01$).

13.3.1.2. Интенсивность участия в размножении

На незастроенных территориях малого города наибольшая доля (от всех отловленных самок) размножающихся взрослых самок зарегистрирована в популяциях полевой мыши и восточноевропейской полевки (табл. 54). У трех видов (полевая, малая лесная мыши и восточноевропейская полевка) весной размножались все взрослые самки, у обыкновенной полевки таких было 88.8% (см. табл. 54). Осенью интенсивность воспроизводства падала, особенно в популяциях малой лесной мыши и обыкновенной полевки. Быстрее, чем у других видов, созревали и включались в размножение молодые самки полевой мыши и восточноевропейской полевки.

Зональные особенности участия в воспроизводстве особей разного возраста были таковы: у самок полевой мыши его интенсивность снижалась от центра к окраинам города. Кроме того, у данного вида в центре города отмечено более раннее вступление в размножение молодых самок (см. табл. 54). У малой лесной мыши и обыкновенной полевки интенсивность участия в размножении самок наоборот – повышалась от центра к периферии малого города. Самое активное участие в размножении как взрослых, так и молодых самок восточноевропейской полевки установлено в пределах II зоны Черноголовки, и менее всего репродуктивно активных зверьков отловлено на городских окраинах (IV зона) (см. табл. 54). Только у восточноевропейской полевки в осеннее время встречались старые самцы, у которых происходила инволюция семенников.

13.3.1.3. Размеры выводков

Самые крупные выводки имели самки полевой мыши, самые мелкие – обыкновенной полевки. Пометы малой лесной мыши и восточноевропейской полевки достоверно не различались (табл. 55). Сезонные различия по количеству эмбрионов на одну размножающуюся самку выражены также слабо, при этом они хорошо прослеживаются между выводками у зверьков, обитающих в центральных частях малого города и на его окраинах. Так, у полевой мыши и восточноевропейской полевки самые крупные пометы зарегистрированы в I зоне, а самые маленькие на периферии ($p<0.05$). У малой лесной мыши и обыкновенной полевки наблюдалась прямо противоположная картина: величины выводков от центра к окраинам города постепенно возрастали, достигая максимальных значений в IV зоне ($p<0.05$) (см. табл. 55).

Таблица 54. Участие в размножении четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях малого города
(доли в %)

Сезоны	Полевая мышь						Малая лесная мышь						Восточноевропейская полевка						Обыкновенная полевка								
	самцы (Sp+)			самки			самцы (Sp+)			самки			самцы (Sp+)			самки			самцы (Sp+)			самки					
	взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.		взр.	мол.				
весна	100	0		100	0		100	0		100	0		100	0		100	0		100	0		100	0		88.8	0	
осень	100	2.8		89.2	8.0		100	2.2		61.5	5.5		90.5	2.5		70.5	6.7		100	0		100	0		52.8	4.1	
в целом	100	2.5		94.0	4.5		100	2.0		78.3	4.8		95.0	2.0		88.0	5.4		100	0		100	0		68.2	3.0	
Зоны																											
I	100	4.5		100	8.0		100	0		62.0	0		100	3.0		78.5	3.0										
II	100	4.0		98.0	5.5		100	2.5		78.8	3.5		100	5.5		95.0	2.5		100	0		100	0		48.8	0	
III	100	2.0		92.0	4.0		100	2.5		85.5	5.5		95	2.0		85.0	2.0		100	0		100	0		70.8	0	
IV	100	1.0		85.5	1.5		100	3.0		90.0	7.8		90	2.0		72.5	1.0		100	0		100	0		85.5	3.0	

Таблица 55. Размеры выводков у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях малого города

		сезон			зона города			
		весна	осень	в целом	I	II	III	IV
Полевая мышь	n	46	66	112	20	28	33	31
	M ± m	7.8 ± 0.84	7.4 ± 0.93	7.7 ± 0.88	7.9 ± 0.44	7.5 ± 0.96	7.3 ± 1.01	6.5 ± 0.85
	резорбции (%)	2.5	4.8	4.2	5.3	4.2	2.5	0.8
Малая лесная мышь	n	44	38	82	10	12	22	38
	M ± m	6.5 ± 0.97	6.1 ± 0.74	6.3 ± 0.82	5.2 ± 0.27	5.5 ± 0.55	6.3 ± 0.83	7.2 ± 1.01
	резорбции (%)	1.1	2.2	1.8	4.2	2.0	0.5	0
Восточно-европейская полевка	n	38	35	73	15	20	22	18
	M ± m	6.8 ± 0.75	6.4 ± 0.81	6.6 ± 0.80	6.9 ± 0.56	6.8 ± 0.08	6.3 ± 0.85	5.5 ± 0.18
	резорбции (%)	1.8	2.5	2.1	3.3	2.8	1.7	0
Обыкновенная полевка	n	23	15	38	0	7	15	16
	M ± m	5.0 ± 1.01	4.4 ± 0.81	4.5		3.4 ± 0.62	4.0 ± 0.43	5.8 ± 0.19
	резорбции (%)	0.5	1.5	1.2		5.9	0	0

Наибольшие эмбриональные потери выявлены у полевой мыши, а наименьшими они оказались у самок обыкновенной полевки (см. табл. 55). Причем весной у всех видов они были ниже, чем осенью. И еще одна общая закономерность присуща всем четырем фоновым видам. Самая высокая эмбриональная смертность зарегистрирована в популяциях грызунов центральных зон города, и она постоянно снижалась в направлении от центра, вплоть до полного отсутствия (у видов-двойников обыкновенной полевки и малой лесной мыши) в биотопах городских окраин.

13.3.1.4. Количество выводков

Весной на незастроенных территориях малого города в популяциях полевой мыши среди размножающихся самок преобладали особи с одним выводком, их было почти в 2 раза больше, чем беременных второй раз (рис. 124). Осенью доли зверьков с первыми и вторыми выводками становились примерно равными, и появлялись самки, беременные третий раз. В целом же у данного вида в условиях малого города преобладали особи, имеющие по одному выводку.

Сходную картину долевого соотношения пометов разных генераций мы наблюдали у малой лесной мыши. Различия между обоими видами заключались лишь в том, что в популяциях лесной мыши доли самок, беременных впервые, были больше, чем беременных повторно, и в целом обнаружено меньше, чем у полевой мыши особей с третьим выводком (см. рис. 124).

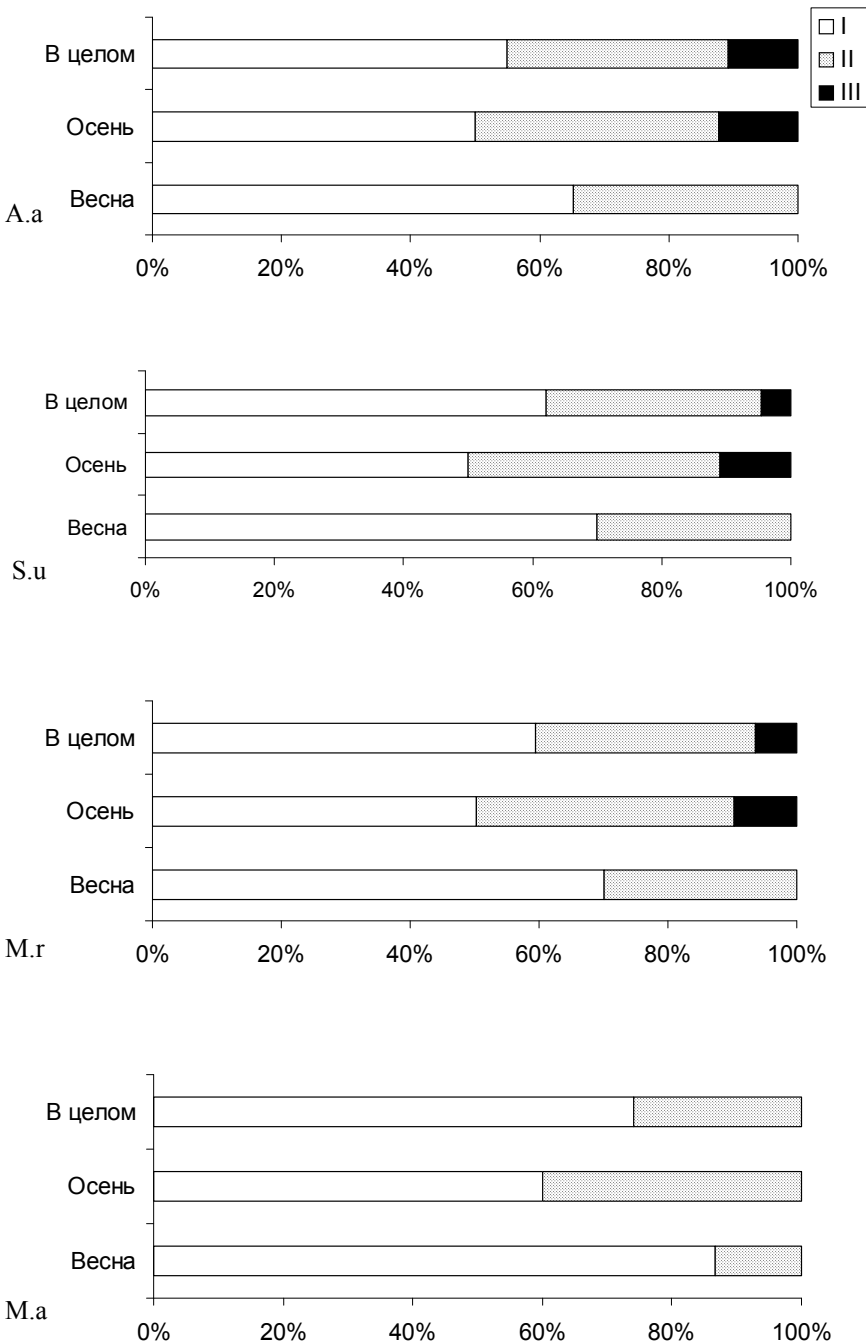


Рис. 124. Соотношение выводков разных генераций у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях малого города.

Ось ординат – сезоны, ось абсцисс – доли (%).

Обозначения: Выводки: I – первый, II – второй, III – третий, A.a – полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, M.r – восточноевропейская полевка, M.a – обыкновенная полевка.

Таким же оказалось распределение выводков у восточноевропейской полевки, но у ее вида-двойника оно было иным. Весной в популяциях обыкновенной полевки значительно (в 7 раз) преобладали самки с одним выводком см. (рис. 124). Осенью соотношение самок, беременных впервые и повторно немного выравнивалось за счет увеличения количества особей со вторыми выводками. За все время исследования не было зарегистрировано ни одной обыкновенной полевки, беременной в третий раз. И во все сезоны на незастроенных территориях малого города преобладали самки, имеющие по одному выводку.

13.3.1.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков

Средние показатели количества эмбрионов неполно характеризуют репродуктивные процессы в популяциях. Многого можно выявить при изучении распределения вариационных кривых размеров выводков. Так, если обнаруживается асимметрия в распределении вариационных кривых, это может означать действие направленного отбора, изменяющего среднюю норму изменчивости (Ивантер, Коросов, 1992). Положительная асимметрия указывает на сдвиг кривых вправо от средних значений, т.е. на увеличение значений параметра, в данном случае размера выводка. Отрицательная (сдвиг влево) – на его уменьшение. Эксцесс вариационных кривых дает дополнительную информацию. Так, отрицательный эксцесс свидетельствует о наличии действия дизруптивного отбора, положительный – на усиление действия стабилизирующего отбора. (Ивантер, Коросов, 1992). При выявлении достоверной асимметрии ярко выраженный положительный эксцесс подтверждает отбор именно в этом направлении.

Расчет коэффициентов асимметрии и эксцесса по размерам выводков полевой мыши, обитающей в малом городе, показал, что в целом у вида наблюдается действие отбора, направленного на увеличение количества эмбрионов на одну беременную самку (табл. 56).

При сравнении асимметрии и эксцессов вариационных кривых величин выводков по зонам было установлено, что наиболее симметричным распределением характеризовались пометы полевой мыши в самом центре и на окраинах города (см. табл. 56). Во II зоне у данного вида выявлено действие отбора, направленного на увеличение размеров выводков (положительная асимметрия).

Малая лесная мышь, как и в наших предыдущих исследованиях (Тихонова, Тихонов, 2003), характеризовалась вполне симметричным распределением величин выводков (особенно в лесных ценозах), о чем мы можем судить по показаниям коэффициентов асимметрии и эксцессов (см. табл. 56).

В популяциях восточноевропейской полевки, как на незастроенных территориях малого города, так и в его окрестностях (Тихонов и др., 1998), наблюдалось действие отбора, направленного на повышение плодовитости. С I по III зонам малого города выявлена положительная достоверная асимметрия в распределении вариационных кривых по величине выводков, но только во II и III зонах, судя по показаниям коэффициента эксцесса, в популяциях данного вида происходил отбор, направленный на увеличение выводков взрослых самок восточноевропейской полевки (см. табл. 56).

У обыкновенной полевки не установлено хорошо выраженной асимметрии, но в целом для всех популяций вида в пределах малого города был характерен стабилизирующий отбор по размерам выводков, о чем свидетельствует достоверный ярко выра-

Таблица 56. Коэффициенты асимметрии и эксцесса величин выводов четырех фоновых видов грызунов в малом городе

Вид	Зона	Lim	As	m(As)	t(As)	Ex	m(Ex)	t(Ex)
Полевая мышь	I	6–10	0.01	0.491	0.02	-0.37	0.95	0.4
	II	5–10	0.94	0.421	2.2*	0.74	0.121	3.4*
	III	6–10	-0.04	0.408	0.09	0.63	0.798	2.1*
	IV	5–9	0.06	0.225	0.3	0.76	0.447	0.8
	∑	5–10	0.67	0.221	3.0*	0.75	0.311	2.4*
Малая лесная мышь	I	5–6	2.04	0.858	2.1	1,7	0.999	1.7
	II	5–7	0.43	0.637	0.8	-0.33	1.232	0.3
	III	5–8	0.33	0.501	0.6	-0.82	0.972	0.8
	IV	5–9	-0.08	0.420	0.2	-1.06	0.828	1.3
	∑	5–9	0.48	0.288	1.7	-0,79	0.566	1.4
Восточно-европейская полевка	I	5–8	0.6	0.286	2.1*	0.8	0.505	1.6
	II	5–9	0.76	0.323	2.4*	1.01	0.488	2.1*
	III	5–8	0.53	0.163	3.3*	1.03	0.310	3.3*
	IV	4–7	-0.15	0.536	0.3	-1.0	0.407	0.9
	∑	4–9	0.53	0.145	3.6*	0.87	0.313	3.1*
Обыкновенная полевка	I							
	II	2–4	-1.2	0.911	1.3	2.0	0.312	6.4*
	III	3–5	0.0	0.580		1.27	0.508	2.5*
	IV	3–9	0.8	0.519	1.5	2.3	0.992	2.3*
	∑	2–9	0.71	0.562	1.2	1.3	0.602	2.2*

женный эксцесс (см. табл. 56). Подобные закономерности были выявлены ранее при изучении особенностей размножения данного вида в окрестностях малого города (см. выше).

13.3.1.6. Динамика численности и интенсивности размножения

Сравнительный анализ динамики численности и интенсивности размножения взрослых самок четырех фоновых видов грызунов в малом городе показал, что данные параметры оказались сходными у полевой и малой лесной мышью (рис. 125). При этом обилие полевой мыши (за исключением нескольких лет) было большим, чем у малой лесной мыши. Интенсивность размножения этих видов оказалась одинаковой только с 1997 по 1998 гг., во все остальные годы репродуктивная активность полевой мыши была выше.

В целом численность и ее динамика у обыкновенной и восточноевропейской полевков на незастроенных территориях малого города были сходны (см. рис. 125). До 2004 г. репродуктивная активность самок этих видов слабо различалась. Они заключались в более интенсивном воспроизводстве восточноевропейской полевки. В последние годы исследований эти различия стали более заметны. Однозначно объяснить причину данного явления сложно. Возможно, это связано с усилением в последние годы процессов урбанизации в городе и антропогенной нагрузки в его окрестностях. На что оба вида

полевки реагировали изменением своих репродуктивных стратегий. Как уже было установлено ранее, восточноевропейская полевка – вид более толерантный к присутствию человека и его хозяйственной деятельности чем его двойник – обыкновенная полевка (Тихонов и др., 1992, 1998; Тихонов, Тихонова, 1994; Карасева и др., 1995а).

Таким образом, в условиях малого города все четыре фоновых вида грызунов имели разные «репродуктивные стратегии». Преобладающая и широко распространенная на незастроенных городских территориях полевая мышь могла обитать даже в биотопах, подверженных значительному антропогенному воздействию. В этих ценозах отмечены самые высокие эмбриональные потери в популяциях вида, вероятно, и постнатальная смертность. На наш взгляд, в таких условиях полевой мыши удастся поддерживать свою численность на определенном уровне в основном благодаря активному участию в размножении и высокой плодовитости. В популяциях данного вида преобладают взрослые репродуктивно активные особи, главным образом, самки. Малую долю молодняка можно объяснить либо элиминацией в результате воздействия повышенного урбанизационного пресса, либо миграцией молодых зверьков. В популяциях данного вида, обитающих на окраинах малого города и испытывающих меньший пресс урбанизации, преобладает молодняк (главным образом самцы). Здесь ниже плодовитость, интенсивность участия в воспроизводстве и наблюдается самая низкая эмбриональная смертность.

Малая лесная мышь, по-видимому, выработала иную стратегию. Прежде всего, этот вид в отличие от полевой мыши избегает сильно нарушенных человеком территорий, тяготея к местообитаниям с умеренным антропогенным воздействием. Здесь он достигает большой численности и характеризуется высокой плодовитостью и активным участием в размножении. Половозрастная структура популяций у лесной мыши в условиях малого города менее пластична, чем у полевой мыши. Почти повсеместно преобладающей группой были взрослые репродуктивно активные самки. Вид более консервативен в выборе местообитаний и характеризуется большей стабильностью популяционных структур и основных параметров размножения, чем полевая мышь.

Репродуктивная стратегия восточноевропейской полевки в условиях малого города более напоминала таковую у полевой мыши, чем у своего вида-двойника – обыкновенной полевки. Восточноевропейская полевка оказалась почти так же устойчива к антропогенному воздействию, видимо, благодаря адаптивному механизму увеличения плодовитости и интенсивности воспроизводства в ответ на усиление урбанистического пресса. Так же, как и у полевой мыши, оба эти показателя наиболее высоки в центральных зонах города и гораздо ниже на его окраинах (Тихонов, Тихонова, 2008).

Иной оказалась репродуктивная стратегия обыкновенной полевки. Вид отличался от своего двойника большей консервативностью в выборе местообитаний, избегая территорий со значительным антропогенным воздействием. Обыкновенная полевка характеризовалась меньшей пластичностью популяционной структуры. У этого довольно чувствительного к прессу урбанизации вида под его воздействием резко падали интенсивность воспроизводства и плодовитость самок (Тихонов и др., 1998). И только на территориях, менее затронутых деятельностью человека (окрестности города), обыкновенная полевка успешно размножалась и, как следствие этого, имела большее обилие, чем на всех других городских территориях (Тихонов, Тихонова, 2008).

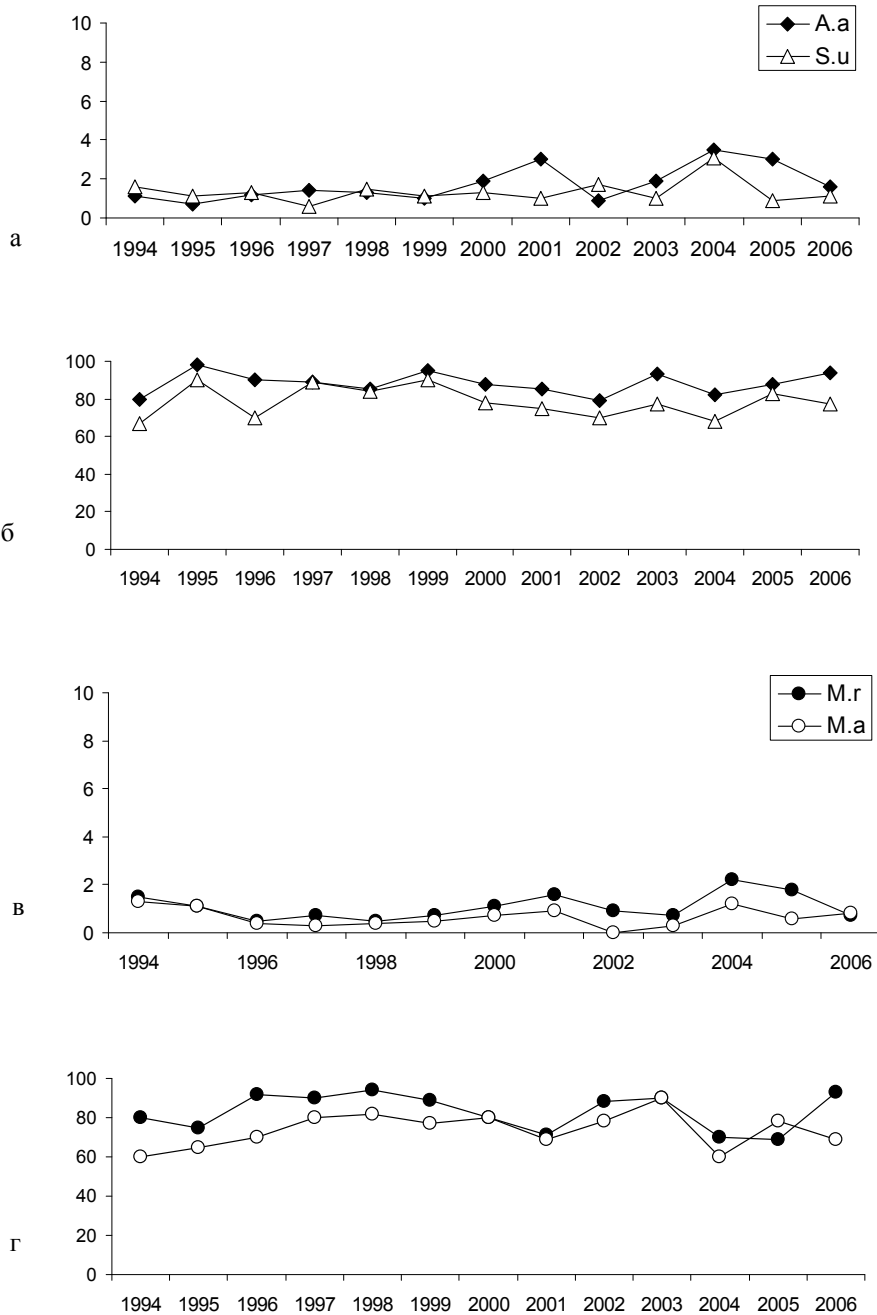


Рис. 125. Динамика численности (а, в) и интенсивности участия в размножении (б, г) четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях малого города.

Ось ординат – для (а, в) – численность (количество зверьков на 100 л-с), для (б, в) – доли (%); ось абсцисс – годы.

Обозначения: А.а - полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, М.г – восточноевропейская полевка, М.а – обыкновенная полевка.

13.3.2. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города

13.3.2.1. Демографическая структура популяций

Так же, как и на незастроенных территориях малого города, в популяциях четырех фоновых видов грызунов крупнейшего города преобладали взрослые самки (табл. 57). Второй по обилию демографической группой у полевой мыши были молодые самцы, а самой малочисленной – молодые самки. Сходным образом распределялись половозрастные группы и в популяциях малой лесной мыши. У восточноевропейской полевки превалировали взрослые самки, доли остальных групп были сопоставимы (см. табл. 57). Популяционные структуры обыкновенной и восточноевропейской полевки различались: у первой самыми малочисленными оказались молодые самки.

Половозрастная структура популяций всех видов имела хорошо выраженную сезонную изменчивость. Весной значительно превалировали взрослые особи, осенью – молодняк. Особенно сильно эта разница выражена у малой лесной мыши ($\chi^2=300.6$ $df=3$ $p<0.000001$) и менее у восточноевропейской полевки ($\chi^2=21.2$ $df=3$ $p<0.002$).

На незастроенных территориях крупнейшего города выявлены и зональные различия демографической структуры популяции грызунов. Особенно отчетливо они про-

Таблица 57. Половозрастная структура популяций четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города (доли в %)

Вид	пол	возраст	сезоны			зоны			
			весна	осень	в целом	I	II	III	IV
Полевая мышь	♂	взр.	37.3	13.5	20.3	35.0	23.5	14.0	10.8
		мол.	7.5	36.0	25.3	12.0	20.2	28.5	40.5
	♀	взр.	50.7	24.7	36.7	48.0	40.3	32.5	25.5
		мол.	4.5	25.8	17.7	5.0	16.0	25.0	23.2
Малая лесная мышь	♂	взр.	43.6	4.6	22.3	26.6	25.8	20.0	20.2
		мол.	7.2	42.4	26.4	20.0	25.8	28.5	30.7
	♀	взр.	43.5	27.3	35.5	44.4	37.5	29.8	28.5
		мол.	3.7	25.7	15.8	9.0	10.9	21.7	20.6
Восточноевропейская полевка	♂	взр.	31.0	14.5	20.6	22.4	25.2	20.4	15.0
		мол.	16.0	29.7	24.5	21.0	24.4	25.0	30.5
	♀	взр.	34.0	31.2	33.0	38.6	35.5	30.6	25.5
		мол.	10.0	24.6	21.9	18.0	14.9	24.0	29.0
Обыкновенная полевка	♂	взр.	38.6	7.0	22.6		25.0	20.5	21.0
		мол.	10.5	39.6	25.2		20.6	25.8	29.5
	♀	взр.	45.6	32.8	39.1		43.9	38.8	33.8
		мол.	5.3	20.6	13.1		10.5	14.9	15.7

являлись у полевой мыши. Сходным у данного вида оказалось соотношение половозрастных групп в населении III и IV городских зон. Более всего по данному параметру различались популяции I–IV зон ($\chi^2 = 108.4 = 3 \text{ p} < 0.000001$) и немного меньше – I–III зон ($\chi^2 = 64.4 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.00001$).

Меньшая изменчивость демографических структур популяций была присуща остальным фоновым видам грызунов. У малой лесной мыши различия в соотношении половозрастных групп установлены только в трех (а не пяти, как у полевой мыши) случаях: между I–III ($\chi^2 = 19.2 = 3 \text{ p} < 0.002$); I–IV ($\chi^2 = 20.5 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.002$) и II–IV зонами ($\chi^2 = 9.8 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.05$).

Аналогичные различия наблюдались и у восточноевропейской полевки: между I – III ($\chi^2 = 8.8 = 3 \text{ p} < 0.05$); между I – IV ($\chi^2 = 16.8 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.002$) и II – IV зонами ($\chi^2 = 19.8 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.009$) (см. табл. 57). При этом общие закономерности в изменении половозрастных структур популяций трех видов грызунов заключались в постепенном сокращении доли взрослых особей и ее увеличении у молодняка от центра к окраинам города. Если в I зоне доминировали взрослые самки восточноевропейской полевки, то в последней преобладающей группой были молодые самцы (см. табл. 57).

У обыкновенной полевки отмечена похожая тенденция к снижению обилия взрослых зверьков и возрастанию ее у молодых. Однако даже на окраинах крупного города все еще преобладали взрослые самки, молодые самцы занимали второе место по встречаемости (см. табл. 57). Популяционная структура обыкновенной полевки из смежных зон не имела достоверных различий. Однако они были выявлены между I – IV ($\chi^2 = 8,8 \text{ df} = 3 \text{ p} < 0.05$) зонами.

13.3.2.2. Интенсивность участия в размножении

Из четырех рассматриваемых видов в условиях крупнейшего города наибольший процент взрослых размножающихся самок зарегистрирован у полевой мыши (табл. 58). Высока была интенсивность размножения и у восточноевропейской полевки. Более низкой и почти одинаковой она оказалась у малой лесной мыши и обыкновенной полевки.

Весной в популяциях четырех видов в размножении участвовали все отловленные взрослые самки, к осени таких особей стало значительно меньше. Особенно резко сократилась их доля у обыкновенной полевки и малой лесной мыши. Более всего беременных молодых самок было у полевой мыши, а менее всего оказалось в популяциях обыкновенной полевки (см. табл. 58). Взрослых самцов с инволюцией семенников обнаруживали только в осеннее время у обоих видов полевок.

Зональная специфика интенсивности участия в размножении полевой мыши заключалась в том, что наибольшая доля размножающихся самок, как взрослых, так и молодых, была больше в центральных зонах города, а к периферии она постепенно снижалась (достигая минимума в IV зоне) (см. табл. 58). Похожую картину мы наблюдали и в популяциях восточноевропейской полевки. Зональные особенности участия в размножении самок малой лесной мыши заключались в том, что у взрослых доля репродуктивно активных особей снижалась (хотя и незначительно) от центра к периферии, а у молодых с I по III зону возрастала, но в IV зоне опять сокращалась (см. табл. 58). Максимальный процент размножающихся взрослых и молодых самок зарегистрирован в двух центральных зонах крупнейшего города, а минимальный – на окраинах. Противоположная закономерность наблюдалась в популяциях обыкновенной по-

Таблица 58. Участие в размножении четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города (доли в %)

Вид	пол	возраст	сезоны			зоны			
			весна	осень	в целом	I	II	III	IV
Полевая мышь	♂ (Sp+)	взр.	100	100	100	100	100	100	100
		мол.	0	4.4	4.0	3.5	5.0	3.5	1.5
	♀	взр.	100	75.0	89.0	95.0	89.8	82.5	75.0
		мол.	0	8.8	8.2	9	8.2	6.5	3.5
Малая лесная мышь	♂ (Sp+)	взр.	100	100	100	100	100	100	100
		мол.	0	3.2	2.0	0	2.5	3.0	2.8
	♀	взр.	100	50	79.0	85.0	85.0	75.0	74.5
		мол.	0	4.8	4.4	3.0	4.5	5.5	3.5
Восточно-европейская полевка	♂ (Sp+)	взр.	100	96.0	97.8	100	100	98	96
		мол.	0	2.9	2.0	0	3.5	2.5	2.5
	♀	взр.	100	66.8	82.5	95.0	90.5	80.0	70.5
		мол.	0	8.2	6.6	6.0	5.0	4.5	3.0
Обыкновенная полевка	♂ (Sp+)	взр.	100	95	97.0		85.5	100	100
		мол.	0	0	0		0	0	0
	♀	взр.	100	48	77.8		75.0	83.5	87.5
		мол.	0	2.2	1.5		0	0	1.5

левки, интенсивность воспроизводства популяций которой на окраинах города достигала максимума (см. табл. 58).

13.3.2.3. Размеры выводков

Наибольшее количество эмбрионов на одну беременную самку установлено у полевой мыши, наименьшее у обыкновенной полевки (табл. 59). Все весенние выводки у четырех видов грызунов были крупнее осенних, но недостоверно ($p > 0.05$).

Размеры помётов взрослых самок полевой мыши от центра к периферии крупнейшего города становились меньше (но недостоверно) (см. табл. 59 $p > 0.05$). У малой лесной мыши отмечена иная тенденция, т. е. меньшие выводки обнаружены у самок I зоны, а самые крупные в IV зоне ($p < 0.05$). У обыкновенной полевки во II зоне зарегистрировано меньшее количество эмбрионов на одну размножающуюся самку, а самое большое на окраинах города (см. табл. 59 $p < 0.05$).

Самые существенные эмбриональные потери на незастроенных территориях крупнейшего города выявлены у взрослых самок полевой мыши, а незначительными они оказались у малой лесной мыши (см. табл. 59). У всех четырех видов отмечена одна и та же тенденция, заключающаяся в уменьшении эмбриональной смертности в популяциях от центра к периферии Ярославля, где она становилась минимальной (полевая мышь, восточноевропейская полевка) или даже отсутствовала (у малой лесной и обыкновенной полевки) (см. табл. 59).

Таблица 59. Размеры выводков у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города

		сезон			зона города			
		весна	осень	в целом	I	II	III	IV
Полевая мышь	n	41	33	74	10	20	24	20
	$M \pm m$	7.9 ± 0.98	6.6 ± 0.91	7.8 ± 0.98	7.8 ± 0.82	7.6 ± 0.86	7.5 ± 0.93	6.8 ± 0.81
	резорбции (%)	2.3	4.4	3.3	5.8	4.8	0.6	0
Малая лесная мышь	n	38	23	61	8	12	15	26
	$M \pm m$	6.1 ± 0.52	5.6 ± 0.68	6.0 ± 0.85	5.0 ± 0.88	5.7 ± 0.74	5.8 ± 0.68	6.8 ± 0.58
	резорбции (%)	0.5	0.9	1.1	2.8	2.0	0	0
Восточно-европейская полевка	n	37	29	66	11	15	23	17
	$M \pm m$	6.8 ± 0.59	6.1 ± 0.80	6.5 ± 0.91	6.8 ± 0.78	7.8 ± 0.68	6.2 ± 0.88	6.0 ± 0.15
	резорбции (%)	1.5	2.0	1.8	2.5	1.5	0.7	0
Обыкновенная полевка	n	28	11	39	0	9	12	18
	$M \pm m$	5.5 ± 0.37	5.0 ± 0.75	5.3 ± 0.44		4.3 ± 0.41	5.3 ± 0.52	5.8 ± 0.45
	резорбции (%)	0	0.8	1.2		1.1	0.4	0

13.3.2.4. Количество выводков

Сравнительный анализ соотношения долей выводков разных генераций показал, что сходным оно оказалось у полевой мыши и восточноевропейской полевки. И у того и у другого вида весной в популяциях присутствовало сравнительно много самок, беременных повторно, они лишь незначительно уступали в обилии зверькам, имеющим по одному выводку (рис. 126). Осенью у полевой мыши явно преобладали самки со вторым выводком, меньше отловлено особей, беременных первый и еще меньше третий раз. У восточноевропейской полевки доли вторых и первых выводков оказались сопоставимы, меньше было самок, беременных третий раз (см. рис. 126). Подобное соотношение долей выводков разных генераций установлено и в целом для обоих видов.

В весенних популяциях малой лесной мыши значительно преобладали самки, беременные первый раз, осенью это соотношение резко менялось в сторону возрастания долей самок со вторыми выводками, хотя в целом их все-таки было меньше (см. рис. 126).

Очень похожая картина распределения пометов разных генераций выявлена и у обыкновенной полевки. У данного вида установлено лишь незначительное отличие от малой лесной мыши, и заключалось оно в том, что осенью доля повторно беременных оказалась меньшей, чем у лесной мыши (см. рис. 126). За весь период наблюдений ни у того, ни у другого вида не обнаружено самок, имеющих три выводка.

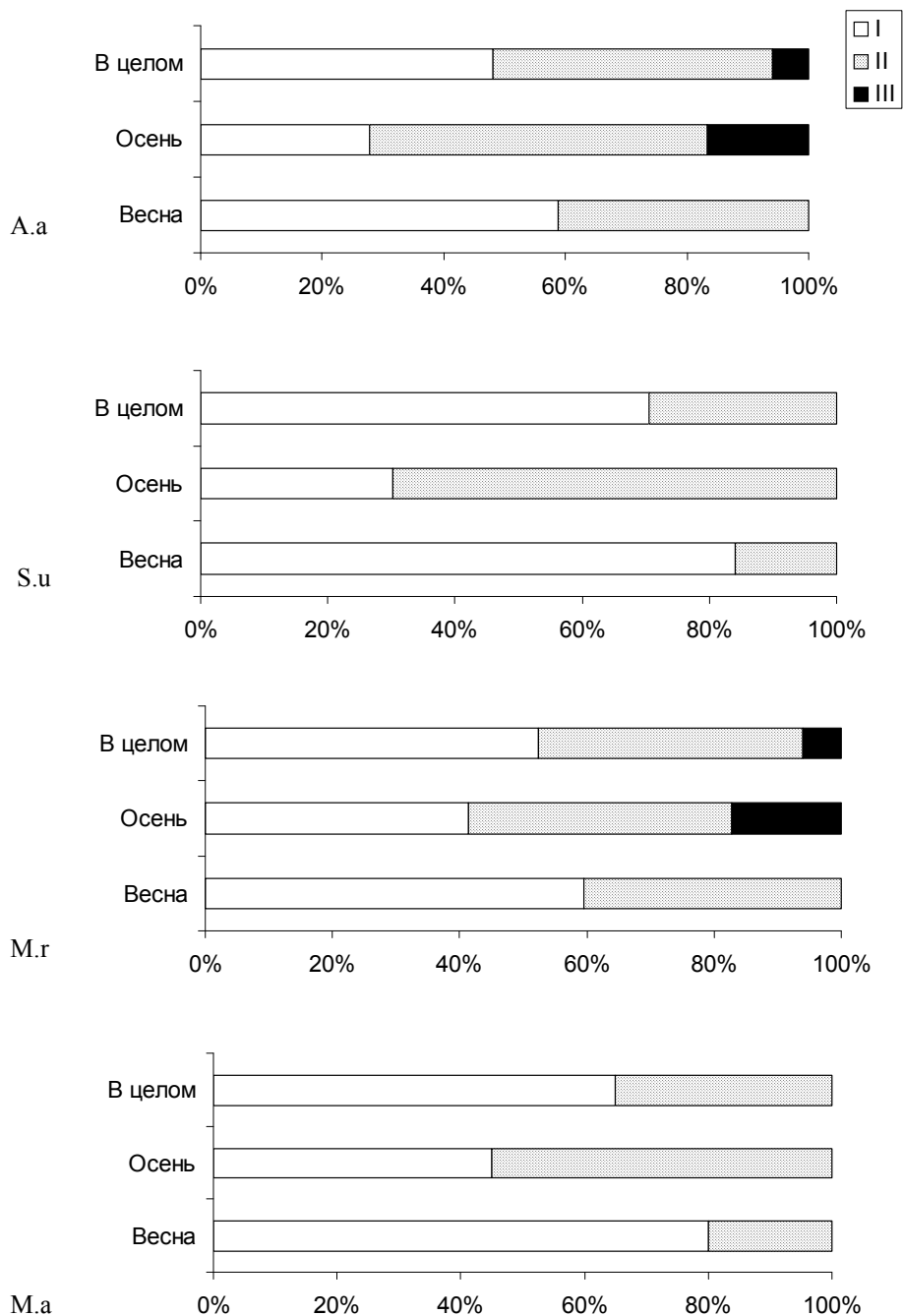


Рис. 126. Соотношение выводков разных генераций у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города.

Ось ординат – сезоны, ось абсцисс – доли (%).

Обозначения: Выводки: I – первый, II – второй, III – третий, A.a – полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, M.r – восточноевропейская полевка, M.a – обыкновенная полевка.

13.3.2.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков

У полевой мыши, обитающей в крупнейшем городе, в целом выявлена положительная достоверная асимметрия размеров выводков при выраженном положительном эксцессе (табл. 60). Это означает, что в популяциях данного вида идет отбор, направленный на увеличение размеров выводков. Но оказалось, что эта закономерность проявлялась только в I–III зонах, тогда как на окраинах города вариационные кривые размеров выводков имели вполне симметричное распределение без выраженного эксцесса.

Отсутствие достоверной асимметрии и хорошо выраженного эксцесса по размеру выводков было присуще малой лесной мыши как в целом по городу, так по каждой зоне в отдельности (см. табл. 60).

У восточноевропейской полевки по рассматриваемому признаку выявлена достоверная правосторонняя (положительная) асимметрия в целом и для трех городских зон. В последней IV зоне не установлено асимметрии и эксцесса (см. табл. 60). Положительный эксцесс величин выводков вида II и III зон и в целом в Ярославле указывает на действие отбора, направленного на увеличение плодовитости (Тихонов и др., 2009е).

Таблица 60. Коэффициенты асимметрии и эксцесса величин выводков четырех фоновых видов грызунов в крупнейшем городе

Вид	Зона	Lim	As	m(As)	t(As)	Ex	m(Ex)	t(Ex)
Полевая мышь	I	6–10	0.92	0.293	3.1*	0.87	0.252	3.4*
	II	5–10	0.87	0.401	2.5*	0.95	0.108	8.8*
	III	6–10	0.94	0.402	2.3*	0.75	0.283	2.7*
	IV	4–9	-0.04	0.408	0.09	-0.63	0.79	0.8
	∑	4–10	0.77	0.225	3.4*	0.85	0.401	2.1*
Малая лесная мышь	I	4–6	2.1	0.988	2.2	1.6	1.774	0.9
	II	5–7	0.22	0.305	0.7	-0.33	1.0	0.1
	III	5–8	0.3	0.801	0.9	-0.55	0.802	0.1
	IV	5–9	-0.11	0.112	0.9	-0.99	0.725	1.2
	∑	4–9	0.33	0.388	0.7	-0,66	0.726	0.9
Восточно-европейская полевка	I	4–6	0.6	0.297	2.2*	0.78	1.15	0.7
	II	5–7	0.88	0.162	5.4*	1.23	0.181	6.8*
	III	5–8	0.75	0.353	2.9*	0.88	0.155	5.7*
	IV	5–9	0.05	0.112	0.4	-1.0	1.03	0.9
	∑	4–9	0.74	0.205	3.5*	0.58	0.152	3.8*
Обыкновенная полевка	I							
	II	2–4	-0.08	0.511	0.2	0.31	2.0	0.2
	III	3–5	0.02	0.080	0.3	1.07	0.121	8.8*
	IV	4–9	0.55	0.84	0.8	1.9	0.702	2.7*
	∑	2–9	0.44	0.378	1.2	1.28	0.432	2.9*

Примечание: * – значения статистически достоверны.

Наиболее симметричным распределением характеризовались выводки обыкновенной полевки, а отчетливо выраженные эксцессы этого признака в двух последних городских зонах и в целом по городу подтверждают наличие стабилизирующего отбора по данному признаку в популяциях вида (см. табл. 60).

13.3.2.6. Динамика численности и интенсивности размножения

Многолетняя динамика численности двух видов мышей оказалась сходной: у них совпадали подъем численности в 1996 г. и спады в 1998 и 2002 гг. (рис. 127). Максимум обилия малой лесной мыши приходился на 1999 г., а у полевой – на 2001 г. Кроме того, численность последнего вида почти всегда была выше, чем у малой лесной мыши.

Сходной оказалась и интенсивность размножения самок мышей. Только у полевой мыши в воспроизводстве популяций участвовало большое количество взрослых особей (рис. 127).

Практически одинаковые закономерности изменения обилия и участия в размножении самок установлены на незастроенных территориях крупнейшего города у видов-двойников обыкновенной полевки (рис. 127). Отличия заключались лишь в том, что в 1999–2000 гг. колебания численности полевков происходили в противофазе, и восточноевропейская полевка почти постоянно имела большую репродуктивную активность (рис. 127).

13.3.3. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации

13.3.3.1. Демографическая структура популяций

В целом о соотношении демографических групп в популяциях четырех фоновых видов грызунов в Москве можно сказать следующее: у полевой мыши преобладали молодые самцы и взрослые самки, доля взрослых самцов была наименьшей (табл. 58). Превалирующей группой в популяциях малой лесной мыши были взрослые самки и молодые самцы, самой малочисленной – взрослые самцы (см. табл. 58). В популяциях восточноевропейской полевки взрослых самок было больше, на втором месте оказались взрослые самцы, а доли молодых самцов и самок сопоставимы (см. табл. 58). Самая многочисленная демографическая группа обыкновенной полевки – это взрослые самки. Долевой вклад самцов обеих возрастных категорий примерно равен, менее всего было зарегистрировано молодых самок (см. табл. 61).

У всех четырех видов выявлены отчетливо выраженные сезонные различия половозрастной структуры популяций. Как и в природных сообществах, весной в населении зверьков в Москве явно превалировали взрослые особи, осенью – молодые (см. табл. 61). Наиболее сильно различались весенние и осенние популяции обыкновенной полевки ($\chi^2=117.8$ $df=3$ $p<0.00001$) и менее – у восточноевропейской ($\chi^2=68.7$ $df=3$ $p<0.0001$).

Особый интерес представляет изучение демографической структуры популяций видов в разных зонах города. У полевой мыши выявлены следующие закономерности: в зонах, близких к городскому центру, доля взрослых самая высокая, и она постепенно снижалась по мере приближения к окраинам (см. табл. 61). От центра к периферии городской агломерации доминирующей группой постепенно становились молодые самцы, на второе место по обилию выходили молодые самки. Демографическая структура

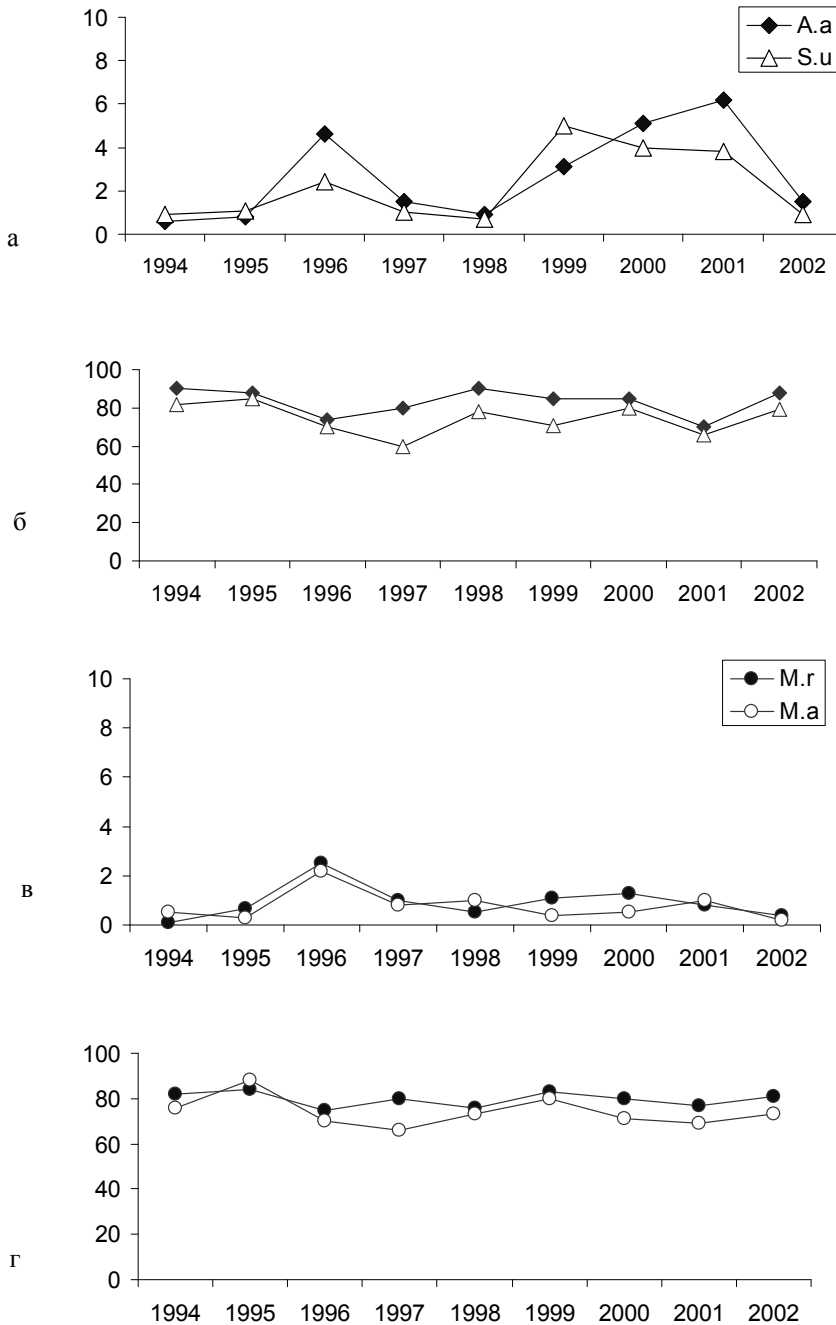


Рис. 127. Динамика численности (а, в) и интенсивности участия в размножении (б, г) четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города.

Ось ординат – для (а, в) – численность (количество зверьков на 100 л-с), для (б, в) – доли (%); ось абсцисс годы.

Обозначения: А.а – полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, М.г – восточноевропейская полевка, М.а – обыкновенная полевка.

Таблица 61. Половозрастная структура популяций четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации (доли в %)

Вид	пол	возраст	сезоны			зоны			
			весна	осень	в целом	III	IV	V	VI
Полевая мышь	♂	взр.	46.6	10.6	18.4	28.5	22.0	15.0	10.2
		мол.	8.0	37.0	31.2	15.0	25.0	35.5	46.8
	♀	взр.	39.4	25.2	27.9	47.0	34.1	20.2	10.4
		мол.	6.0	27.2	22.5	9.5	18.9	29.3	32.6
Малая лесная мышь	♂	взр.	37.6	10.0	17.8	24.0	20.8	14.4	12.1
		мол.	13.5	35.9	29.0	22.0	2.4	35.8	37.5
	♀	взр.	40.7	25.1	30.0	38.0	35.0	29.1	20.1
		мол.	8.2	29.0	23.2	16.0	18.8	20.7	30.3
Восточно-европейская полевка	♂	взр.	44.5	17.8	30.7	38.2	28.4	28.2	28.0
		мол.	6.0	29.5	17.8	8.3	20.9	26.3	20.0
	♀	взр.	45.8	30.7	37.9	48.5	34.7	30.5	35.0
		мол.	3.7	22.0	13.6	5.0	16.0	15.0	17.0
Обыкновенная полевка	♂	взр.	40.7	7.1	24.3	39.5	22.8	20.1	15.2
		мол.	5.1	41.1	22.6	5.0	15.2	28.5	39.9
	♀	взр.	50.8	33.9	42.6	50.8	45.7	38.8	32.5
		мол.	3.4	17.9	10.5	4.7	16.3	12.6	12.4

популяций полевой мыши характеризовалась высокой изменчивостью, и наиболее значимой она оказалась между населением зверьков III и VI зон ($\chi^2=68.8$ df=3 $p<0.0001$)

Подобные закономерности в изменении половозрастной структуры популяций при-суши и малой лесной мыши. У нее отмечено постепенное убывание долей взрослых особей от центра к окраинам города на фоне увеличения количества молодых, особенно самцов (см. табл. 61). Однако структура популяций данного вида была не столь изменчива, как у полевой мыши. У малой лесной мыши не установлено различий в соотношении демографических групп между населением зверьков III и IV ; V–VI зон города. Наиболее отчетливыми, как и в случае с полевой мышью, они были между III и VI зонами ($\chi^2=48.7$ df=3 $p<0.0001$).

У восточноевропейской полевки в III зоне Москвы хорошо заметно преобладание взрослых зверьков, в остальных зонах при превалировании взрослых самок доли самцов разного возраста сопоставимы, и менее всего зарегистрировано молодых самок (см. табл. 61). В отличие от двух предыдущих видов не отмечено четко выраженного возрастания обилия молодняка от центральных зон к окраинам. По соотношению половозрастных групп отличались от всех прочих только популяции III зоны. Особенно от VI ($\chi^2=33.2$ df=3 $p<0.0001$).

Структура популяций обыкновенной полевки изменялась следующим образом: в зонах, расположенных ближе к центру города, превалировали взрослые самки, а на окраи-

нах – молодые самцы (см. табл. 61). Наибольшие различия установлены между популяцией III и VI зон ($\chi^2=59.2$ $df=3$ $p<0.0001$). Между IV – V и V – VI они недостоверны.

13.3.3.2. Интенсивность участия в размножении

Напомним, что об интенсивности воспроизводства мы судили по долевого соотношению размножающихся и не размножающихся самок. Наиболее интенсивным оно было в популяциях восточноевропейской полевки и полевой мыши (табл. 62). У мыши доля участвующих в размножении молодых самок была выше, чем у других видов. Весной у всех видов процент размножающихся взрослых зверьков больше. Осенью в популяциях мышей зарегистрировано несколько взрослых самцов с инволюцией семенников, у полевок подобного не отмечено (см. табл. 62).

Зональные особенности размножения видов в Москве таковы: у полевой мыши наиболее интенсивное воспроизводство установлено в III зоне, причем не только во взрослой части популяции, но и среди молодых (см. табл. 62). К окраинам города этот показатель плавно снижался. Прямо противоположная картина наблюдалась в популяциях малой лесной мыши, в которых от центра к окраинам городской агломерации происходило возрастание долей взрослых размножающихся самок (см. табл. 62). Наибольшее участие в воспроизводстве взрослых самок восточноевропейской полевки установлено в III зоне города (см. табл. 62). Однако зональные различия данного показателя были выражены не столь значимо, как у двух видов мышей. Можно говорить лишь о некоей наметившейся тенденции снижения доли репродуктивно активных взрос-

Таблица 62. Участие в размножении особей разного возраста четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации (доли в %)

Вид	пол	возраст	сезоны			зоны			
			весна	осень	в целом	III	IV	V	VI
Полевая мышь	♂ (Sp+)	взр.	100	99.0	99.6	100	100	100	99
		мол.	10.0	1.0	2.0	4.0	2.0	2.0	0.8
	♀	взр.	98.2	55.8	70.9	81.5	75.0	67.5	60.3
		мол.	8.5	2.8	3.2	5.0	3.0	2.8	1.5
Малая лесная мышь	♂ (Sp+)	взр.	100	96.5	98	100	100	99.0	95.0
		мол.	0	1.8	1.0	0	2.0	1.5	1.2
	♀	взр.	95.5	45.0	63.5	55.0	59.5	66.3	71.5
		мол.	0	2.0	1.8	0	0	0	1.8
Восточно-европейская полевка	♂ (Sp+)	взр.	100	100	100	100	100	100	100
		мол.	1.2	0.8	1.0	0	2.0	1.2	1.0
	♀	взр.	100	67.3	86.5	90.0	88.4	85.0	80.0
		мол.	1.0	1.8	1.5	0	2.5	2.0	1.5
Обыкновенная полевка	♂ (Sp+)	взр.	100	100	100	100	100	100	100
		мол.	0	0	0	0	0	0	0
	♀	взр.	93.6	45.5	63.5	40.0	60.5	70.0	83.5
		мол.	0	1.1	0.8	0	0	1.0	2.2

лых самок от центра к периферии города. У обыкновенной полевки выявлены другие закономерности, сходные с таковыми у малой лесной мыши: в популяциях полевки установлен рост интенсивности участия в размножении взрослых самок от III зоны (где она минимальна) до VI зоны (где она достигала максимальных значений). В последних зонах крупнейшей городской агломерации появлялись даже молодые размножающиеся сеголетки (см. табл. 62).

13.3.3.3. Размеры выводков

На территории крупнейшей городской агломерации самые большие выводки зарегистрированы у полевой мыши, а самыми маленькими они оказались у обыкновенной полевки (табл. 63). Пометы, приносимые самками всех четырех видов грызунов, весной были крупнее (хотя и недостоверно) осенних. При этом выявлены статистически значимые зональные различия. Так, у полевой мыши самые большие выводки зарегистрированы в III зоне, а самые маленькие – в VI, у малой лесной мыши – наоборот (см. табл. 63 $p < 0.05$). В популяциях восточноевропейской полевки III и VI зон количество эмбрионов на одну размножающуюся самку было достоверно меньше, чем в IV зоне (см. табл. 63). Мелкие выводки обыкновенной полевки из III и IV зон явно отличались от более крупных пометов V и VI зон (см. табл. 63).

Таблица 63. Размеры выводков у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации

		сезон			зона города			
		весна	осень	в целом	III	IV	V	VI
Полевая мышь	n	539	605	1144	109	258	338	439
	M ± m	8.6 ± 0.99	7.5 ± 1.01	7.8 ± 1.00	8.6 ± 0.94	8.2 ± 1.08	7.3 ± 1.01	6.3 ± 1.02
	резорбции (%)	2.2	4.2	3.9	5.8	4.5	1.0	0.5
Малая лесная мышь	n	181	152	333	43	70	96	124
	M ± m	7.6 ± 0.81	6.0 ± 0.98	6.6 ± 0.89	5.2 ± 0.81	6.5 ± 1.11	7.2 ± 0.88	7.7 ± 1.01
	резорбции (%)	1.0	1.5	1.2	5.0	1.3	1.1	0.2
Восточноевропейская полевка	n	548	393	941	68	213	392	268
	M ± m	7.2 ± 0.71	6.4 ± 0.85	6.8 ± 0.75	6.2 ± 0.36	7.0 ± 0.41	6.8 ± 0.77	5.9 ± 0.42
	резорбции (%)	2.8	4.0	3.0	4.8	4.3	2.5	0.7
Обыкновенная полевка	n	288	155	443	6	10	125	302
	M ± m	5.3 ± 0.55	4.5 ± 0.83	4.8 ± 0.77	4.0 ± 0.24	4.4 ± 0.54	5.3 ± 0.22	5.8 ± 0.52
	резорбции (%)	1.7	3.0	2.8	8.0	3.0	2.0	0

Количество детенышей зависит и от эмбриональной смертности: доимплантационной (потеря оплодотворенных яйцеклеток) и постимплантационной (резорбции).

Самые высокие эмбриональные потери характерны для полевой мыши и восточноевропейской полевки, наименьшие – для малой лесной мыши (см. табл. 63). Причем у всех видов отмечена одинаковая тенденция: от периферии города к центру показатели эмбриональных потерь возрастают, становясь максимальными в III зоне. Сезонные различия не столь отчетливы и выражены в меньшей смертности в весеннее время года.

13.3.3.4. Количество выводков

Весной в популяциях полевой мыши при незначительном преобладании самок, беременных впервые, встречалось много особей со вторым выводком и даже несколько зверьков с третьим (рис. 128). К осени доли самок с одним и двумя выводками стали сопоставимыми, и увеличилось количество самок, беременных в третий раз. В целом соотношение самок с одним и двумя выводками оказалось примерно равным, тогда как доля мышей с третьим выводком была значительно меньшей.

У малой лесной мыши и восточноевропейской полевки картина соотношения разных поколений оказалась сходной. Так, весной самок, беременных повторно, оказалось в 4 раза меньше, чем беременных в первый раз (рис. 128). Осенью их доли стали сопоставимы, и появились самки с третьим выводком.

В популяциях обыкновенной полевки независимо от сезона года преобладающей группой являлись самки с одним выводком (рис. 128). Доля повторно беременных самок мала, и не зарегистрировано ни одной полевки, беременной в третий раз.

13.3.3.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков

Чтобы лучше оценить стратегию размножения каждого вида в крупнейшей городской агломерации Москве, был проведен анализ асимметрии и эксцессов вариационных рядов по размерам выводков.

У полевой мыши выявлена достоверная положительная асимметрия, свидетельствующая об увеличении плодовитости в целом по городу и в популяциях, обитающих с III по V зоны (табл. 64). Коэффициент эксцесса подтвердил действие направленного отбора на увеличение размеров выводков у данного вида в условиях крупнейшей городской агломерации. Только в менее затронутых антропогенным воздействием зонах (VI) кривые распределения размеров выводков у полевой мыши могут считаться вполне симметричными. Аналогичные результаты получены нами при изучении особенностей размножения этого вида в окрестностях Черноголовки, где у полевой мыши была отмечена склонность к увеличению плодовитости на территориях, испытывающих антропогенное воздействие (см. выше).

В Москве более симметричным распределением характеризовались выводки малой лесной мыши (см. табл. 64), что совпадает с данными о плодовитости вида на территориях, прилегающих к малому и крупнейшему городам.

Наши предыдущие исследования вариационных кривых размеров выводков восточноевропейской полевки на территории крупнейшей городской агломерации указывали на то, что с 1987 по 1995 гг. у данного вида наметилась тенденция к снижению плодовитости (Тихонов, Тихонова, 1997). Это происходило на фоне постепенного падения чис-

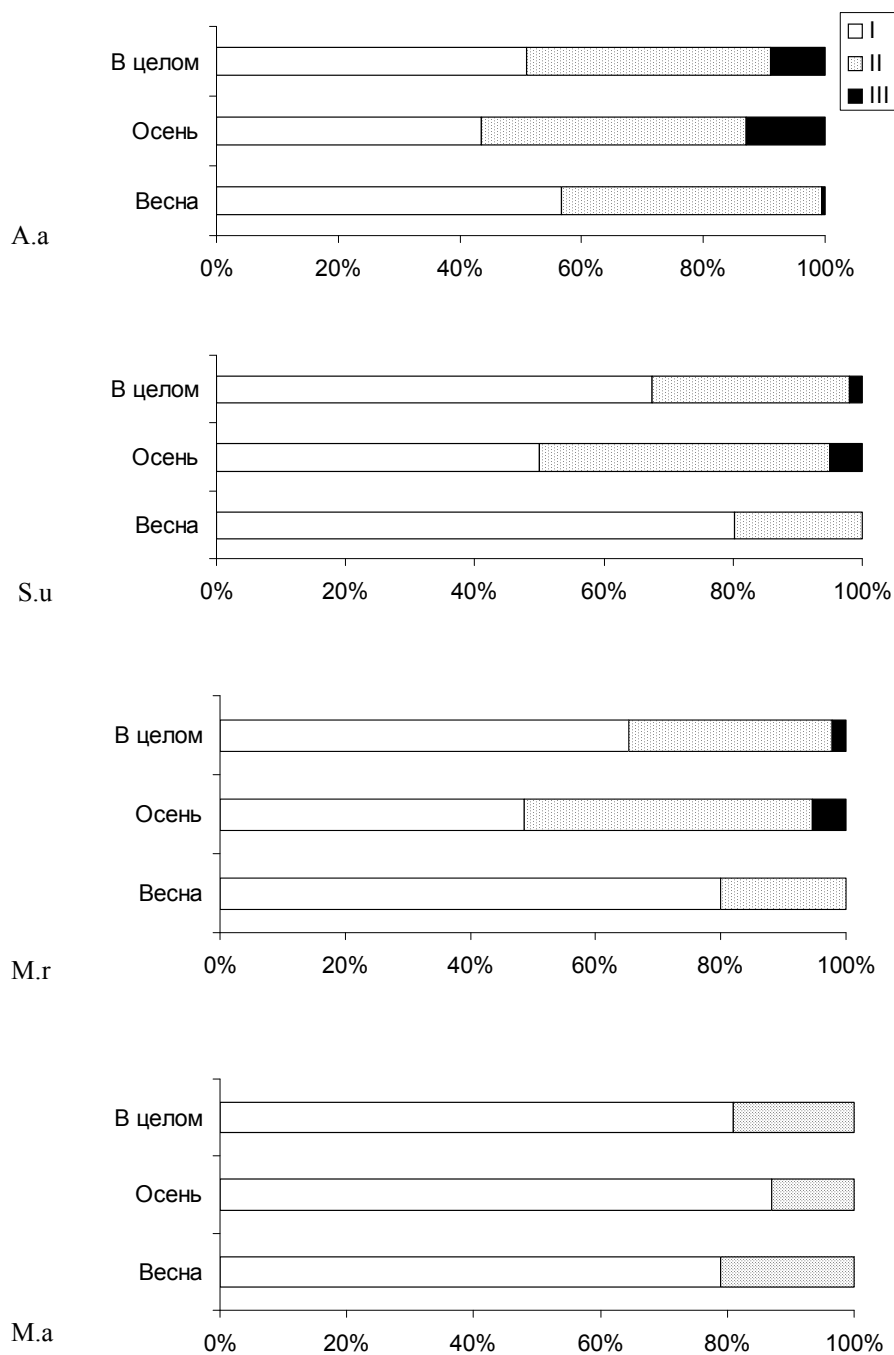


Рис. 128. Соотношение выводков разных генераций у четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города.

Ось ординат – сезоны, ось абсцисс – доли (%).

Обозначения: Выводки: I – первый, II – второй, III – третий, A.a – полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, M.r – восточноевропейская полевка, M.a – обыкновенная полевка.

ленности вида в целом по городу (рис. 130), которое отмечали и другие исследователи (Карасева и др., 1999). Затем с 1997 по 2003 гг. произошел рост обилия, возможно, за счет наметившегося отбора на повышенную плодовитость самок. О чем мы судили по положительной достоверной асимметрии и показателям эксцесса как в целом по городу, так в III и IV зонах (см. табл. 64). В двух последних зонах Москвы распределение размеров выводков этого вида было симметрично, а эксцесс не выражен (см. табл. 64).

Сходные закономерности присущи восточноевропейской полевке в биотопах, испытывающих значительную антропогенную нагрузку, в окрестностях Черноголовки (см. выше).

Ранее у обыкновенной полевки (1987–1995 гг.) на территории Москвы установлена тенденция к снижению плодовитости, особенно в местообитаниях с сильным антропогенным воздействием (Тихонов, Тихонова, 1997). Но в целом за весь период исследования она была характерна лишь для популяций в пределах III городской зоны, где установлена достоверная отрицательная асимметрия (см. табл. 64). В IV зоне наблюдается вполне симметричное распределение размеров выводков без выраженного эксцесса. В двух последних зонах и в целом по городу у обыкновенной полевки по данному параметру выявлено действие стабилизирующего отбора.

Таблица 64. Коэффициенты асимметрии и эксцесса величин выводков четырех фоновых видов грызунов в крупнейшей городской агломерации

Вид	Зона	Lim	As	m(As)	t(As)	Ex	m(Ex)	t(Ex)
Полевая мышь	III	6–12	0.99	0.102	9.7*	0.83	0.157	5.3*
	IV	4–12	0.75	0.251	2.9*	0.81	0.370	2.2*
	V	4–11	0.68	0.333	2.04*	0.78	0.361	2.1*
	VI	4–10	0.21	0.218	0.9	0.24	0.344	0.69
	∑	4–12	0.74	0.246	3.01*	0.80	0.311	2.6*
Малая лесная мышь	III	3–9	0.03	0.242	0.12	2.11	0.75	2.8*
	IV	4–9	0.16	0.301	0.5	-0.53	0.660	0.8
	V	5–10	0.01	0.163	0.06	-0.39	0.581	0.7
	VI	5–11	0.35	0.289	1.2	-0.07	0.47	0.15
	∑	3–11	0.15	0.341	0.4	0.08	0.219	0.36
Восточно-европейская полевка	III	5–9	0.95	0.335	2.9*	2.08	0.821	2.5*
	IV	5–10	1.19	0.433	2.7*	1.2	0.354	3.4*
	V	5–9	0.19	0.372	0.5	-0.21	0.194	1.08
	VI	4–8	-0.01	0.134	0.07	-0.28	0.407	0.7
	∑	4–10	0.98	0.356	2.7*	0.88	0.313	2.8*
Обыкновенная полевка	III	3–5	-0.98	0.243	4.0*	-0.61	0.777	0.8
	IV	4–5	-0.94	0.758	1.2	-0.05	0.125	0.4
	V	4–7	-0.19	0.414	0.4	0.98	0.301	3.3*
	VI	4–9	-0.09	0.216	0.3	1.89	0.425	4.4*
	∑	3–9	-0.34	0.222	1.5	0.99	0.401	2.5*

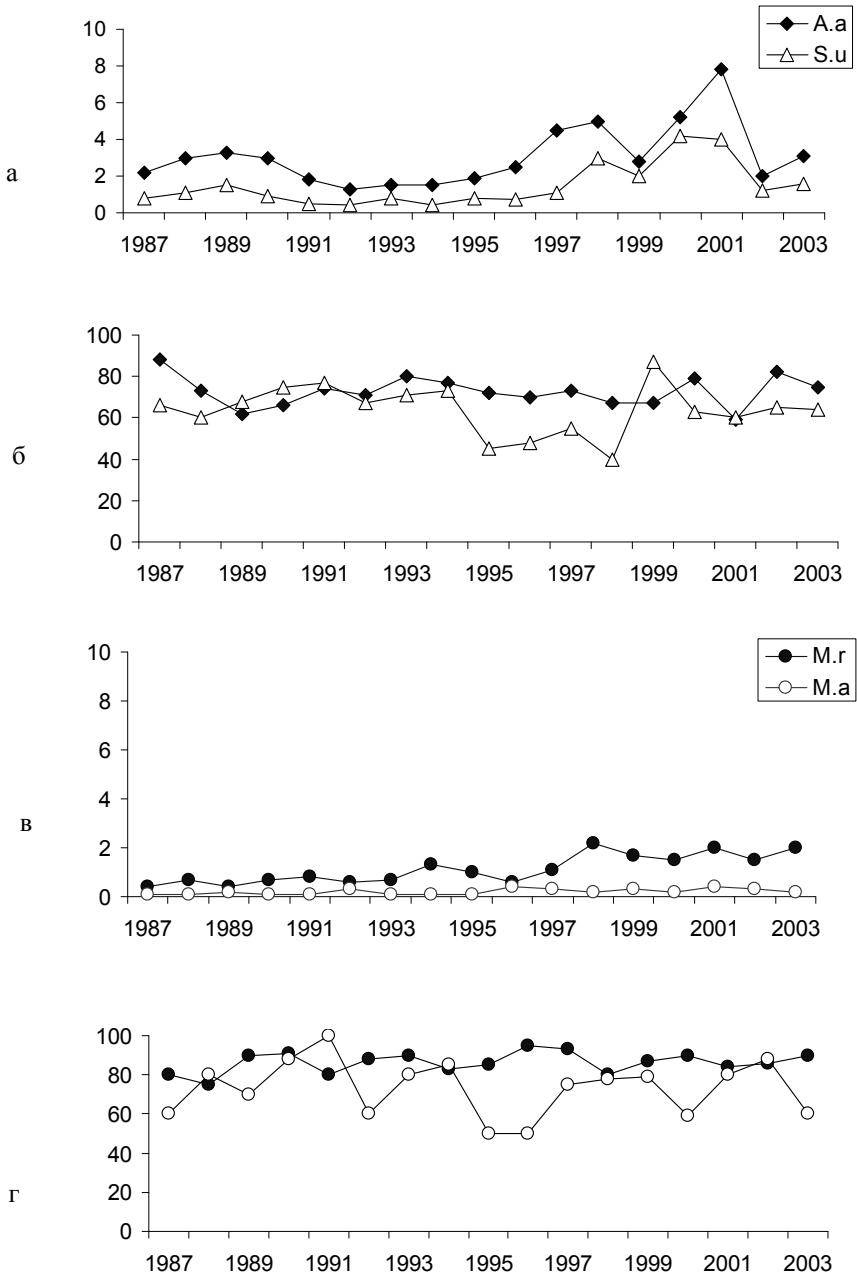


Рис. 129. Динамика численности (а, в) и интенсивности участия в размножении (б, г) четырех фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

Ось ординат – для (а, в) – численность (количество зверьков на 100 л-с), для (б, в) – доли (%); ось абсцисс годы.

Обозначения: А.а – полевая мышь, S.u – малая лесная мышь, М.г – восточноевропейская полевка, М.а – обыкновенная полевка.

13.3.3.6. Динамика численности и интенсивности размножения

Экологически успешные на территории крупнейшей городской агломерации Москвы полевая и малая лесная мыши за период с 1987 по 2003 гг. имели сходную динамику численности, но у первого вида обилие было всегда выше (рис.129). Интенсивность размножения взрослых самок полевой мыши оказалась более стабильной и почти во все годы наблюдений более высокой, чем малой лесной мыши (см. рис. 130). Нечто похожее мы наблюдали в паре видов-двойников обыкновенной полевки. Более многочисленная восточноевропейская полевка характеризовалась высокой и стабильной активностью участия в размножении взрослых самок, в то время как у ее двойника – обыкновенной полевки – этот показатель был не только ниже, но и более изменчив (рис. 129).

13.3.4. Сравнение особенностей размножения четырех видов грызунов, обитающих на незастроенных территориях трех городов разного географического ранга

Итак, мы приходим к выводу, что в условиях трех городов более успешно размножается полевая мышь, у которой большие эмбриональные потери и, по всей видимости, смертность молодняка компенсируются возрастанием плодовитости вида и его высокой репродуктивной активностью. Все это позволяет данному виду поддерживать численность на определенном уровне и широко распространиться по незастроенным урбанизированным территориям, даже подверженным значительному антропогенному воздействию.

Близка к этому и «стратегия» восточноевропейской полевки. Но данный вид оказался более чувствительным, чем полевая мышь, к прессу урбанизации и предпочитал биотопы с несколько меньшими антропогенными нагрузками, где полевка имела высокую плодовитость и интенсивное воспроизводство.

Малая лесная мышь – менее пластичный, чем полевая мышь, вид в условиях города, но и ей удалось сравнительно хорошо приспособиться к обитанию на урбанизированных территориях. Лесная мышь явно избегала сильно трансформированных деятельностью человека местообитаний и, тяготея к мало затронутым древесно-кустарниковым биотопам, достигала в них довольно большого обилия благодаря высокой плодовитости и активному участию в размножении.

Обыкновенная полевка менее адаптирована к городской среде. Только на малолюдных и мало затронутых антропогенным воздействием территориях (поля, луга) она имела более высокую численность и интенсивность воспроизводства. По нашему мнению, исчезновение в городах подобных биотопов может способствовать резкому падению обилия обыкновенной полевки.

13.4. Адаптивные особенности поведения мелких млекопитающих урбанизированных территорий

В этом разделе дан краткий анализ особенностей поведения мелких млекопитающих, имеющих адаптивное значение для обитания в городской среде. Считается, что характер и направленность поведенческих адаптаций могут определяться специфическими особенностями городов, как среды обитания (Баруш, 1980). К ним относятся:

1. Разнообразии городских местообитаний и их мозаичное и довольно близкое расположение относительно друг друга. При этом, с одной стороны, благодаря широким возможностям животные могут выбрать подходящее местообитание, но с другой – выбор ограничен из-за специфичности биотопов. Наличие подобного несравнимого с природой разнообразия и сложности предметных компонентов, отсутствие их аналогов в естественной среде ставят перед животными, обитающими в городе, труднейшую задачу поведенческой адаптации.

2. Непредсказуемый (не сезонный) характер изменений городской среды обитания нередко носит катастрофический характер, приводящий к существенным изменениям или уничтожению биоценозов и замене их техноценозами. Это вынуждает животных отправляться на поиск новых, более подходящих местообитаний.

3. Высокая динамичность городской среды, вызванная деятельностью человека, подвергающая серьезному испытанию адаптивные поведенческие возможности даже синантропных видов.

4. Непосредственная близость и постоянное присутствие человека, увеличивающие не только динамичность среды, но и создающие предпосылки для установления определенных отношений между животными и людьми.

5. Проведение мероприятий, направленных на сокращение человеком численности некоторых видов животных (Клаустницер, 1990);.

Существуют разные точки зрения в отношении поведенческих адаптаций видов-синурбанистов к обитанию в городах. Согласно одной, это всего лишь реализованные преадаптации, то есть генетически закрепленные формы поведения, не выходящие за рамки видовой нормы реакции (Грабовский, 1984, 1986; Корбут, 1986). По мнению других исследователей, подобный подход сильно упрощает понимание процессов синурбанизации (Константинов, 1992; Баруш, 1980; Константинов и др., 1984; Соколов, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996б). Они рассматривают приспособленность диких животных к жизни в городах как результат перестройки поведения животных под влиянием среды. Благодаря подобным внутривидовым изменениям поведения образуются так называемые «городские популяции», при этом особенности поведения особей, входящих в их состав, отличаются от индивидуумов сельских или дикоживущих популяций. Например, у гемисинантропных видов, осваивающих урбанизированную территорию не в качестве временных местообитаний, а как постоянную среду обитания (Гливич, 1980; Walasz, 1990). Логичнее всего полагать, что для синурбанизации животных большое значение имеет не только преадаптация, которая в значительной степени обеспечивается экологической пластичностью видов, но и их приспособление (адаптация). Согласно компромиссной точки зрения, в далеком прошлом предковые формы видов – будущих синурбанистов – обладали рядом поведенческих преадаптаций, позволивших им перейти к жизни в урбоценозах. Маловероятно, что они обладали полным набором поведенческих адаптаций, присущих особям ныне существующих видов. По мере перехода к жизни в городах поведение модифицировалось, закреплялись те поведенческие особенности, которые способствовали существованию в новой окружающей среде. Подтверждением этой точки зрения служит сравнительный анализ исследовательского поведения дикоживущих и синантропных видов домашних мышей (Мешкова и др., 1998).

В настоящее время существует достаточно много работ, посвященных особенностям взаимосвязи со средой и изучению адаптивных особенностей поведения настоя-

щих синантропов – серой крысы и видов надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* (Лялин, 1974; Соколов и др., 1980, 1994; 1996; Котенкова и др., 1989; Мешкова, 2003; Мешкова и др., 1994; Мешкова, Федорович, 1994; Kotenkova et al., 1994, 2004). Именно эти виды хорошо адаптированы к обитанию в непосредственной близости от человека, и в отличие от других грызунов способны обитать в центральных частях мегаполисов. Их эколого-физиологические, этолого-экологические и психологические адаптации рассмотрены в ряде обзорных работ, к которым мы и отсылаем заинтересованного читателя (Fertig, Edmonds, 1969; Bronson, 1984; Мешкова и др., 1994; Мешкова, Федорович, 1996; Котенкова, Мунтяну, 2006, 2007; Котенкова, 2009; Котенкова, Мальцев, 2010). Данных о приспособительном поведении гемисинантропных видов гораздо меньше (Зоренко и др., 1989; Тихонов, Тихонова, 2004; Тихонова и др., 2005). Кратко рассмотрим те эколого-этологические особенности, которые позволяют синантропным и гемисинантропным видам обитать в урбанизированной среде. Многие авторы отмечают, что именно поведенческие особенности относятся к ведущим факторам, позволяющим грызунам обитать в городах (включая мегаполисы), а настоящим синантропам колонизировать огромные территории (Мешкова, Федорович, 1996). Обычно авторы указывают на высокую «этологическую пластичность» синантропных видов. Что же кроется за этим термином?

Во-первых, серые крысы и синантропные виды домовых мышей отличаются высокой лабильностью социально-этологической структуры группировок, которая адекватно изменяется в зависимости от условий существования (Соколов, Квашнин, 1990; Краснов, Хохлова, 1989, 1994). Как показал анализ литературных и собственных данных (Котенкова, Мунтяну, 2006), у синантропных видов домовых мышей в зависимости от условий обитания может иметь место система индивидуальных, индивидуально-групповых и семейно-групповых участков обитания, при этом могут наблюдаться сезонные изменения пространственно-этологической структуры группировок. При обитании в постройках при высокой плотности взаимоотношения между самцами могут складываться по принципу доминирования-подчинения или же формируется система охраняемых самцами участков. В основе лежат агрессивные взаимодействия между самцами. В ряде случаев у *M. musculus* агрессивные взаимодействия либо сведены к минимуму, либо отсутствуют полностью, благодаря чему образуются «неструктурированные» группировки. Лабильность пространственно-этологической структуры у синантропных мышей, ее зависимость от условий существования, представляется одной из адаптаций этих видов, способствующей их космополитическому распространению (Краснов, Хохлова, 1989, 1994; Котенкова, Мунтяну, 2006). Внутривидовая агрессивность играет разную роль в поддержании пространственно-этологической структуры у разных популяций синантропных домовых мышей. Лабильность пространственно-этологической структуры группировок дикоживущих видов не столь высока (Соколов и др., 1990; Котенкова, Мунтяну, 2006). Такая лабильность характерна до определенной степени и для других синантропных и отчасти гемисинантропных видов, что в значительной мере обуславливает их толерантность к высокой плотности популяций при обитании на небольших территориях. Эта особенность весьма значима для адаптации видов к условиям городской среды. Установлено много случаев обнаружения больших скоплений серых крыс и домовых мышей в условиях сельских и городских населенных пунктов (Котенкова и др., 1989; Соколов, Квашнин, 1990). Известна склонность полевой мыши к агрегации – скоплению зверьков (Косой, 1985; Тихонова, 1990а,

1994). Есть указания на то, что восточноевропейская полевка более толерантна, чем ее вид-двойник, к высокой плотности популяций (Гладкина, 1996). Выявлена терпимость восточноевропейской полевки к особям своего вида на ограниченных пространствах. Это отмечено и при совместном обитании обоих видов в агроценозах, при этом восточноевропейская полевка была менее активна, в то время, когда активность ее вида-двойника повышалась (рис. 130), и, наоборот, при объединении на одной территории двух этих видов их активность также становилась синхронной.

В экспериментах в вольерах большой площади восточноевропейская полевка оказалась более общительным и менее агрессивным видом, чем обыкновенная полевка. Так, при объединении разных семейных групп восточноевропейских полевок они быстро образовывали общую группу (Тихонов и др., 2006б; 2009б; Тихонова и др., 2007а). При этом их суточные ритмы почти полностью синхронизировались (рис. 132). В от-

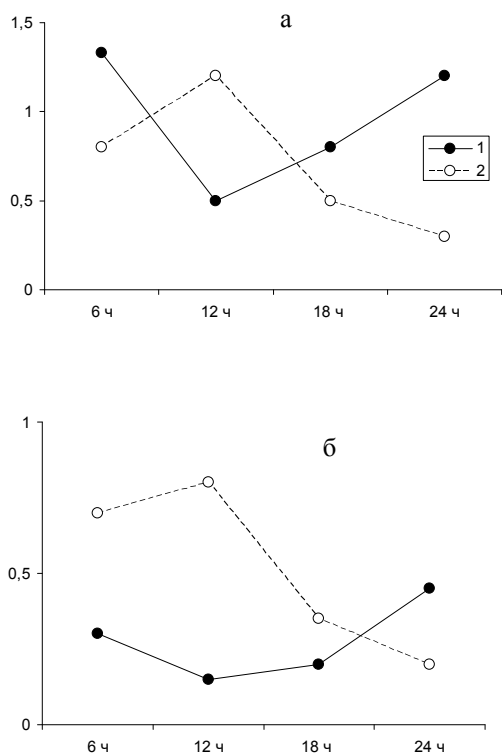


Рис. 130. Особенности суточной активности обыкновенной и восточноевропейской полевки при совместном обитании в огородах на окраине малого города.

Ось ординат – индекс активности (А), ось абсцисс – часы.

Обозначения: а – летом, б – осенью. 1 – восточноевропейская полевка, 2 – обыкновенная полевка.

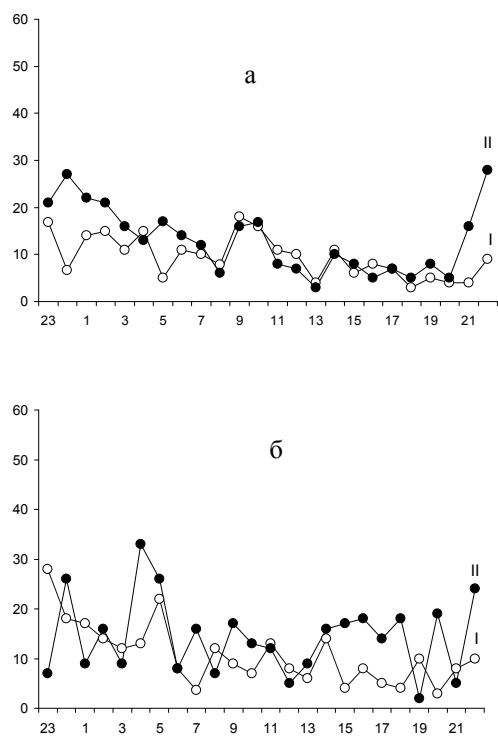


Рис. 131. Особенности суточной активности обыкновенной и восточноевропейской полевки в эксперименте до и после образования межвидовой группировки.

Ось ординат – активность (мин), ось абсцисс – часы.

Обозначения: а – до объединения видов, б – после объединения видов. I – восточноевропейская полевка, II – обыкновенная полевка.

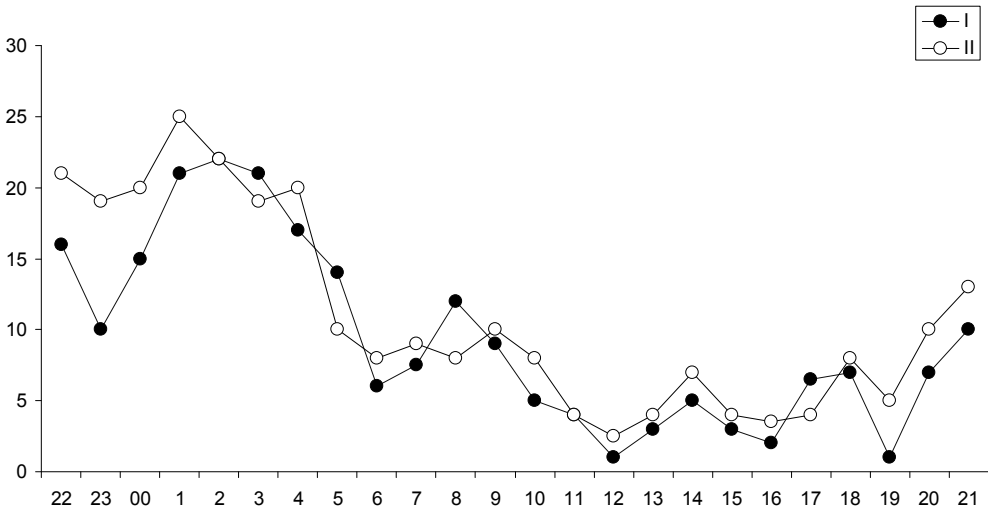


Рис. 132. Особенности суточной активности восточноевропейской полевки в эксперименте до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – активность (мин), ось абсцисс – часы.

Обозначения: I – до объединения, II – после объединения.

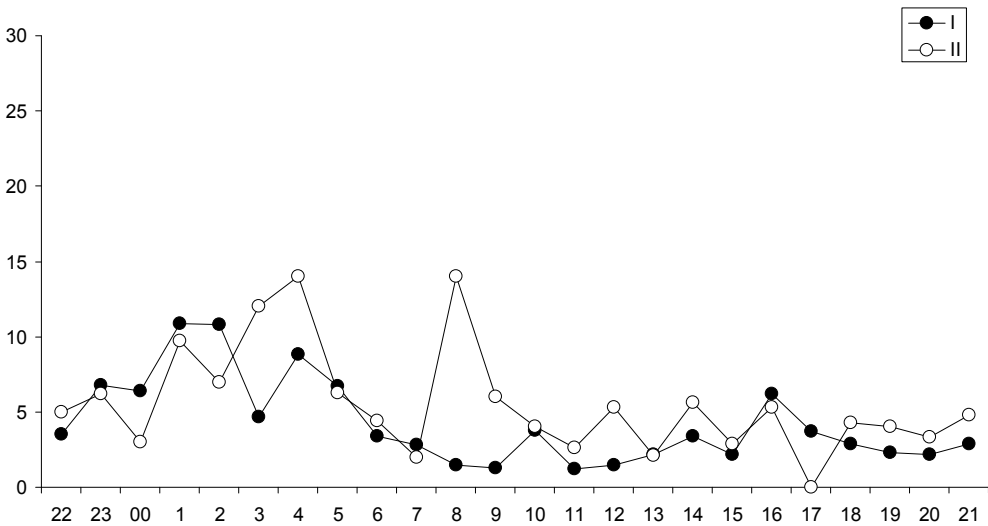


Рис. 133. Особенности суточной активности обыкновенной полевки в эксперименте до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – активность (мин), ось абсцисс – часы.

Обозначения: I – до объединения, II – после объединения.

личие от восточноевропейских полевков, обыкновенные полевки продолжали сохранять прежние группы, при этом наблюдалась межгрупповая агрессивность. Даже если до объединения их суточные ритмы были сходны, то после они становились асинхронными (рис. 133). На следующем этапе исследований сравнивали динамику социального поведения, которая различалась у видов-двойников обыкновенной полевки (рис.134) (Тихонов и др., 2009б,в). После объединения изолированных семейных групп обыкновенной полевки количество внутригрупповых взаимодействий значительно увеличилось и сохранилась на высоком уровне (рис. 135). Сразу возросла доля агрессивных контактов, хотя почти все они имели ритуализированный характер. Объединение обыкновенных полевков не приводило к перестройке социальной структуры разных семейных групп и образованию общей одновидовой группы. На протяжении всего опыта (25 дней) в межгрупповых контактах вида постоянно преобладали агрессивные взаимодействия (рис. 136). Причем среди них были и жесткие контакты(укусы, драки, клубки). Более агрессивные зверьки этого вида могли полностью уничтожить соседние группы и занять их территорию (Тихонов и др., 2009б,д). Подобное наблюдали и другие исследователи на овощных базах и в животноводческих постройках (Карасева и др., 1995, 1999). Сразу после объединения изолированных семейных групп восточноевропейских полевков число внутригрупповых контактов достоверно возрастало, но это происходило только в первые два дня (рис. 137). Соотношение разных типов контактов внутри групп этого вида оказалось более изменчивым, чем у обыкновенной

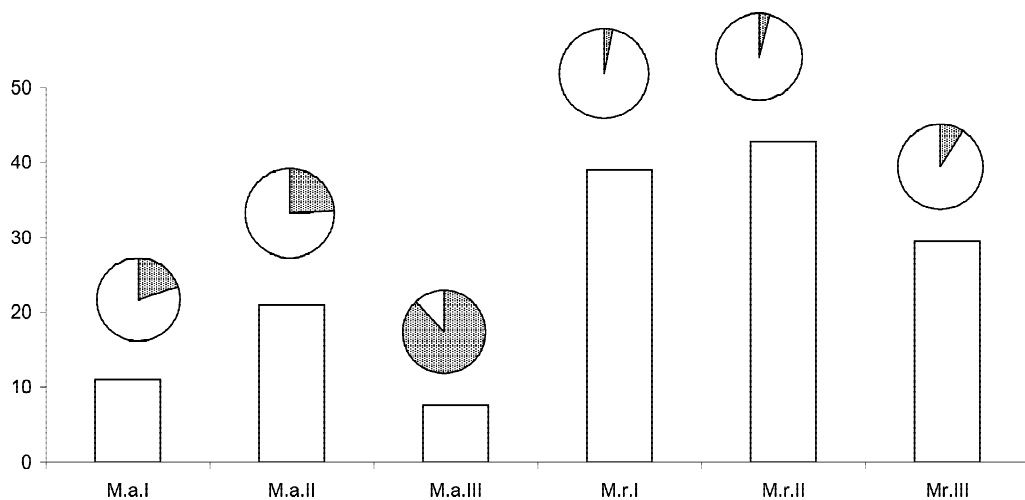


Рис. 134. Характер взаимодействий у обыкновенной и восточноевропейской полевков до и после объединения групп конспецификов.

Ось ординат – количество контактов. Круговыми диаграммами показаны доли неагрессивных (белый цвет) и агрессивных (штриховка) взаимодействий. Ось абсцисс – варианты взаимодействий.

Обозначения: М.а.І – внутригрупповые взаимодействия обыкновенных полевков до объединения групп; М.а.ІІ – то же после объединения групп; М.а.ІІІ – межгрупповые контакты у обыкновенных полевков; М.г.І – внутригрупповые взаимодействия восточноевропейских полевков до объединения групп, М.г.ІІ – то же после объединения групп; М.г.ІІІ – межгрупповые контакты у восточноевропейских полевков.

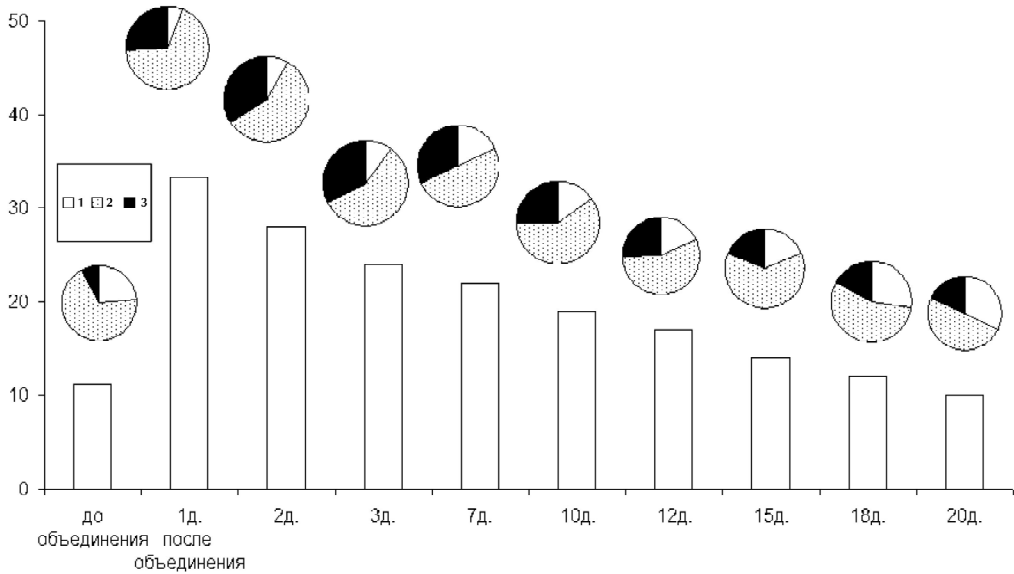


Рис. 135. Характер внутрigrupповых взаимодействий обыкновенной полевки до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – количество контактов, ось абсцисс – дни.

Обозначения: Круговыми диаграммами показаны доли разных взаимодействий: 1 – дружелюбные, 2 – опознавательные, 3 – агрессивные.

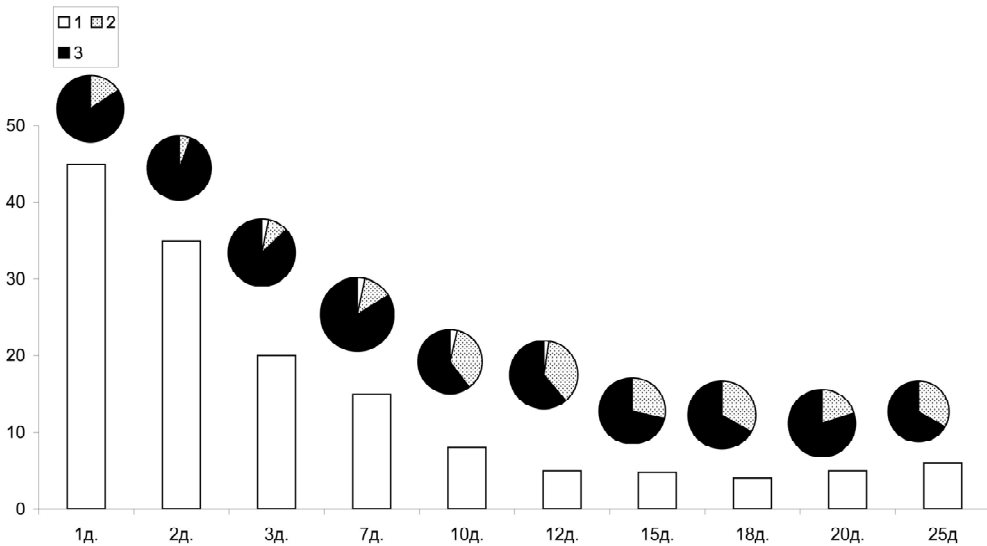


Рис. 136. Характер межгрупповых взаимодействий обыкновенной полевки до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – количество контактов, ось абсцисс – дни.

Обозначения: Круговыми диаграммами показаны доли разных взаимодействий: 1 – дружелюбные, 2 – опознавательные, 3 – агрессивные.

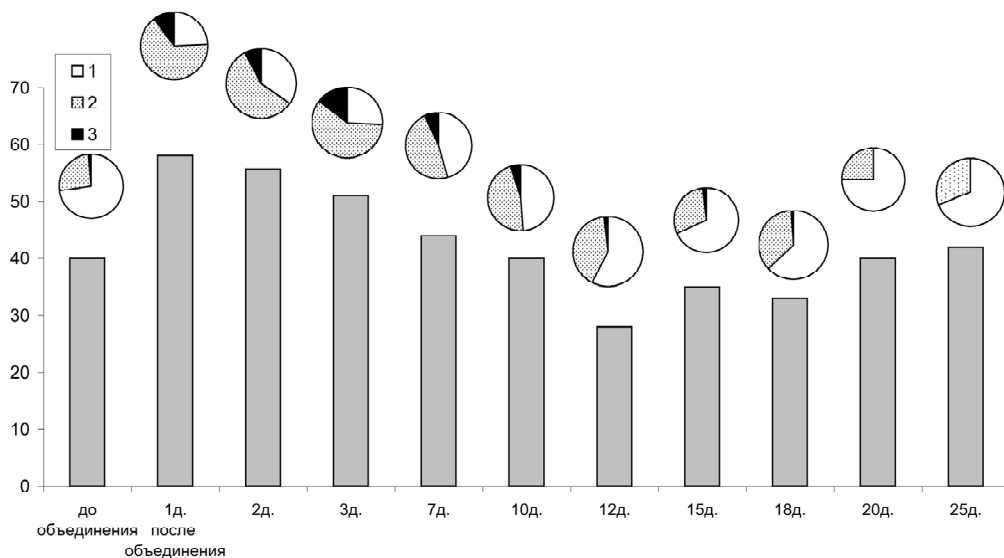


Рис. 137. Характер внутригрупповых взаимодействий восточноевропейской полевки до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – количество контактов, ось абсцисс – дни.

Обозначения: Круговыми диаграммами показаны доли разных взаимодействий: 1 – дружелюбные, 2 – опознавательные, 3 – агрессивные.

полевки. В изолированных семейных группах восточноевропейской полевки всегда преобладали дружелюбные взаимодействия. Но при объединении разных семей сначала (первые три дня) резко возрастала доля опознавательных контактов (1-й день: $\chi^2=145.9$, $df=3$, $p<0.000005$; 2-й: $\chi^2=68.7$, $df=3$, $p<0.00005$; 3-й: $\chi^2=146$, $df=3$, $p<0.000005$).

При наблюдениях за зверьками после устранения изолирующих преград между вольерами (в течение 25 дней), восточноевропейские полевки из разных семей постепенно (в разное время) сформировали общую группу. В процессе знакомства членов разных семейных групп произошла быстрая перестройка, и внутригрупповое социальное поведение уже через неделю наблюдений практически не отличалось от такового до объединения (см. рис. 137). Самое большое количество контактов как внутри, так и между разными группами зарегистрировано в течение двух первых дней после объединения, а на третий день число этих взаимодействий заметно снизилось (см. рис. 137). Уже с 12-го дня между разными семьями преобладали дружелюбные контакты. До конца эксперимента (всего 25 дней) в группах происходили существенные перестройки социальной структуры, которые во всех случаях приводили к образованию общих семейных групп. В группах обыкновенных полевок подобного мы не наблюдали. Преобладающими типами взаимодействий были нейтрально-опознавательные, в отдельных случаях агрессивные (рис. 138).

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что внутривидовые отношения у видов-двойников различаются, что может быть связано с разным уровнем агрессивности у представителей этих видов. Для обыкновенной полевки характерно избегание незнакомых особей и асинхронизация суточной активности, что является

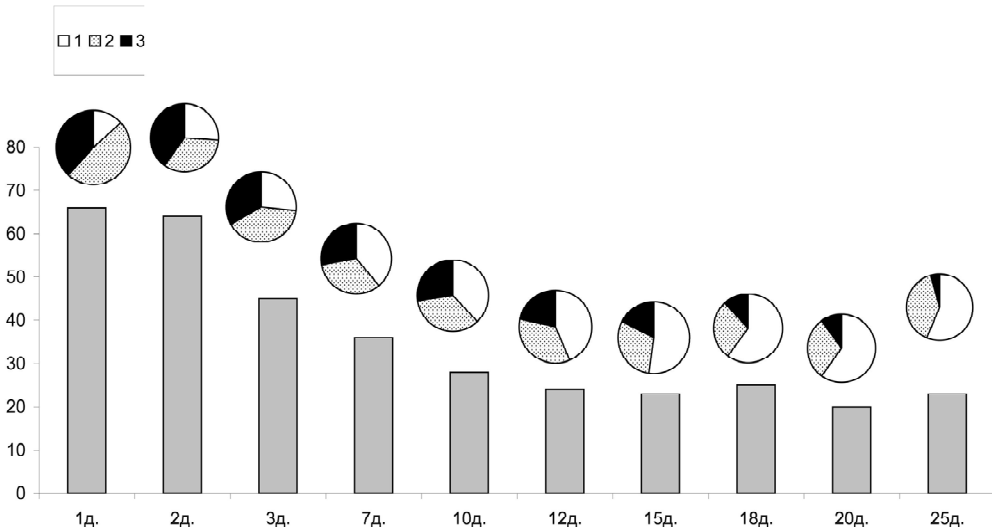


Рис. 138. Характер межгрупповых взаимодействий восточноевропейской полевки до и после объединения разных семейных групп.

Ось ординат – количество контактов, ось абсцисс – дни.

Обозначения: Круговыми диаграммами показаны доли разных взаимодействий: 1 – дружелюбные, 2 – опознавательные, 3 – агрессивные.

невыгодным для выживания популяций в условиях повышенной скученности, которая может возникать в местообитаниях на урбанизированных территориях. У восточноевропейской полевки синхронизация ритмов и образование общих групп способствуют лучшему выживанию особей, обитающих в плотно заселенных городских биотопах. В случае объединения разновидовых групп восточноевропейские полевки перестраивали свои суточные ритмы и переносили свою активность на то время, когда у обыкновенных полевков она снижалась (см. рис. 131). Это позволяло восточноевропейской полевке, занимая другую временную нишу, избегать конкурентных отношений со своим более агрессивным видом-двойником. Сходную картину получил в своих экспериментах Халле (Halle, 2000) и другие исследователи, изучавшие поведение систематически и экологически близких видов грызунов (Кучерук, 1946, 1988; Зоренко, 1984, 1988; Карасева и др., 1995 а,б, 1999; Као Ван Шунг, Кузнецов, 1992; Калинин, 1994).

Еще одной адаптивной особенностью видов, склонных к синантропии, можно считать наличие «реставрирующей» части популяции – достаточно большого числа подвижных зверьков, способных к размножению, которые являются мобильным резервом вида. Благодаря этому возможно быстрое восстановление численности на территориях, откуда представители данного вида по какой-либо причине исчезли, например, после дератизации (Щипанов, 2000, 2004). Правда, такими же свойствами обладают и популяции дикоживущих видов, в частности, курганчиковой мыши (Щипанов, Шутова, 1989), поэтому данную особенность нельзя считать специфической характеристикой именно синантропных видов. Тем не менее, наличие реставрирующей части популяции, вероятно, необходимо для выживания и процветания синантропных, а, по всей вероятности, и гемисинантропных видов.

Настоящие синантропы отличаются очень высокой по сравнению с дикоживущими видами исследовательской активностью, способностью использовать предметы обстановки и обихода человека в свою жизнедеятельности и осваивать весь объем помещений, высокой пластичностью в выборе мест для гнезда и гнездового материала (Мешкова, 1986; Kotenkova et al., 1994; Мешкова, Федорович, 1994, 1996; Плескачева и др., 2007).

Это было показано в экспериментах многими исследователями на видах, имеющих разную склонность к синантропии. Например, на серой крысе (Росицкий, Крадохвил, 1953; Соколов и др., 1980; Мешкова, 1981, 1983, 1985; Соколов, Карасева, 1985; Серая крыса..., 1990; Федорович и др., 1995; Barnett, 1963; Barnett, Cowan, 1976); на разных видах рода *Mus* (Кроукрофт, 1970; Мешкова и др., 1986; Мелкова, 1989; Домовая мышь..., 1990; Федорович и др., 1992, 1994, 1995; Загоруйко, 1993; Wolf, 1981); на видах-двойниках обыкновенной полевки (Зоренко, 1981, 1988; Ленец, Яскин, 1988; Зоренко и др., 1989; Обыкновенная полевка..., 1994; Тихонов, Тихонова, 2004; Тихонова и др., 2005).

Стратегия освоения нового пространства различается у синантропных и дикоживущих близкородственных видов домовых мышей. Количественные и качественные различия между разными видами и формами мышей подробно описаны нами ранее (Соколов и др., 1993; Kotenkova et al., 1994; 2004; Мешкова и др., 1998). Нами проведено несколько серий наблюдений: в камере небольших размеров (0,4 м²) (рис. 139), в выгородке с домиками (30 м²) (рис. 140), а также в вольере, интерьер которой имитировал «жилую комнату» (16 м²) (рис. 141). В первом эксперименте не найдено существенных различий в освоении нового пространства у домовых и курганчиковых мышей. Отмечено только, что домовые мыши на протяжении всего эксперимента проявляли одиночные ориентировочно-исследовательские стойки, тогда как у курганчиковых мышей через 30 мин наблюдений они группировались в «звездочки» (рис. 139). В выгородке большой площади характер освоения новой территории домовыми и курганчиковыми мышами существенно различался. Домовые мыши выглядывали из домика и уже через 2–3 сек стремительно выбегали из него. После этого исследовали выгородку, перемещаясь вдоль стен, после чего осваивали центр помещения. Курганчиковые мыши осваивали территорию постепенно, переходя от одного укрытия к другому и делая из них короткие исследовательские «вылазки» (рис. 140). Найдены также количественные различия в проявлении разных элементов ориентировочно-исследовательского поведения у этих видов. Еще ярче различия между синантропными и дикоживущими формами проявились в «жилой комнате», где находились предметы обстановки и обихода человеческих жилищ (рис. 142). Проанализировано исследовательское поведение 8 форм мышей, 3 дикоживущих и 5 синантропных. Помимо количественных различий в проявлении разных элементов ориентировочно-исследовательского поведения выявлена разная стратегия освоения и использования пространства у дикоживущих и синантропных форм (Kotenkova et al., 1994; Мешкова и др., 1998). Представители синантропных форм осваивали и использовали в дальнейшем весь объем помещения, включая высокие предметы, такие, как стол, стулья, тумбочку и другие. Дикоживущие формы исследовали и осваивали лишь горизонтальный план вольеры, иногда залезая на невысокие предметы.

Резюмируя полученные данные, приходим к следующему заключению. Все исследованные нами и другими авторами виды и формы домовых мышей различаются по

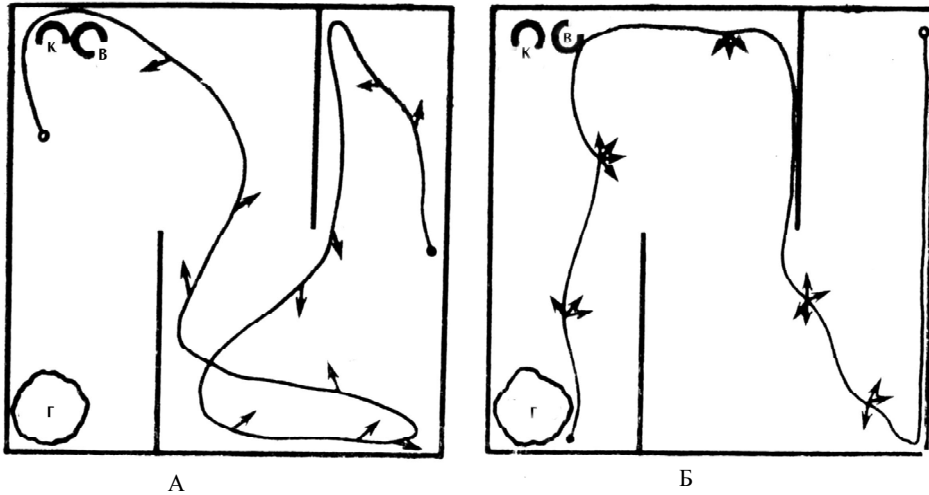


Рис. 139. Характер освоения камеры и ориентировочно-исследовательских стоек у домашних (А) и курганчиковых (Б) мышей.

Стрелкой показано направление ориентировочно-исследовательских стоек.

г – гнездо, к – корм, в – вода.

количественным показателям ориентировочно-исследовательского поведения. Особенности ориентировочно-исследовательского поведения домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.lato*, а также других, более отдаленных в систематическом отношении видов, четко отражают их экологическую специфику, прежде всего обитание либо в жилищах и постройках человека, либо в природе. Все синантропные формы и виды отличаются интенсивной и долго не угасающей исследовательской активностью, высокой локомоторной активностью, многочисленными и разнообразными контактами с обследуемыми предметами, стремлением обследовать новое пространство во всем доступном им объеме. Они обследуют новую территорию быстрее, чем дикоживущие виды и формы и отличаются частыми и разнообразными попытками выбраться из помещения. При этом на фоне других синантропных видов *Mus domesticus* выделяется наибольшей активностью. У них максимальная длина пробега и наибольшее число контактов с новыми предметами среди восьми исследованных форм мышей. *M. domesticus* превосходят все другие виды и формы мышей по своей способности осваивать вертикальные предметы (Kotenkova et al., 1994; Мешкова и др., 1998). Таким образом, особенности исследовательского поведения синантропной формы у них проявляются в более выраженном виде. Не исключено, что именно хорошо развитое исследовательское поведение и высокая активность способствовали широкому расселению этого вида мышей по земному шару, а также тому, что на стыке ареалов *domesticus* и *musculus* первые оттесняют последних (Affray et al, 1988). Близким к синантропным видам мышей оказался характер освоения «жилой комнаты» гемисинантропным видом – восточноевропейской полевкой (рис. 143). Специальных работ по изучению исследовательского поведения полевой мыши не проводили, однако есть указания, что у данного вида ориентировочно-исследовательское поведение более сложное, чем у малой лесной мыши (Карасева и др., 1999; Москвитина и др., 2006; Агулова и др., 2008).

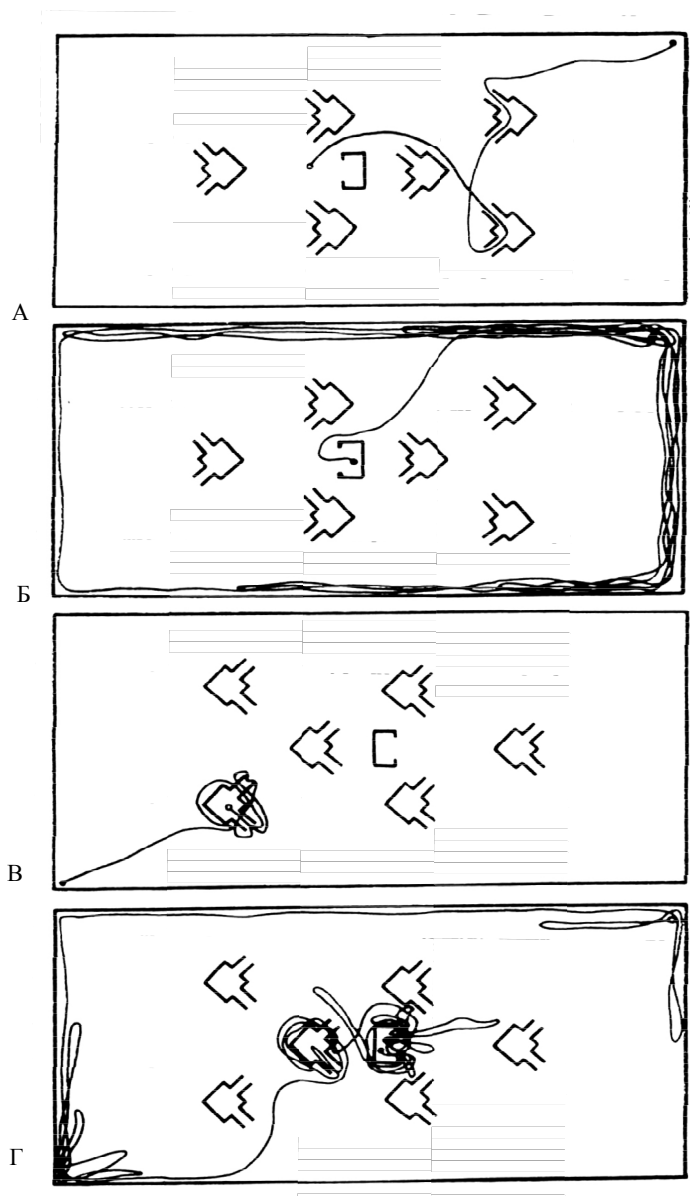


Рис. 140. Особенности освоения нового пространства (выгородки) домовыми (А,Б) и курганчиковыми (В,Г) мышами (на конкретных примерах).

На рисунке показаны домики из плексигласа и траектории перемещения зверьков..

С нашей точки зрения, одной из существенных характеристик поведения синантропных видов грызунов, которому придается явно недостаточное значение, как одному из решающих факторов в эволюции настоящих синантропов, является пластичность поведения по отношению к присутствию и хозяйственной деятельности человека, а также орудиям лова и отравленным приманкам. Разными авторами неоднократно отмечалось, что синантропные грызуны, в том числе, и домовые мыши, хорошо при-

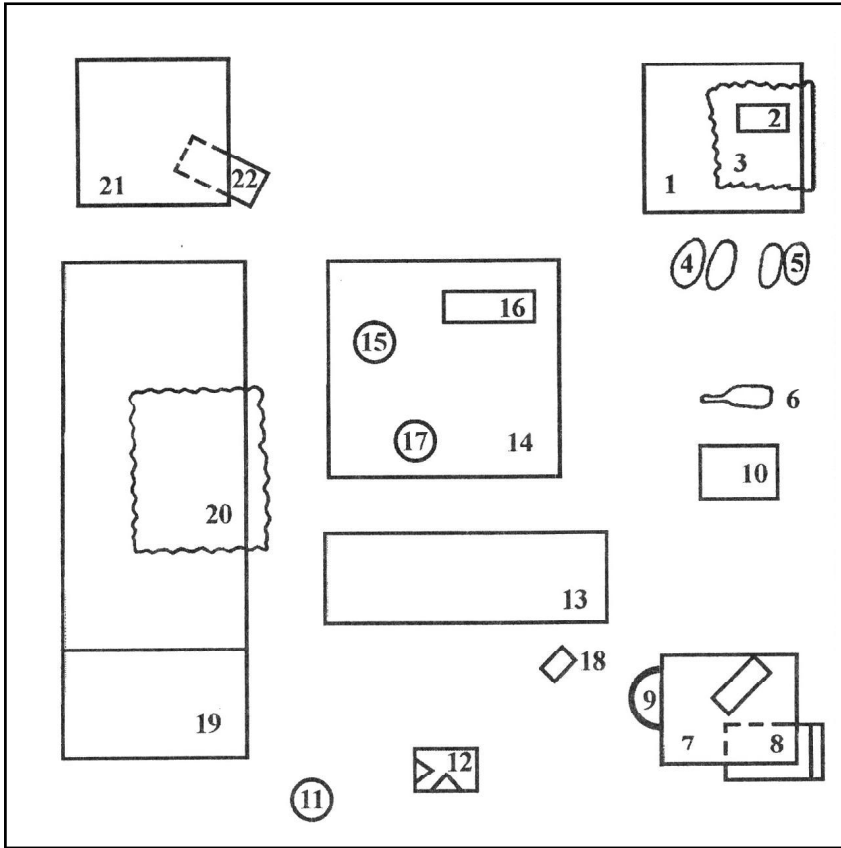


Рис. 141. Схема «жилой комнаты».

Условные обозначения: 1, 7, 12 – стулья; 2 – цветок в горшке; 3, 20 – куски ткани, мешковина, свисающая с предметов; 4, 5 – две пары обуви; 6 – бутылка; 8, 22 – картонные коробки; 9 – веник; 10 – коробка с сухим молоком; 11 – поилка; 12 – кормовой домик; 13 – чемодан; 14 – стол-тумбочка; 15, 16, 17 – предметы на столе (стакан с чаем, банка с крупой и т.п.); 18 – домик, из которого выпускали мышей в вольеру; 19 – кровать-раскладушка.

способляются к ритму активности человека, активизируясь во время отсутствия в помещениях людей (Котенкова и др., 1989; Мешкова, Федорович, 1996). С нашей точки зрения, не меньшее значение имеет «нечувствительность» и высокая стрессоустойчивость к самому факту постоянного присутствия человека. В основе такого приспособления может лежать повышенная по сравнению с дикоживущими популяциями мышей стрессоустойчивость к социальным факторам у зверьков из синантропных популяций (Ganem, 1991, 1995). Так, показано, что особи *M. domesticus* из синантропных популяций обладают более высоким содержанием уровня кортикостерона в плазме крови, что, по-видимому, отражает их постоянно относительно высокий уровень стресса как следствие достаточно высокой плотности популяций. По нашему мнению, такой относительно повышенный уровень стресса мышей в синантропных популяциях может быть результатом действия различных факторов, в том числе необходимостью приспособления к постоянному присутствию человека и постоянно изменяющимся

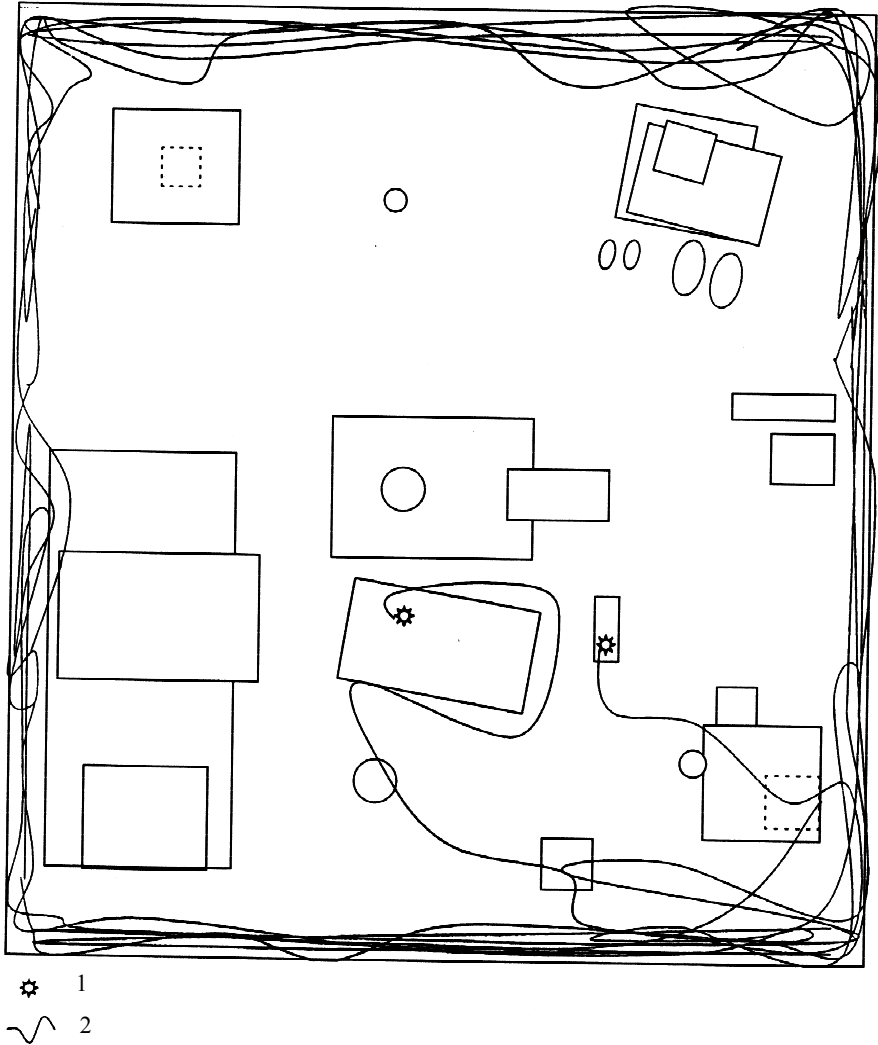


Рис. 142. Схематическое изображение траектории перемещений, наиболее типичных для самцов обыкновенных полевков при исследовании «жилой комнаты» (в течение 5 мин): 1 – места начала и окончания пробега, 2 – траектория пробега.

условиям окружающей среды. Уровень кортикостерона в плазме крови *M. domesticus* из дикоживущих популяций ниже, однако при попадании зверьков в ловушки гормональный ответ гораздо резче и ярче выражен у дикоживущих мышей, чем у зверьков из синантропных популяций. Иными словами, синантропные домовые мыши приспособлены к постоянно высокому стрессу, в случае воздействия каких-то новых факторов они в гораздо меньшей степени подвержены усилению стресса, чем зверьки из дикоживущих популяций (Ganem, 1991, 1995).

Очень значима для адаптации видов к новым изменяющимся условиям, в том числе и в городской среде, пластичность суточных ритмов (Кузнецов, Соколов, 1978; Ба-

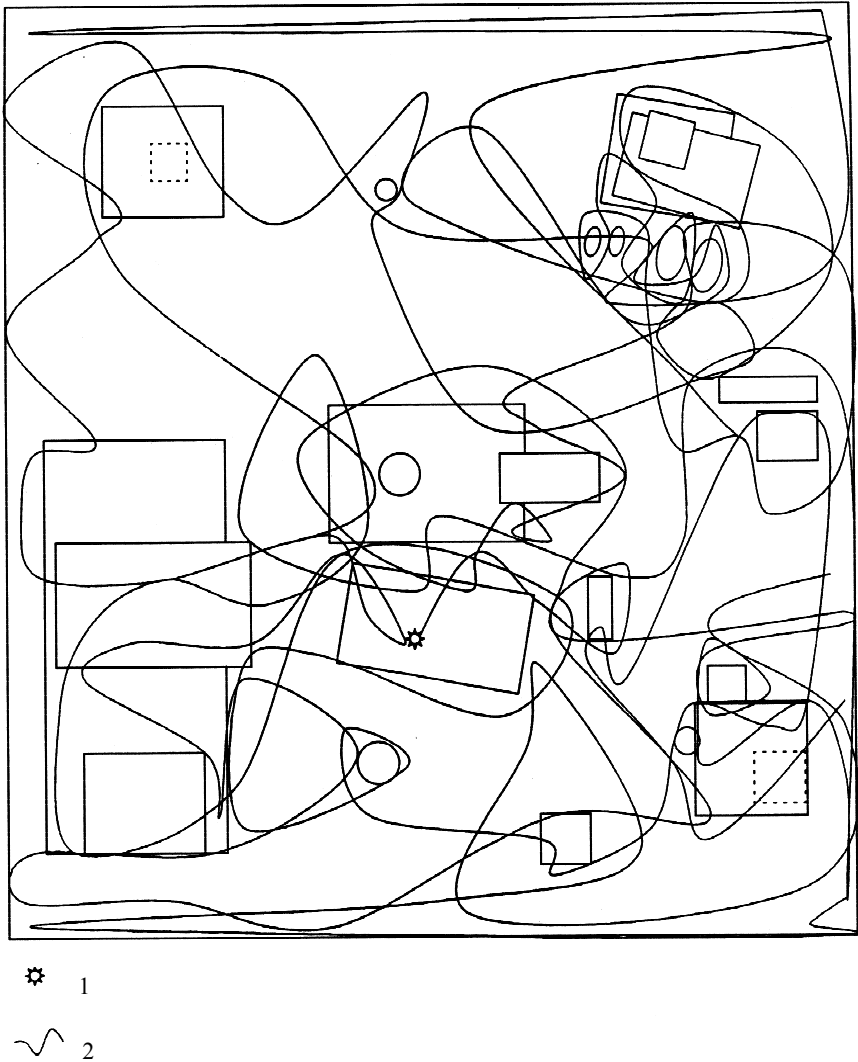


Рис. 143. Схематическое изображение траектории перемещений, наиболее типичных для самцов восточноевропейских полевков при исследовании «жилой комнаты» (в течение 5 мин): 1 – места начала и окончания пробега, 2 – траектория пробега.

руш, 1980; Тихонова, 1994; Halle, 2000). Именно эта способность помогает синантропным видам адаптироваться к постоянному присутствию людей. Известно, что серые крысы быстро меняют свою циркадную активность, подстраивая ее под те условия, в которые они попадают (Серая крыса..., 1990). Например, на некоторых предприятиях крысы начинали выходить из своих убежищ только в то время, когда работники покидали здания (Полежаев, 1950; Мелкова, 1987; 1990). Домовые мыши тоже сравнительно легко могут изменять свои суточные ритмы (Тупикова, 1947; Домовая мышь..., 1994). Пластична суточная ритмика и у успешного в городской среде гемисинантропа – полевой мыши (Тихонова, 1994). Полученные нами данные по активности видов-двойников обыкновенной полевки позволяют предположить, что наибольшая

пластичность суточных ритмов характерна для восточноевропейской полевки. Так, на кролиководческой ферме, расположенной на окраине поселка городского типа, активность восточноевропейских полевок заметно отличалась от таковой в природе, в агроценозах, а также в ограниченных по площади экспериментальных вольерах изменения суточных ритмов восточноевропейской полевки касались выбора временной ниши, не совпадающей с таковой у ее вида-двойника (рис. 135, 136).

Синантропным видам присуща определенная степень неophobia по отношению к новым предметам, что особенно четко проявляется на хорошо освоенной территории. По-видимому, это позволяет домовым мышам в определенной степени избегать орудий лова, при этом степень проявления неophobia зависит от множества факторов (Мешкова и др., 1985, 1986; Мешкова, 1989; Мешкова и др., 1992).

Теперь рассмотрим, какое значение для приспособления животных в населенных пунктах может играть уровень их межвидовой агрессивности. По этому вопросу до сих пор нет однозначного мнения. Показано, что высокий уровень агрессивности по отношению к другим видам грызунов, в ряде случаев доминирует над эктоантропными видами (лесными мышами, рыжими полемками), затрудняет проникновение последних на территорию, уже занятую группировками домовых мышей (Смирин, Шилова, 1989; Краснов, Хохлова, 1989; Краснов и др., 1990). Однако это не всегда так, и, согласно полученным нами данным, гемисинантропы способны не только совершать кратковременные заходы в привлекательные для них помещения (например, в овощехранилища), но и могут на некоторое время (от 1 до 6, а возможно и более, месяцев) задерживаться в них, обитая совместно с домовыми мышами особенно в неблагоприятные сезоны года. Подобное мы наблюдали как в сельских населенных пунктах, так и в городах (см. выше).

Недавно в лабораторных экспериментах описан интересный феномен: способность запаха синантропных домовых мышей подавлять размножение гемисинантропного вида – восточноевропейской полевки (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009). Показано, что запах мочи мышей существенно снижает плодовитость впервые размножающихся самок, однако, по-видимому, не влияет на репродуктивные функции самцов. Возможно, это до какой-то степени может реализовываться и в замкнутых помещениях в естественных условиях. Такая особенность также может способствовать вытеснению других видов грызунов из помещений людей, как особой экологической ниши.

Н.Н. Мешкова и Е.Ю. Федорович (1996) рассматривают подражание и игру синантропных видов, наряду с повышенной по сравнению с эктоантропными видами ориентировочно-исследовательской деятельностью, как психологические механизмы адаптации к урбанизированной среде. Подражание хорошо изучено на таких синантропных видах, как серая ворона, серая крыса и домовая мышь. Как уже отмечалось выше, в населенных пунктах этим видам-синурбанистам присуща очень высокая плотность популяций (Константинов и др., 1984; Мелкова, 1987; Краснов, Хохлова, 1988), которая иногда может сопровождаться снижением уровня агрессивности по отношению к конспецификам. Находясь в условиях скученных поселений, характеризующихся высокой численностью, особи продолжительное время вынуждены находиться в пределах «визуального контакта» друг с другом, что крайне редко происходит в природных условиях (Хохлова, Краснов, 1986; Мешкова, Федорович, 1996). В таких популяциях возникают предпосылки для обучения подражанием. Считается, что подлинное подражание (имитационное научение) бывает облигатным, укладывающимся в рамки видового стереотипа, и фа-

культативным, выходящим за эти рамки, то есть невидотипичным (Фабри, 1974; Хайнд, 1975). Подражая другим, особи осваивают незнакомую среду не только посредством самостоятельного обучения, но и используя опыт сородичей (Мешкова, Федорович, 1996). В группах серых крыс молодые животные успешнее осваивали новую территорию, следуя за взрослыми опытными особями и подражая им (Соколов, Квашнин, 1983, 1993; Серая крыса..., 1990). У менее склонной к синантропии туркестанской крысы (*Rattus turkestanicus*) следование за матерью и подражание ей было выражено гораздо слабее (Соколов, Квашнин, 1993). Имитационное обучение присуще не только детенышам, но и взрослым особям серых крыс (Фабри, Филиппова, 1982; Church, 1957; Jacoby, Dawson, 1969). В экспериментальной ситуации, когда обстановка вольеры имитировала жилую комнату, в группировках домовых мышей тоже довольно часто наблюдались случаи подражания (Мешкова, Федорович, 1996).

По мнению ряда авторов, еще одним поведенческим механизмом адаптации к условиям урбанизированной среды следует считать игру, поскольку она более выражена у видов, имеющих большую склонность к синантропии (Зоренко, 1981; Соколов, Квашнин, 1993; Квашнин, 1994; Квашнин, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996). Детеныши синантропов подолгу и охотно играют друг с другом и даже с взрослыми особями. У более успешной, чем ее вид-двойник, восточноевропейской полевки игровое поведение формируется в онтогенезе раньше и является более сложным и разнообразным (Зоренко, 1981; Обыкновенная полевка..., 1994). Специальных исследований подобного плана мы не проводили. Однако во время длительных наблюдений за изолированными семейными группами полевок отмечали элементы игрового поведения (манипулирование предметами, «догонялки», ношение и таскание друг друга за хвост и лапки), но только у восточноевропейской полевки. Н.Н. Мешкова и Е.Ю. Федорович (1996) оценивают игровую деятельность городских животных как подготовку молодняка к обитанию в сложной изменчивой среде, в том числе и урбанизированной. Игра, по их мнению, помогает формированию способностей к точной психической ориентировки в разных ситуациях.

Кроме того, по мнению Н.Н. Мешковой (2003), возможность выживания животных на урбанизированных территориях, наряду с толерантностью, зависит от уровня развития психики, в том числе наличия интеллекта (набора психических способностей, позволяющих животному быстро и адекватно действовать, оказавшись в новой ситуации, отражая ее конкретные особенности). Справедливость этих утверждений доказана наблюдениями за рядом синантропных видов: собаками, кошками, воронами, крысами

Подводя итоги, отметим, что все перечисленные выше особенности поведения можно рассматривать как адаптивные к сложной, быстро и непредсказуемо изменяющейся окружающей среде урбанизированных территорий.

Итак, основными поведенческими адаптациями к обитанию в сложной городской среде, прежде всего, можно считать хорошо развитую ориентировочно-исследовательскую деятельность. Также очень важна толерантность к особям своего вида, особенно в условиях повышенной плотности популяции, чаще всего выражающаяся в снижении уровня агрессивности. Большое значение для успешного приспособления животных к урбоценозам имеет толерантность к присутствию человека и его деятельности (одним из примеров может служить использование животными его построек). Велика роль пластичности суточных ритмов, социально-этологической структуры группиро-

вок, склонности к подражанию и игровая деятельность. Все это наряду с экологическими и физиологическими приспособлениями позволяет тому или иному виду успешно осваивать городскую среду и обитать в ней.

В данной главе мы рассмотрели ряд особенностей, позволяющих мелким млекопитающим адаптироваться и выживать в сложных условиях урбанизированных территорий. В главе 14 будет дан сравнительный анализ населения этих приспособившихся к городской среде видов в ряду от временных поселений человека до крупнейшей городской агломерации.

Глава 14

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РЯДУ ОТ ВРЕМЕННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА ДО КРУПНЕЙШИХ ГОРОДСКИХ АГЛОМЕРАЦИЙ

В предыдущих главах книги описана структура сообществ мелких млекопитающих. Дана характеристика разных типов поселений человека от руральных (садово-огородный поселок, малообжитая деревня, обжитая деревня, поселок городского типа) до урбанистических (малый город, крупнейший город, крупнейшая городская агломерация) средней полосы России. Полученные данные представляют собой базу, на которой основывался сравнительный анализ населения мелких млекопитающих, обитающих на территориях, подверженных разной степени урбанизации и расположенных в пределах трех административных областей (Московской, Тверской, Ярославской). Но для получения более или менее адекватной картины «эволюционных изменений» структуры фауны животных явно не хватало нескольких звеньев данной «гипотетической эволюционной цепи урбанистических преобразований»: городов таких географических рангов, как средний, большой и крупный. Ранее они были обследованы нами на территории Тульской области, хотя и не так обстоятельно, как в вышеуказанных областях (см. табл. 3). Мы не проводили зонирования городов Тульской области и не работали в их постройках. Учеты велись не столь систематически и длительно (см. главу 4). Главным условием пригодности этих сборов были определенные сроки (не менее 3 лет), объем материала (не менее 1 тыс. л-с) и широта охвата биотопов (не менее 10 типов). Мы отдаем себе отчет в том, что данные, собранные в шести городах Тульской области (в малом городе Ясногорске, средних городах – Алексин, Узловая и Щекино, в большом – Новомосковск и крупном – Тула – городах) неравноценны таковым, полученным в Москве, Ярославле и Черноголовке. Но, тем не менее, считаем возможным и крайне интересным сравнить разноранговые населенные пункты, чтобы получить представление об особенностях формирования фауны мелких млекопитающих в «гипотетическом эволюционном ряду» этих поселений.

14.1. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих городов разного географического ранга лесной зоны России

Начнем анализ со сравнения фаун зверьков в целом по количеству общих видов и их обилию, используя метод ординации «евклидово расстояние». Наиболее обособившуюся группу от всех остальных заселенных человеком мест образовали временный поселок в лесу и садово-огородный поселок (рис. 144). Все остальные населенные пункты оказались более близки друг другу, т.к. их фаунистические различия невелики

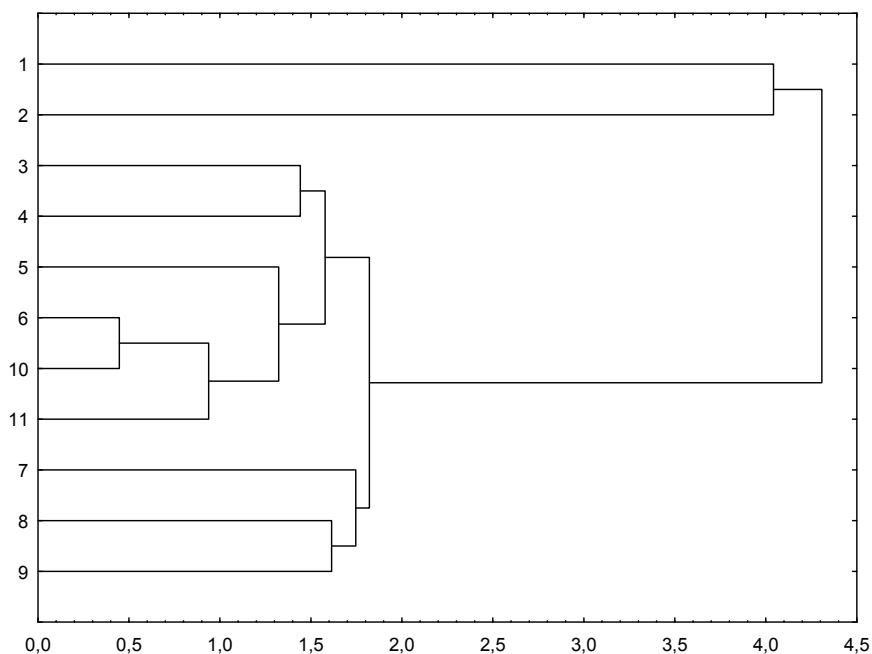


Рис. 144. Дендрограмма мер различий фаун мелких млекопитающих населенных пунктов разных географических рангов.

Ось ординат – типы населенных пунктов, ось абсцисс – мера различия.

Обозначения: 1 – временное поселение, 2 – садово-огородный поселок, 3 – малообжитая деревня, 4 – обжитая деревня, 5 – поселок городского типа, 6 – малый город, 7 – средний город, 8 – большой город, 9 – крупный город, 10 – крупнейший город, 11 – крупнейшая городская агломерация.

(по шкале мер различий менее 2,0). Такую отдаленность многовидового населения мелких млекопитающих временного поселения, расположенного в смешанном лесу, и садово-огородного поселка, находящегося на опушке лиственного леса, можно объяснить тем, что антропогенный пресс на оба поселения не столь велик, как на прочие. Это дало возможность коренным лесным видам (в первую очередь рыжей полевке) сохранить на этих территориях довольно высокую численность.

Одним из важных показателей сообществ, сформированных на урбанизированных территориях, является наличие в них синантропных и гемисинантропных видов (Баруш, 1980). В «гипотетическом эволюционном ряду» от садово-огородного поселка до крупнейшей городской агломерации явно прослеживается тенденция увеличения долей синантропов и гемисинантропов и ее уменьшения у экзоантропов (рис. 145). При этом временный поселок, расположенный в смешанном лесу, выпадает из общего ряда, поскольку в нем зарегистрирован сравнительно высокий процент синантропов, в данном случае это – серая крыса. Это на первый взгляд может показаться странным. Такое обилие синантропного вида можно объяснить следующим образом. На нарушенную лесную территорию вместе с продуктами питания завозят крыс, для жизнедеятельности которых здесь были созданы более привлекательные условия: богатая кормовая база (столовая, склад, свалка продуктов и т.д.), большое количество убежищ и отсут-

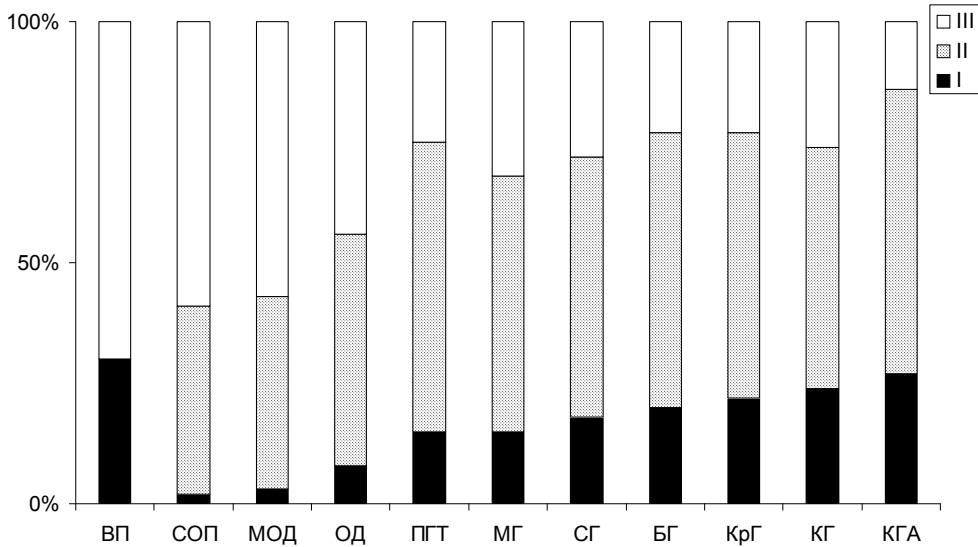


Рис. 145. Соотношение мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, в населенных пунктах разного географического ранга.

Ось ординат – соотношение (%) разных синантропных групп, по оси абсцисс типы населенных пунктов.

Обозначения: ВП – временное поселение, СОП – садово-огородный поселок, МОД – малообжитая деревня, ОД – обжитая деревня, ПГТ – поселок городского типа, МГ – малый город, СГ – средний город, БГ – большой город, КрГ – крупный город, КГ – крупнейший город, КГА – крупнейшая городская агломерация. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

ствии конкурентов. Поэтому в пределах турбазы серые крысы быстро размножились и успешно освоили всю территорию. Кроме того, сюда могли заходить крысы из ближайших деревень, а по окончании сезона возвращаться назад. Летом мы часто наблюдали временные выселения серых крыс из сельских населенных пунктов вдоль речек и ручьев, на берегах которых они регулярно встречались до наступления морозов (Тихонов, 1991а). Подобное поведение было характерно для особей данного вида и еще одного синантропа – черной крысы – обитателя других природных зон (Гамбарян, Дукельская, 1955; Бернштейн, 1959; Карасева и др., 1988а,г,д).

Значительную долю в населении мелких млекопитающих временного поселка составляли лесные экзоантропы (см. рис. 145). Лугowych гемисинантропов нет. Таким образом, это временное (сезонное) поселение людей, имеющее небольшой срок существования, повлияло на структуру местной фауны мелких млекопитающих следующим образом: привнесло с собой инвазийного синантропа – серую крысу. Более плавные и последовательные изменения происходили в населении грызунов, обитающих на территории, занятой садово-огородным поселком. По сути дела – это тоже временное (сезонное) поселение человека, имеющее сельскохозяйственную направленность и возникшее сравнительно недавно (с 1980 г). Преобразование исходных ценозов повлекло за собой изменение фауны мелких млекопитающих. Прежде всего, это касалось уменьшения доли коренных лесных видов на фоне ее возрастания у луговых гемисинантропов и появления синантропов (см. рис. 145).

Далее эту «руральную (сельскую) часть «гипотетического эволюционного ряда» продолжают малообжитая и обжитая деревни. В фауне зверьков первой из них все еще велик вклад лесных экзоантропов и крайне мало синантропов, а во второй деревне доминирующей группой становятся луговые гемисинантропы (см. рис. 145). Завершает эту цепочку сельских населенных пунктов поселок городского типа, в котором экзоантропных видов становится все меньше на фоне заметного возрастания доли синантропов.

Похожая картина соотношения зверьков с разной склонностью к синантропии отмечена в малом и среднем городах (рис. 145). Таким образом, получается, что последний в «сельской части ряда» тип поселка оказался по рассматриваемому параметру ближе к «урбанистической части ряда». По-видимому, именно с поселка городского типа и малого города происходит переход от типично руральных населенных пунктов к настоящим урбанизированным. Далее «в ряду» населенных пунктов соотношение мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, было практически идентично (рис. 145). Но крупнейшая городская агломерация имела отличающееся от остальных городов соотношение синантропов, гемисинантропов и экзоантропов. Главным образом, из-за существенного сокращения доли экзоантропных видов. Наибольшими эти различия были между крупнейшей городской агломерацией и малым городом ($\chi^2 = 29.2$ df = 2 $p < 0.0001$), а также средним городом ($\chi^2 = 17.5$ df = 2 $p < 0.0002$). По отношению к городам других географических рангов эти различия оказались не столь велики, но тоже достоверны ($p < 0.02$). Наибольшими эти различия были между крупнейшей городской агломерацией и малым городом ($\chi^2 = 29.2$ df = 2 $p < 0.0001$).

Кластерный анализ по рассматриваемому признаку всех типов обследованных нами населенных пунктов средней полосы России выявил, что далее всех в образовавшемся кластере отстоял временный поселок (рис. 146). В очень близкую группу объединились садово-огородный поселок и малообжитая деревня. Как бы промежуточное положение между «руральной» и «урбанистической» частями «гипотетического эволюционного ряда» занимала обжитая деревня, а поселок городского типа совершенно очевидно «вошел» в «городскую часть ряда». По соотношению видов с разной склонностью к синантропии наименее всего различий выявлено между большим и крупным городами, а также малым и средним. Крупнейшая городская агломерация имеет с другими городами меньшее сходство, что совпадает с результатами проведенного сравнения. Анализ с использованием методов ординации указывает на то, что фаунистические различия (по количеству общих видов и их обилию) всех населенных пунктов оказались незначительными, меняясь в диапазоне от 0.4 до 4.5 (рис. 144). При этом сообщества мелких млекопитающих в поселениях человека имели гораздо более выраженные отличия по соотношению видов, имеющих разную склонность к синантропии (в диапазоне от 2 до 50) (рис. 146). Иными словами, имея практически общую исходную фаунистическую базу, разнообразные населенные пункты человека по-разному ее «преобразовывали». В одном случае сохранялось значительное количество лесных экзоантропов, в другом – они заметно уступали только луговым гемисинантропам, в третьем – их доли становились сопоставимыми с долей синантропов. Но были и такие варианты, в которых экзоантропы переходили в категории немногочисленных и даже редких видов, а их место занимали интродуцированные синантропы. Все это зависело от ряда причин, главными из которых мы

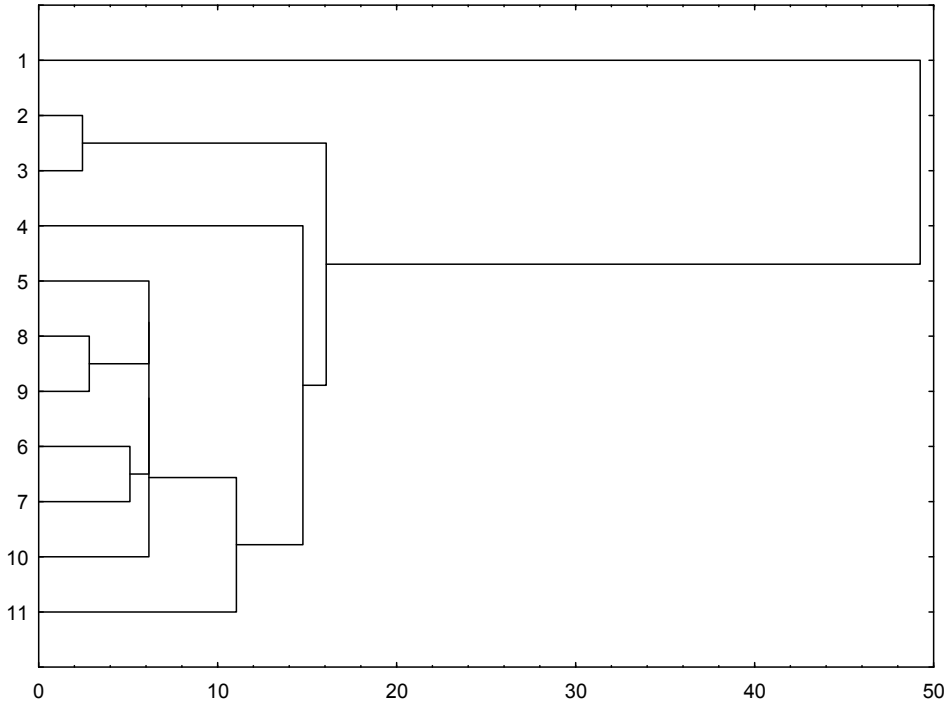


Рис. 146. Дендрограмма мер различий соотношения мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, в населенных пунктах разного географического ранга. Обозначения: как к рис. 144.

считаем характер и интенсивность антропогенной нагрузки на исходные экосистемы.

Поскольку исследования проводились на территории лесной зоны, мы посчитали необходимым выяснить, каким образом изменяются показатели «арбореальности сообществ» в населенных пунктах разных географических рангов. Для этой цели был применен урбанистический А-Е-градиент (см. главу 4). По градиенту снижения «арбореальности» все обследованные нами поселения расположились следующим образом: наиболее соответствующим понятию «лесное сообщество» оказался временный поселок, расположенный в смешанном лесу (рис. 147). Несколько меньшим сходством с «типичнолесным ценозом» характеризовался садово-огородный поселок на опушке лиственного леса. Еще более низкие показатели А-Е-градиента свойственны малообжитой деревне. Однако и в этом случае население мелких млекопитающих незастроенных территорий деревни попадало в категорию «лесное сообщество», а в обжитой деревне, судя по всему, сформировалось сообщество, близкое к «лесостепному типу». То же было характерно и двум другим населенным пунктам разного географического ранга: поселку городского типа и малому городу (рис. 147). После них градиент в выстроенном нами «эволюционном ряду» продолжал плавно снижаться. Хотя, начиная от среднего и до крупнейшего города, эти изменения выражены довольно слабо. Конечным этапом антропогенного преобразования территорий, на которых произраста-

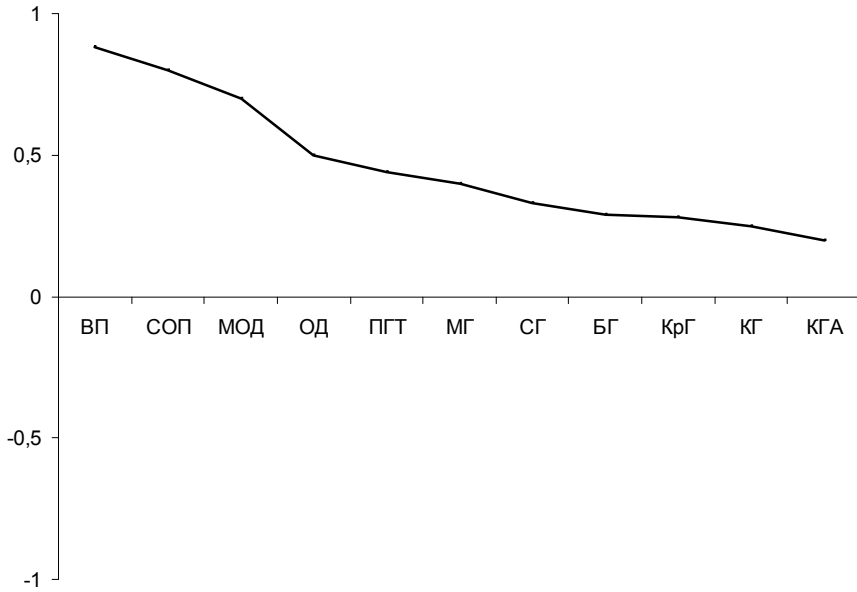


Рис. 147. Урбанистический А-Е-градиент на территории населенных пунктов разных географических рангов.

Ось ординат – показатели градиента, по оси абсцисс типы населенных пунктов.

Обозначения: как к рис. 145.

ли коренные лесные ценозы, является крупнейшая городская агломерация. Значения урбанистического А-Е-градиента в ней приближалось к понятию «разреженная лесостепь или саванна».

В разное время исследователями высказывалось предположение, что везде, где человек возводит поселения для своего длительного проживания, он подсознательно формирует наиболее комфортную для себя среду, соответствующую месту его происхождения – североафриканской саванне (Андреев, 1982, 1987; Клауснитцер, 1990; Владимиров, 1999). Если города появляются в пустынях, люди обустривают их парками, садами и прочими насаждениями, если в лесной местности – разбивают газоны, скверы и тому подобные открытые пространства. То есть во всех случаях они создают вокруг себя некое «саванноподобное» окружение. Это предположение показалось нам интересным, и оно в какой-то мере подтвердилось расчетами А-Е-градиента на примере населенных пунктов лесной зоны России.

Рассмотрим теперь, как в этом направлении изменялось биоразнообразие мелких млекопитающих. Самым бедным видовое разнообразие зверьков оказалось во временном поселении человека, при этом оно не отличалось от такового в окружающем лесу (рис. 148). В садово-огородном поселке индекс разнообразия мелких млекопитающих выше, чем в коренных ценозах, прилегающих к нему. Близкими к этому показателю садово-огородного поселка были значения индексов в малообжитой и обжитой деревнях. Более низким видовым разнообразием мелких млекопитающих характеризовался

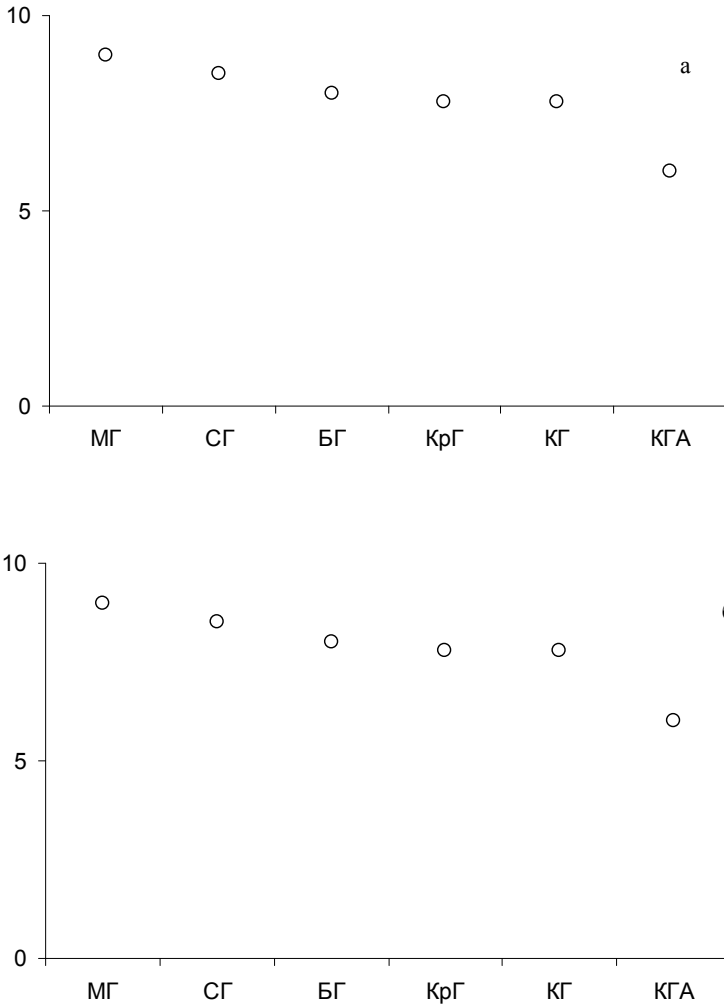


Рис. 148. Видовое разнообразие мелких млекопитающих незастроенных территорий населенных пунктов разных географических рангов.

Ось ординат – показания индекса видового разнообразия (d), по оси абсцисс типы населенных пунктов.

Обозначения: как к рис. 145; а – сельские населенные пункты, б – города.

поселок городского типа, причем оно было даже несколько меньше, чем в малом городе, и почти совпадало с разнообразием среднего города (рис. 148). Видовое разнообразие мелких млекопитающих в ряду населенных пунктов от большого до крупнейшего города было сходным. А в крупнейшей городской агломерации установлено самое низкое видовое разнообразие среди городов.

Иначе говоря, в этом «условном эволюционном ряду» шли следующие процессы изменения биоразнообразия исходной лесной фауны средней полосы России. На самом первом этапе этого преобразования – возникновение временных поселений человека, в которых видовое разнообразие почти идентично таковому в исходных сообще-

ствах. С появлением садово-огородного поселка, малообжитой и обжитой деревень процессы рурализации привносят в естественные ландшафты антропогенные ценозы (поля, посевные луга, пастбища, огороды, сады, бурьяны) вполне пригодные для жизнедеятельности луговых видов. В поселке городского типа, малом городе и среднем городе уже преобладают урбанистические, а не руральные преобразования. Хотя в них еще сохраняется много агроценозов, но появляются и новые экологические ниши, благодаря возникновению ценозов, присущих городам (разные типы парков, скверы, бульвары и др.). Подобное разнообразие местообитаний позволяет удерживать видовое разнообразие мелких млекопитающих незастроенных территорий населенных пунктов на сравнительно высоком уровне (рис. 148). Но затем, по мере нарастания урбанистического пресса, что происходит в более крупных городах, оно неизменно падает.

Сравнение «кривых значимости-доминирования видов» (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981) показало, что в руральной части «эволюционного ряда» наименее равномерным распределением характеризовались временное поселение и поселок городского типа (рис. 149). Это свидетельствует о наличии в сообществах одного или двух доминирующих видов. Кривые значимости-доминирования садово-огородного поселка, малообжитой и обжитой деревень были ближе к логнормальному типу, которое, по мнению экологов, свидетельствует о более равномерном распределении видов (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Джиллер, 1988). Среди городов подобное мы отмечаем в малом и среднем городах (рис. 150). Это может указывать на наличие в данных типах населенных пунктов условий, благоприятных для обитания большего числа видов мелких млекопитающих. Обычно подобное наблюдается на территориях с большим количеством экологических ниш, особенно экотонального типа, возникающих в результате умеренного антропогенного воздействия (Джиллер, 1988).

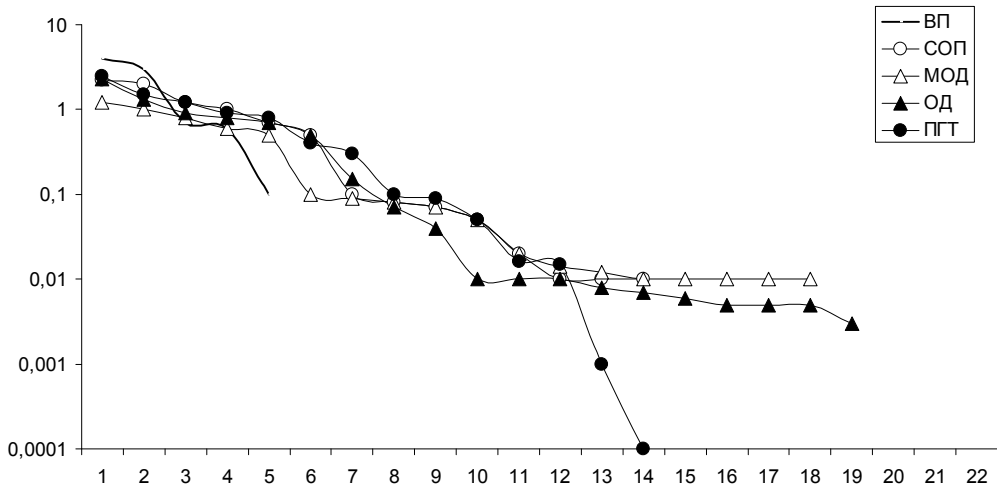


Рис. 149. Кривые значимости-доминирования видов мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях сельских населенных пунктов разного географического ранга.

Ось ординат – логарифмическая шкала значимости видов, ось абсцисс – число видов.

Обозначения населенных пунктов, как к рис. 145.

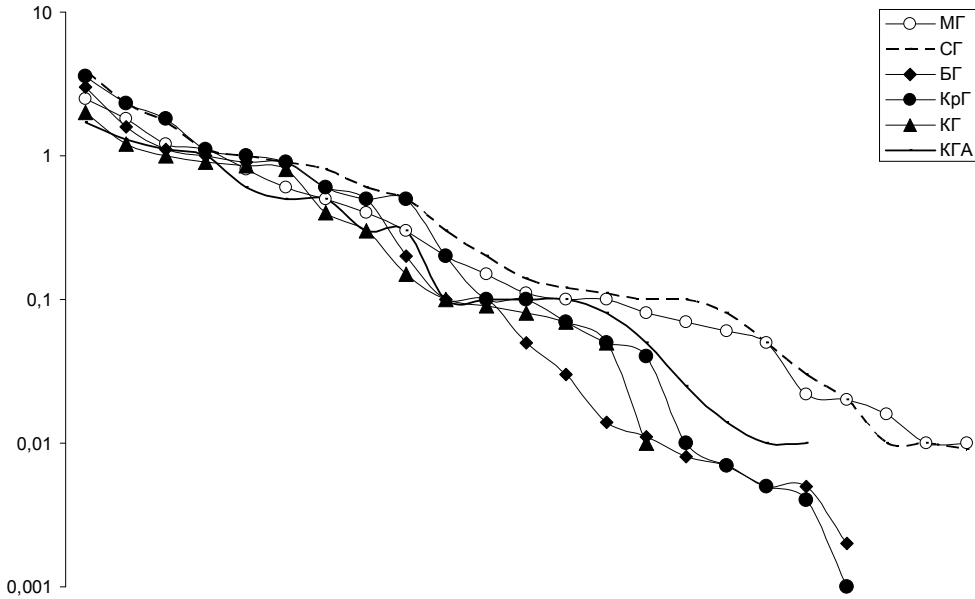


Рис. 150. Кривые значимости-доминирования видов мелких млекопитающих, обитающих на незастроенных территориях городских населенных пунктов разного географического ранга.

Ось ординат – логарифмическая шкала значимости видов, ось абсцисс – число видов. Обозначения населенных пунктов, как к рис. 145.

Из вышесказанного следует, что исходная фауна мелких млекопитающих коренных ценозов лесной зоны России под воздействием урбанизации претерпевала значительные изменения. От начальной стадии преобразования природных ландшафтов (небольшие руральные поселения) до конечной (на сегодняшнее время – это крупнейшая городская агломерация) закономерности этого процесса таковы: происходит замещение коренных лесных экзоантропов сначала автохтонными гемисинантропными видами, а затем интродуцированными в данную природно-географическую зону синантропами, коренными обитателями южных широт (субтропиков и тропиков). Решающую роль в развитии этого интригующего эволюционного события играла разнообразная деятельность человека. Она способствовала возникновению эволюционно новой среды обитания, которая для инвазийных видов даже за пределами их естественных ареалов оказалась более подходящей, чем для коренных. В связи с чем интродуценты не только смогли укрепиться на данных территориях, но и достичь определенного экологического успеха, превзойдя в этом плане некоторые автохтонные виды, ранее занимающие доминирующие позиции в пределах ненарушенных или слабо нарушенных экосистем рассматриваемой зоны.

Не имея возможности проследить процессы трансформации фаун мелких млекопитающих под влиянием человека в историческом плане, мы, как уже говорилось выше, условно выстроили некий «гипотетический эволюционный ряд», расположив населенные пункты по степени возрастания урбанизации. В этом ряду отчетливо

выявляется градиент, показывающий, как постепенно происходил переход от типично лесных к антропогенно опустыненным сообществам мелких млекопитающих. Видовое разнообразие мелких млекопитающих при этом изменялось следующим образом: на начальных и даже средних стадиях развития населенного пункта оно, как правило, возрастало, но на более поздних этапах эволюционного преобразования – падало.

14.2. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих городов одного географического ранга разных природных зон (в экологическом аспекте)

Кроме сравнительного анализа структуры населения мелких млекопитающих городов разного географического ранга на определенных «эволюционных этапах» из одной природной зоны проведено сравнение городов одного типа (два крупнейших города и две крупнейшие городские агломерации), расположенных в разных регионах. Проверялась гипотеза, согласно которой должны существовать сходство или различие структуры сообществ мелких млекопитающих на незастроенных территориях данных населенных пунктов.

Одно из таких сравнений было проведено на примере двух европейских городов, относящихся к категории «крупнейший город»: Кишинев (Молдова) и Ярославль (Россия) (Тихонов и др., 2010б). Основное различие этих населенных пунктов состояло в том, что они расположены в разных природно-климатических зонах. К Кишиневу с севера прилегают лиственные леса и лесостепи лесного комплекса бореальной Европееко-Сибирской подобласти (Успенская и др., 2006). С юга к городу подходит степная провинция Аридной Средне-Азиатской подобласти. Кроме того, наблюдается интразональное вкрапление луговых степей в широколиственные леса на плакорах, что приводит к образованию лесостепи западно-европейского типа (Гвоздецкий, 1968). Сам город находится в возвышенной лесистой местности Кодр. Доминирующий тип ландшафта – сельскохозяйственный (Природно-сельскохозяйственное..., 1983).

Ярославль расположен в Верхневолжской провинции Лесной физико-географической области (Гвоздецкий, 1968; Карабанова, 1972; Букштынов и др., 1981; Карта..., 1986). Из коренных биотопов здесь еще сохранились боры, рамени, субори и сурамени, и они постепенно замещаются вторичными мелколиственными лесами (Лесная энциклопедия, 1986; Полякова и др., 2001). Много лугов. Территория вокруг города хорошо освоена в сельскохозяйственном плане (Природно-сельскохозяйственное..., 1983; Тихонова и др., 2006б).

Среди 17 видов мелких млекопитающих, обнаруженных на незастроенных территориях Кишинева, первое место по обилию занимала европейская лесная мышь (*Sylvaemus sylvaticus*), второе – виды-двойники – обыкновенная и восточноевропейская полевки, третье место принадлежало полевой мыши. Далее в порядке убывания численности следовали желтогорлая мышь (*S. tauricus*), малая лесная мышь, малая белозубка и домовая мышь. Остальные виды немногочисленны и редки. В Ярославле нам удалось зарегистрировать 15 видов зверьков. На незастроенных территориях данного города доминировала полевая мышь, второй по обилию была малая лесная мышь, третьей – восточноевропейская полевка. Доли обыкновенной и рыжей полевок были сопоставимы. В целом численность мелких млекопитающих на незастроенных терри-

ториях Кишинева была значительно выше, чем в Ярославле (соответственно: 20.0 и 6.0 зверьков на 100 л-с).

Теперь перейдем к более детальному анализу особенностей экологии грызунов и насекомых этих городов. О биотопическом распределении видов можно сказать следующее: из 16 обследованных типов местообитаний Кишинева в шести отмечено доминирование европейской лесной мыши. Главным образом, это – древесно-кустарниковые ценозы. В одном типе биотопа (регулярные парки) вышеуказанный вид содоминировал с другим фоновым видом – полевой мышью, которая на берегах озер и лугах города встречалась практически наравне с видами-двойниками обыкновенной полевки. Только на полосах отчуждения вдоль железных дорог полевая мышь явно преобладала над всеми остальными видами. Восточноевропейская и обыкновенная полевки были доминантами в трех типах биотопов: поля, луга и огороды. На пустырях и газонах за все время проведенных в Кишинев исследований зверьков отловить не удалось.

В Ярославле картина распределения доминирующих видов по биотопам была иной. Так, из 16 обследованных типов ценозов полевая мышь превалировала в пяти. Второй по значимости на незастроенных территориях города вид – малая лесная мышь – преобладал в двух типах биотопов. Восточноевропейская полевка доминировала на обработанных огородах и полях, а обыкновенная полевка – на лугах и полях, удаленных от центра лугах города. В лесопарках на окраинах Ярославля доминировала рыжая полевка – типичный лесной вид данной физико-географической зоны.

Важным экологическим показателем сообществ мелких млекопитающих урбанизированных территорий является соотношение видов, имеющих разную склонность к синантропии. В целом в Ярославле синантропов оказалось больше, чем в Кишиневе, в котором доля экзоантропных зверьков была выше, чем в Ярославле. Вклад гемисинантропов в общее население мелких млекопитающих обоих городов сопоставим. О биотопических особенностях соотношения видов с разной склонностью к синантропии можно сказать следующее. В лесопарках Кишинева отсутствовали синантропы, наибольшей доля оказалась у гемисинантропов (рис. 151). В лесопарках Ярославля доминирующая группа – лесные экзоантропы, здесь зарегистрировано очень мало синантропов. Тем не менее, эти различия оказались недостоверны ($\chi^2 = 3.7$ df = 2 p = 0.15), а на территориях ландшафтных парков городов они очевидны ($\chi^2 = 13.3$ df = 2 p < 0.001). В Кишиневе в данном типе биотопов значительно превалировали гемисинантропы, доля других видов здесь мизерна. В ярославских ландшафтных парках тоже преобладали гемисинантропные виды, но не с таким сильным перевесом. Второе место здесь принадлежало экзоантропам. В регулярных парках, несмотря на высокую численность и наличие в Кишиневе экзоантропов, разница в соотношении трех групп, различающихся по степени синантропии, между двумя городами не выявлена ($\chi^2 = 3.8$ df = 2 p = 0.19). В садах она установлена ($\chi^2 = 12.1$, df = 2, p < 0.002), также как и в полях ($\chi^2 = 13.3$, df = 2, p < 0.001), лугах ($\chi^2 = 20.0$, df = 2, p < 0.0005), бурьянах ($\chi^2 = 11.8$, df = 2, p < 0.002) и на берегах рек ($\chi^2 = 78$, df = 2, p < 0.02). Достоверных различий в соотношении видов, имеющих разную склонность к синантропии, не обнаружено в четырех типах биотопов, имеющих антропогенное происхождение: в регулярных парках ($\chi^2 = 3.8$, df = 2, p = 0.2), огородах ($\chi^2 = 3.3$, df = 2, p = 0.2), на полосах отчуждения железных дорог ($\chi^2 = 0.8$, df = 2, p = 0.9) и на городских кладбищах ($\chi^2 = 5.8$, df = 2, p < 0.6).

Далее сравним видовое разнообразие мелких млекопитающих в разных биотопах городов. В Кишиневе самым бедным оно оказалось в регулярных парках, на полосах

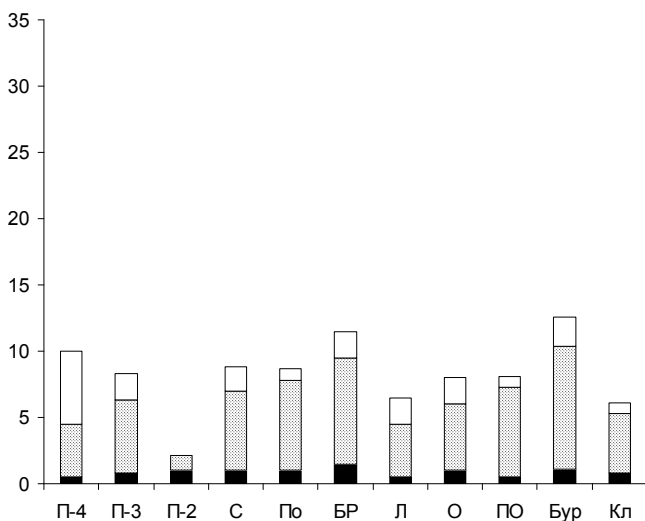
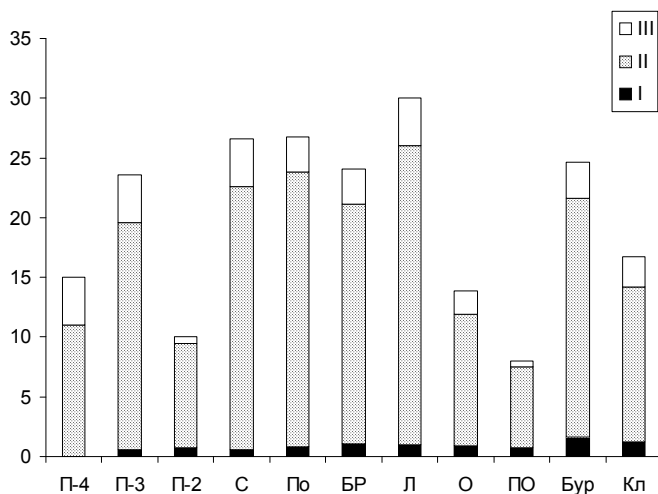


Рис. 151. Соотношение мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, на незастроенных территориях Кишинева и Ярославля.

Ось ординат – численность (количество зверков на 100 л-с), ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: П-4 – лесопарки, П-3 – ландшафтные парки, П-2 – регулярные парки, С – сады, По – поля, БР – берега рек, Л – луга, О – огороды, ПО – полосы отчуждения, Бур – бурьяны, Кл – кладбища. а – Кишинев, б – Ярославль. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

отчуждения и на кладбищах, а богатым – в лесопарках и на берегах рек (рис. 152). В Ярославле наблюдалась сходная картина: наименьшим разнообразием мелких млекопитающих характеризовались поля, регулярные парки и кладбища, а наибольшим – лесопарки и берега рек (рис. 152). При этом распределение кривых «значимости видов» двух городов было сходно ($r = 0.8$, $p < 0.005$) (рис. 153). Хотя можно сказать, что в

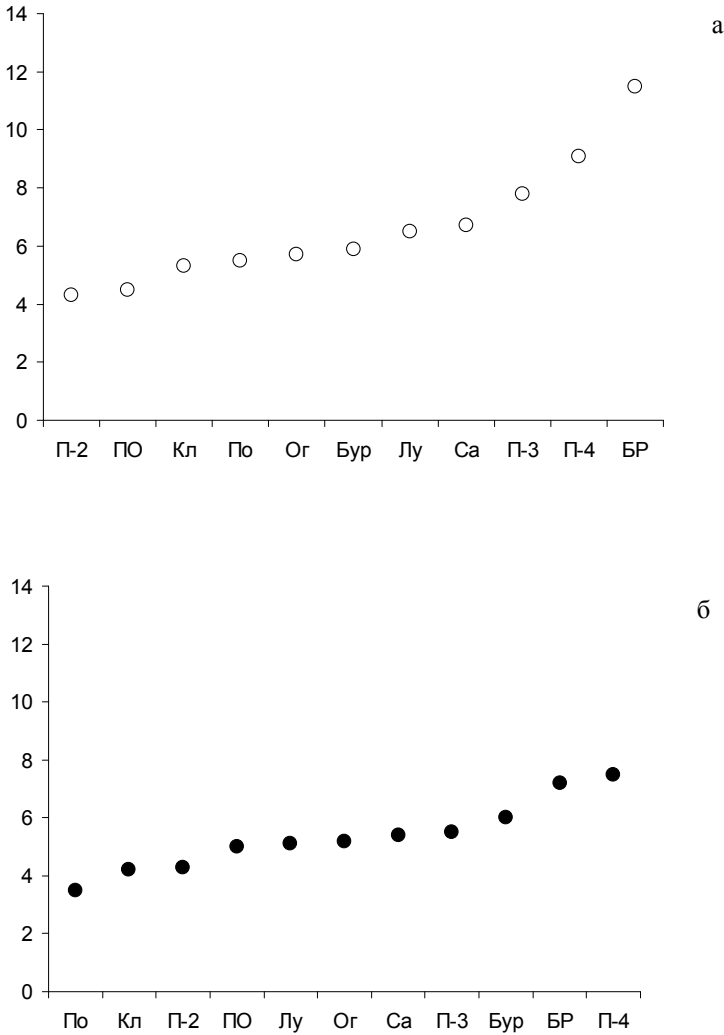


Рис. 152. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в разных биотопах Кишинева и Ярославля.

Ось ординат – показатели индекса d , ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: а – Кишинев, б – Ярославль. Биотопы. П-4 – лесопарки, П-3 – ландшафтные парки, П-2 – регулярные парки, С – сады, По – поля, БР – берега рек, Л – луга, О – огороды, ПО – полосы отчуждения, Бур – бурьяны, Кл – кладбища.

Кишиневе эта кривая имела более пологий вид, т.е. оказалась несколько ближе к лог-нормальному распределению, характерному для ценозов, подверженных умеренному антропогенному воздействию (Джиллер, 1988).

Применение кластерного анализа «евклидово расстояние» дало возможность сравнить фауны мелких млекопитающих разных биотопов Кишинева и Ярославля. В результате установлено, что менее всего различий по количеству общих видов и их численности оказалось между садами, полосами отчуждения, огородами и лугами Ярославля (рис.

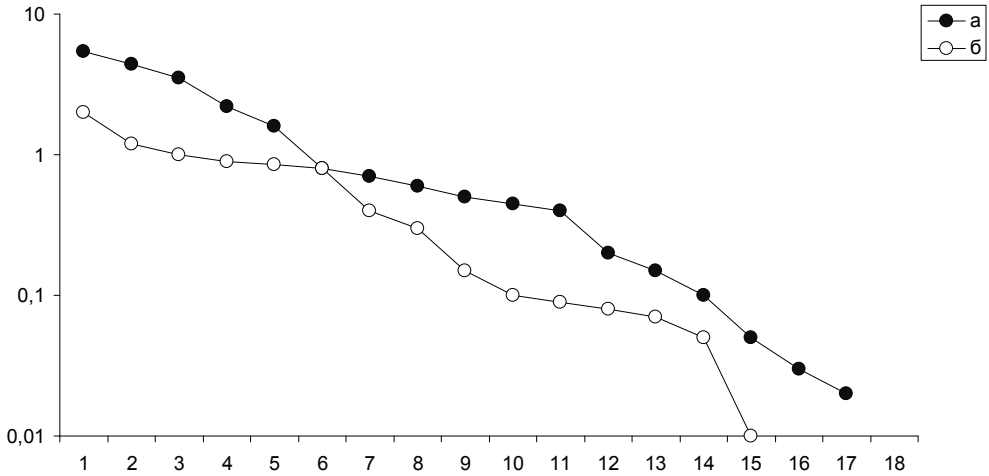


Рис. 153. Кривые «значимости-доминирования видов» мелких млекопитающих на незастроенных территориях Кишинева и Ярославля.

Ось ординат – логарифмическая шкала «значимости видов», ось абсцисс – виды.

Обозначения: а – Кишинев, б – Ярославль.

154). В эту группу на сравнительно близкой дистанции вошли поля и кладбища, затем – бурьяны, берега рек, регулярные и ландшафтные парки. Дальше всего по данным показателям отстояли фауны мелких млекопитающих лесопарков. Несколько обособленную группу образовали фауны лесопарков и кладбищ Кишинева, еще дальше от них отстояли огороды, сады и ландшафтные парки. В две отдельные группы по сходству фаун вошли: в первую – берега рек и бурьяны, во вторую – поля и луга Кишинева.

Логично предположить, что население мелких млекопитающих городов, расположенных в разных природных зонах, должно различаться. И действительно, численность и число видов мелких млекопитающих в Кишиневе больше, чем в Ярославле. Однако по количеству общих видов эти различия не так велики. Индекс сходства фауны городов равнялся 68,8%, тогда как для естественных территорий Кишиневской и Ярославской областей он был меньше – 50,3%. Скорее всего это свидетельствует о том, что к урбанистическим преобразованиям ценозов могут приспособиться виды, общие для разных природных зон, особенно если они не сильно удалены друг от друга. В Кишиневе в целом доминировала европейская лесная мышь, а в Ярославле – полевая мышь. При этом в ряде биотопов доминанты были общие. Биотопические закономерности видового разнообразия оказались сходны, как и кривые «значимости видов». В Кишиневе больше экзоантропов, а синантропов – меньше. Причем в нескольких биотопах соотношение видов, имеющих разную склонность к синантропии, практически не различалось. Например, в лесопарках. Это присуще не только сравниваемым населенным пунктам (Тихонова и др., 2006б; Тихонов и др., 2009а, 2010а), подобное наблюдалось и в других городах из разных природных зон (Черноусова, 1996; Тихонова и др., 2001а, 2006а, 2009б; Zorenko., Leontyeva, 2003; Balciauskas et al., 2005). Менее всего по данному признаку различались биотопы антропогенного происхождения и постоянно подверженные его воздействию (полосы отчуждения, регулярные

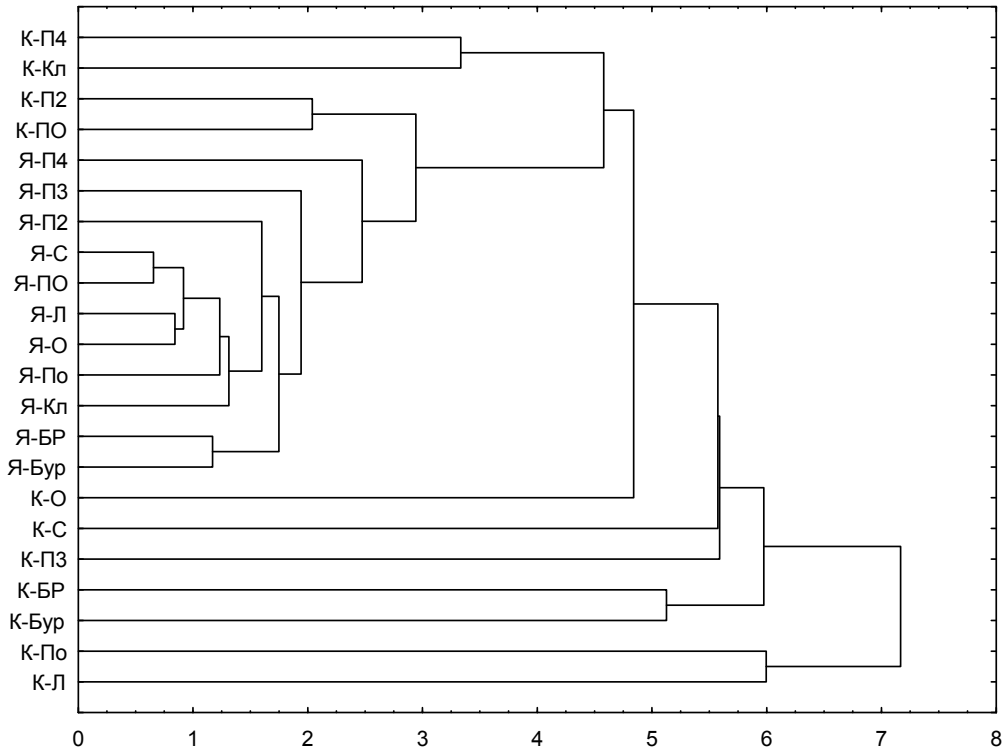


Рис. 154. Дендрограмма мер различий населения мелких млекопитающих на незастроенных территориях Кишинева и Ярославля.

Ось ординат – биотопы, ось абсцисс – мера различий.

Обозначения: К-П4 – лесопарки Кишинева, К-П3 – ландшафтные парки Кишинева, К-П2 – регулярные парки Кишинева, К-С – сады Кишинева, К-По – поля Кишинева, К-БР – берега рек Кишинева, К-Л – луга Кишинева, К-О – огороды Кишинева, К-ПО – полосы отчуждения Кишинева, К-Бур – бурьяны Кишинева, К-Кл – кладбища Кишинева; Я-П4 – лесопарки Ярославля, Я-П3 – ландшафтные парки Ярославля, Я-П2 – регулярные парки Ярославля, К-С – сады Ярославля, К-По – поля Ярославля, К-БР – берега рек Ярославля, К-Л – луга Ярославля, Я-О – огороды Ярославля, Я-ПО – полосы отчуждения Ярославля, Я-Бур – бурьяны Ярославля, Я-Кл – кладбища Ярославля.

парки, огороды и кладбища). Отличия фаун некоторых агроценозов можно объяснить значительной разницей выращиваемых в них культур (Мунтяну и др., 1984, 1988, 2007; Тихонова и др., 2006б; Тихонов и др., 2009а).

Из всего этого следует, что два европейских крупнейших города, расположенных в разных (но не очень удаленных) природных зонах, помимо очевидных отличий, обусловленных спецификой разных фаунистических комплексов, имели ряд общих закономерностей, присущих населенным пунктам данного географического ранга (Тихонов и др., 2008). Особенно заметно это сходство в биотопах антропогенного происхождения и испытывающих сравнительно сильную урбанистическую нагрузку.

Итак, различия структуры населения мелких млекопитающих рассматриваемых нами крупнейших городов зависят от особенностей физико-географических условий окружающих территорий и от специфики самих городов (их структуры, возраста и

проч.), уровень сходства которых определяется общими экологическими закономерностями формирования фаун диких животных урбоценозов.

Еще одно сравнение было проведено между городами, относящимися к категории «крупнейшая городская агломерация». Это – Москва, расположенная в лесной зоне России, и Ханой, находящийся в зоне дождевых тропических лесов Вьетнама. Несмотря на большую разницу в объеме материала (см главу 4) и охвата биотопов (в Москве обследовано 20 типов, в Ханое – 7), мы, тем не менее, сочли возможным провести сравнительный анализ структуры населения мелких млекопитающих этих городов. Подобное решение было продиктовано не только тем, что тропические города все еще остаются недостаточно изученными (Као Ван Шунг и др., 1980; Као Ван Шунг, Кузнецов, 1992; Кузнецов, Фам Чонг Ань, 1992; Qiang Guozher, Zhu Long Biao, 1983; Dao Van Tien, 1984). Главной причиной была попытка выявить хотя бы какие-то общие закономерности структур населения мелких млекопитающих в одноранговых городах из столь различающихся природно-климатических зон.

Биотопы Москвы подробно описаны нами в нескольких предыдущих главах книги, поэтому остановимся здесь лишь на краткой характеристике ценозов Ханоя. При обследовании тропического города были выбраны следующие местообитания: 1 – постройки человека (жилые одно- и многоэтажные дома, многоэтажные здания учреждений и пищевые пункты, главным образом кафе и столовые; 2 – территории, непосредственно прилегающие к постройкам человека; 3 – газоны; 4 – бульвары; 5 – регулярные парки – небольшие по площади территории с декоративной и естественной растительностью: газонная трава, цветники, кустарники (кротоны, гибискусы, жасмин и др.) и деревья; 6 – бурьяны – участки, поросшие густой и высокой рудеральной растительностью; 7 – свалки мусора и пищевых отходов.

В целом по Ханюю в 1993 г. самым многочисленным видом оказалась желтогрудая крыса – *Rattus flavipectus*. В последнее время ее чаще называют азиатской домашней крысой, или серой азиатской крысой (*R. tanizuri*) (Carleton, Musser, 2005). Второй по обилию была домовая многозубка – *Suncus murinus*. Третье место занимала серая крыса. Менее многочисленна черная крыса. Поскольку окончательная ревизия последнего вида не произведена, мы использовали наиболее распространенную классификацию (Соколов и др., 1986; Marshall, 1977a, 1977b; Carleton, Musser, 2005), согласно которой черная крыса считается одним видом. Следующими по обилию были рюккийская – *Mus caroli* и домовая мыши. Остальные виды – малочисленны.

Особый интерес представляют мелкие млекопитающие – обитатели построек человека. В постройках Ханоя наибольшая численность зверьков зарегистрирована в одноэтажных домах. Здесь она почти в три раза выше, чем в многоэтажных. При анализе поэтажного распределения мелких млекопитающих в зданиях нами установлено, что наибольшее количество видов встречалось на первых этажах (Соколов и др., 2002). Здесь преобладали серая и желтогрудая крысы, зарегистрированы домовая мышь и домовая многозубка. На вторых этажах численность ниже, отловлено три вида, чаще встречались желтогрудая и черная крысы. На третьих этажах домов отловлено всего два вида, на четвертых удалось обнаружить только один вид – черную крысу. На территориях, непосредственно прилегающих к постройкам человека, численность и набор видов были те же, что и в зданиях.

На незастроенных участках Ханоя самая низкая численность зверьков установлена на газонах и бульварах, где отловлены только синантропы (в первом случае – серая

крыса, а во втором еще и домовая мышь). Более разнообразный видовой состав (7 видов) при доминировании желтогрудой крысы установлен в регулярных парках города. Здесь же была и более высокая численность зверьков. На свалках отловлено пять видов, доминировала домовая многозубка. Обилие мелких млекопитающих больше, чем в регулярных парках. Из всех обследованных нами местообитаний Ханоя наиболее заселены мелкими млекопитающими бурьяны: десять видов при численности 14,5 зверьков на 100 л-с.

При сравнении однотипных местообитаний крупнейших городских агломераций установлено, что в распределении видов, имеющих разную склонность к синантропии, есть много общего. Так, соотношение синантропов и гемисинантропов было сходно в постройках Москвы и Ханоя (рис. 155). Но есть и некоторые различия: газоны и

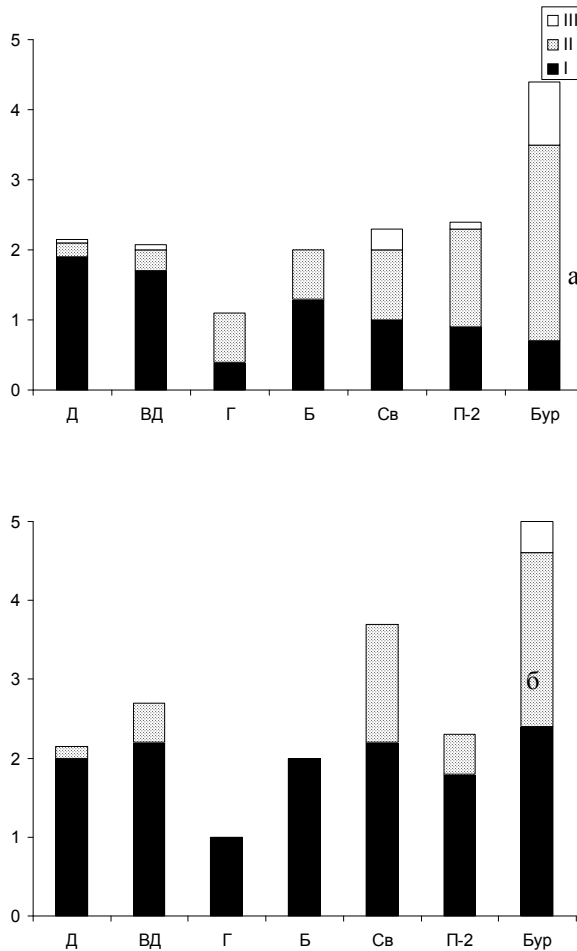


Рис. 155. Соотношение мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, на незастроенных территориях Москвы и Ханоя.

Ось ординат – численность (в баллах), ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: Д – дома, ВД – вокруг домов, Г – газоны, Б – бульвары, П-2 – регулярные парки, Св – свалки, Бур – бурьяны. а – Москва, б – Ханой. I – синантропы, II – гемисинантропы, III – экзоантропы.

бульвары Ханоя заселяли только синантропные виды, в Москве в этих биотопах обитали еще и гемисинантропы. В регулярных парках тропического города синантропных грызунов было гораздо больше, чем в аналогичных местообитаниях города умеренных широт, где превалировали гемисинантропы. Экзоантропы здесь редкость, а в регулярных парках Ханоя их вообще не зарегистрировали (рис. 155). На свалках тропического города численность мелких млекопитающих больше, чем в городской агломерации средней полосы России, и не обнаружены экзоантропные виды. Распределение разных по склонности к синантропии групп мелких млекопитающих в бурьянах двух городских агломераций было похожим, но в Ханое в этом типе местообитаний значительно превалировали синантропы, тогда как в Москве явно доминировали гемисинантропные виды.

Несмотря на явные фаунистические различия, показатели индексов видового разнообразия мелких млекопитающих обследованных местообитаний двух крупнейших городских агломераций были сходными. В Москве в группу с низким разнообразием вошли газоны, дома, территории вокруг них и свалки (рис. 156). Несколько более высоким оно оказалось в регулярных парках, а самым большим в бурьянах. В Ханое крайне бедное разнообразие мелких млекопитающих присуще газонам и бульварам (рис. 156). В постройках человека и на прилегающих к ним территориях оно было несколько раз больше, чем в предыдущих местообитаниях, еще выше – в регулярных парках, а самым большим в бурьянах города.

Кривые «значимости-доминирования видов» мелких млекопитающих в Москве характеризовались более равномерным распределением, чем в Ханое, что можно объяснить явным преобладанием синантропов над остальными группами видов зверьков в тропическом городе (рис. 157). Особенно это заметно в отношении экзоантропов, которые в Ханое единичны.

А теперь более подробно рассмотрим синантропов крупнейшей городской агломерации в тропической зоне. К их числу, прежде всего, нужно отнести серую крысу. Здесь она широко распространена по всем обследованным биотопам, предпочитаемая, однако, селиться вблизи и внутри жилья человека близко к источникам корма, часто вытесняя отсюда другие виды грызунов. Серые крысы в Ханое образуют постоянные устойчивые популяции и размножаются в течение всего года (Као Ван Шунг и др., 1980).

Большую склонность к синантропии имела и черная крыса, отловленная нами во многих местообитаниях города. Однако она менее конкурентоспособна, чем серая крыса, которая в местах совместного обитания может вытеснить черную. В постройках человека черная крыса вынуждена перемещаться на этажи, свободные от серой крысы.

По мнению Као Ван Шунга и Кузнецова (1992), желтогрудую крысу во Вьетнаме можно считать синантропным видом. Она предпочитает селиться на верхних этажах зданий, на чердаках, балках крыш и вокруг домов (Као Ван Шунг и др., 1980; Фам Чонг Ань, 1992; Соколов и др., 1997, 2002). Желтогрудую крысу и в Китае относят к числу синантропов урбанизированных территорий (Jinghui et al., 1988a, 1988b; Ling Quo Rui, Wei Xiao-hua, 1988). По нашим данным, этот вид имеет явный экологический успех на незастроенных территориях Ханоя и только в некоторых типах зданий уступает серой крысе. Желтогрудой крысе присуща не только высокая экологическая, но и этологическая пластичность. Так, по нашим наблюдениям, крысы данного вида легко перестраивали ритмы суточной активности, приспосабливаясь к деятельности человека.

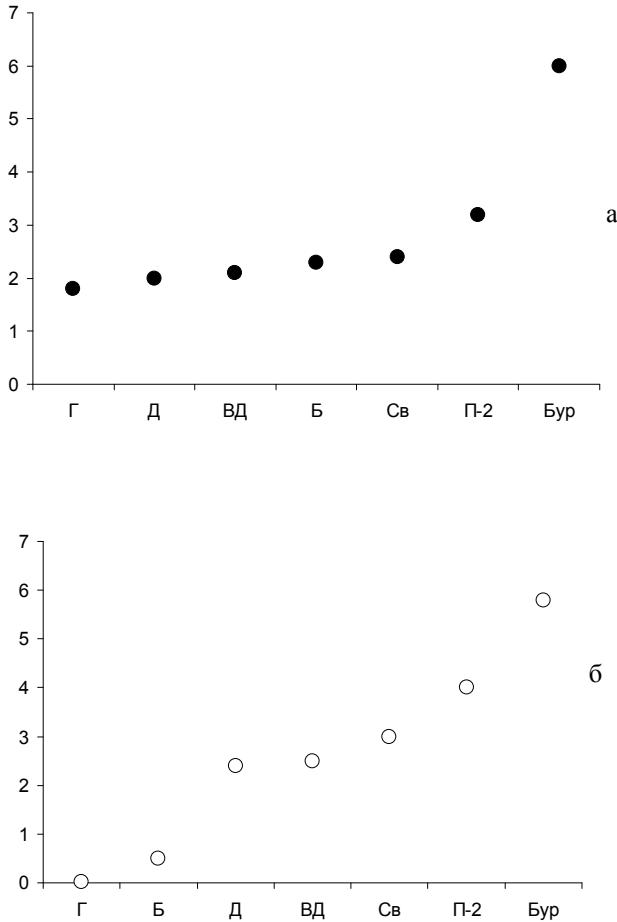


Рис. 156. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в разных биотопах Москвы и Ханоя.

Ось ординат – показатели индекса d, ось абсцисс – биотопы.

Обозначения: а – Москва, б – Ханой. Биотопы. Д – дома, ВД – вокруг домов, Г – газоны, Б – бульвары, П-2 – регулярные парки, Св – свалки, Бур – бурьяны.

Домовая мышь в условиях тропической городской агломерации, как и перечисленные выше крысы, проявляла большую склонность к синантропии. Могла совместно обитать с другими видами в постройках человека. На незастроенных территориях ее удалось отловить в большинстве типов местообитаний. В Ханое мы обнаружили две внешне различающиеся формы мышей. В постройках это были серо-охристые зверьки с почти однотонной окраской спины и брюха, с беловатыми кончиками пальцев и сравнительно длинным одноцветным хвостом. Это совпадает с описанием подвида *Mus musculus urbanus* (синоним – *M.m.castaneus*) (Као Ван Шунг и др., 1980; Marshall, 1977a, 1977b). Вне построек отмечена другая форма, более соответствующая описанию подвида *M.m.homorous* (Marshall, 1977a, 1977b). Зверьки с темно-коричневой спиной и рыжеватыми подпалами по бокам, стопа светлая, хвост двуцветный. Кроме того,

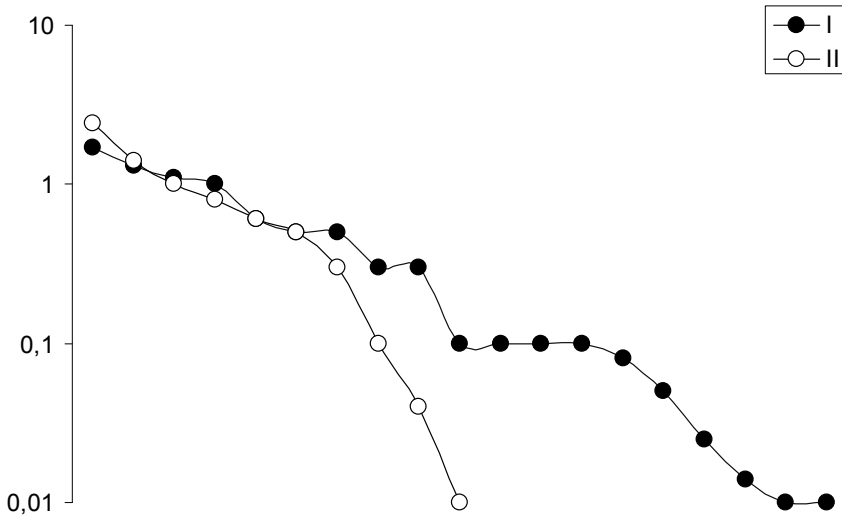


Рис. 157. Кривые «значимости-доминирования видов» мелких млекопитающих на незастроенных территориях Москвы и Ханоя.

Ось ординат – логарифмическая шкала «значимости видов», ось абсцисс – виды.

Обозначения: I – Москва, II – Ханой

у данного подвида более вытянут рострум. Особи этой формы, по Маршаллу (1977в), могут встречаться в постройках человека, но в основном склонны обитать в открытых стациях на территориях, трансформированных человеком.

Склонность к синантропии имела и домовая многозубка – вид, часто встречающийся в городах и сельских населенных пунктах (Jinghui et al., 1988a, 1988b; Ling Quo Rui, Wei Xiao-hua, 1988). В Ханое многозубка предпочитала селиться на свалках и в бурьянах. Ее отлавливали даже в мусорных баках и вокруг домов. Отмечены многозубки и в зданиях, но не выше первых этажей. Мы считаем, что этот вид можно отнести к разряду гемисинантропов.

Такие виды, как рюккийская и желто-коричневая (*Mus cervicolor*) мыши, могут обитать вблизи жилья человека и даже заходить внутрь, но не выдерживают конкуренции с настоящими синантропами. И только при отсутствии последних эти гемисинантропы могут временно занять их ниши (Dao Van Tieng, 1984; Dao Van Tieng, Groschowskia, 1966).

К числу видов с ограниченной синантропией (ложная синантропия), не способных к длительному обитанию рядом с человеком, можно причислить *Rattus argentiventer* и *R.koratensis*. По наблюдениям ряда исследователей, эти крысы могут лишь временно проникать в постройки (Као Ван Шунг и др., 1980; Као Ван Шунг, Кузнецов, 1992). Оба вида на протяжении многих лет наблюдений отмечены как очень редкие для Ханоя и обитали лишь на его окраинах (Као Ван Шунг и др., 1980).

Сопоставляя крупнейшие городские агломерации из разных и сильно удаленных друг от друга географических регионов, можно утверждать, что, тем не менее, им присущи общие черты структуры сообществ мелких млекопитающих. Биотопы, подверженные

сильной антропогенной нагрузке (газоны и бульвары), и в том и в другом городе были слабо заселены зверьками (главным образом, синантропными) и характеризовались самым низким видовым разнообразием. Более богатые экологическими нишами местообитания и подверженные меньшему прессу урбанизации в обоих городах имели и более высокое видовое разнообразие и численность мелких млекопитающих. Биотопическое распределение зверьков с разной склонностью к синантропии и их соотношение внутри местообитаний были сходны. Но главное отличие состояло в том, что в Ханое практически отсутствовали экзоантропы и повсеместно преобладали синантропы. Москва – город, где на незастроенных территориях доминировали гемисинантропы, в число которых входило не менее трех местных видов. Все синантропы здесь – виды инвазийные, их всего два. В Ханое иначе: все отловленные виды находятся в пределах своих естественных ареалов. В данном случае имеется в виду не историческое место происхождения, а природные территории, где возможно постоянное обитание зверьков вне поселений и построек человека. Наиболее успешны на урбанизированных территориях местные синантропы, их здесь минимум четыре вида. Но вполне возможно, что видов может оказаться больше после тщательной таксономической ревизии.

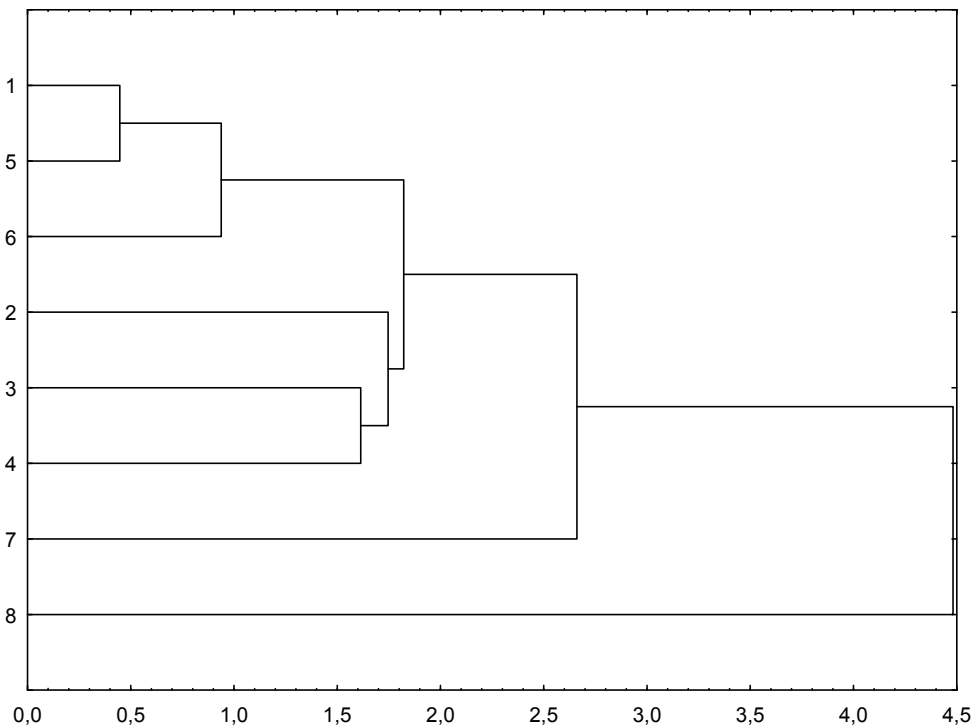


Рис. 158. Дендрограмма мер различий фаун мелких млекопитающих всех обследованных городов.

1 – малый город, 2 – средний город, 3 – большой город, 4 – крупный город, 5 – крупнейший город (Ярославль), 6 – крупнейшая городская агломерация (Москва), 7 – крупнейший город (Кишинев), 8 – крупнейшая городская агломерация (Ханой).

Ось ординат – города, ось абсцисс – мера различий.

Сравнивая методом ординации все обследованные нами города по параметрам «виды и их обилие», мы получили следующий результат. Наименее всего фаунистических различий выявлено между Черноголовкой (малый город), Ярославлем (крупнейший город) и Москвой (крупнейшая городская агломерация) – городами, расположенными в подзоне южной тайги (рис. 158). От них отличались фауны среднего (Алексин, Узловая и Щекино) большого (Новомосковск) и крупного (Тула) городов из подзоны широколиственных лесов, граничащих с лесостепью. Еще дальше от всех отстоял Кишинев – крупнейший город, расположенный близко от лесостепи западно-европейского типа. И, наконец, самая большая дистанция выявлена между фаунами зверьков тропической городской агломерации и всех остальных городов.

Таким образом, очевидно, что условия природно-климатических зон, главным образом, и определяют фаунистический состав и численность мелких млекопитающих урбанизированных территорий.

Однако что касается структуры населения зверьков, то здесь не все так однозначно. В данном случае нас более всего интересовало соотношение групп видов, имеющих разную склонность к синантропии.

Полученная дендрограмма различий по соотношению видов с разной склонностью к синантропии объединила города, близкие по рангу (большой город с крупным, малый город со средним). В другую, менее близкую, но все же сравнительно сходную

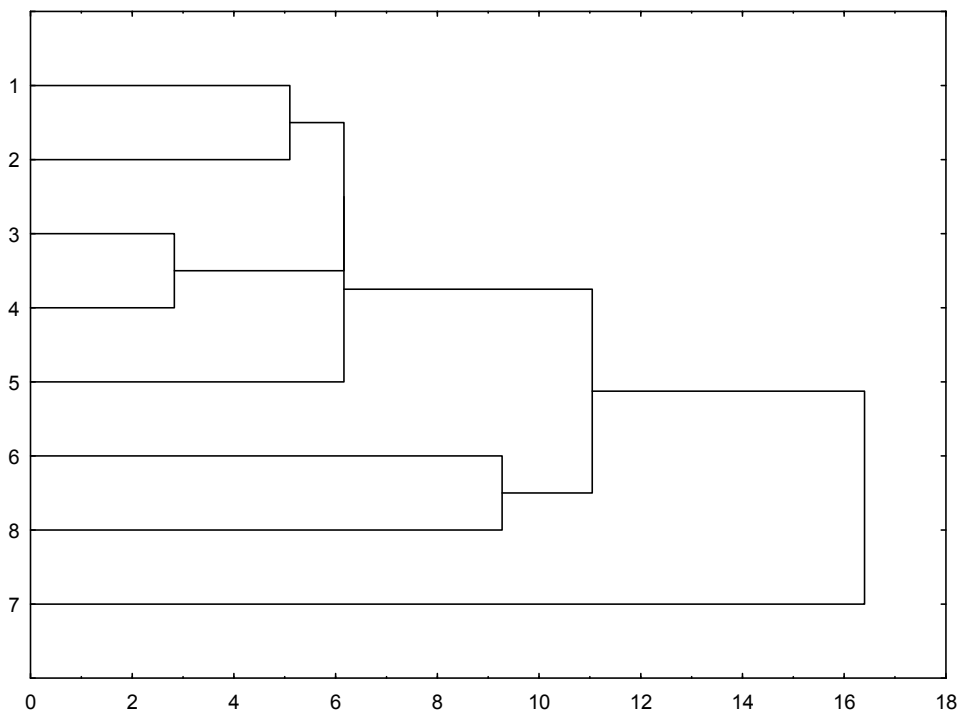


Рис. 159. Дендрограмма мер различий соотношения мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии, всех обследованных городов. Условные обозначения, как к рис. 158.

группу вошли две крупнейшие городские агломерации (рис. 159). И это несмотря на то, что они находятся в разных частях света (Европе и Азии). Наименше сходство со всеми имел крупнейший город Кишинев. В нем нам удалось обнаружить небольшое количество синантропных видов мелких млекопитающих при явном преобладании местных гемисинантропов.

Кратко обобщая полученные данные, можно утверждать, что на структуру сообществ мелких млекопитающих любого населенного пункта независимо от его географического ранга, несомненно и прежде всего оказывает влияние окружающая среда. Во-первых, – это условия природно-климатической зоны; во-вторых, сохранность и близость к населенному пункту коренных ценозов. И, конечно, степень антропогенного преобразования пригородной (прилежащей к поселению) зоны.

Формирование фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий в значительной мере зависит от конкретных характеристик самого города: его ранга, возраста, структуры, размеров и др. Поэтому для изучения влияния процессов урбанизации на формирование фаун нами взяты населенные пункты разных рангов, но из одной географической области на территориях, имеющих сходную сельскохозяйственную освоенность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Антропогенная трансформация – явление эволюционно новое, имеющее разные последствия по степени и качеству воздействия на состояние природных ландшафтов от незначительного преобразования среды до катастрофически необратимого. Деятельность человека не может не сказаться на биоте трансформированных территорий. Одним из наиболее значимых изменений природы справедливо следует считать возникновение и развитие населенных пунктов (Кучерук, 1988; Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990).

Человечество развивалось таким образом, что в начале создавались временные поселения (обычно у скотоводческих племен), затем небольшие, но уже постоянные (главным образом, благодаря занятию земледелием), потом по мере роста населения и усложнения рода его хозяйственной деятельности населенные пункты становились крупнее и все более насыщались урбанистическими элементами. Таким образом, в подавляющем большинстве случаев исходным фактором, формирующим фауну мелких млекопитающих на урбанизированных территориях, была рурализация (сельскохозяйственное воздействие на среду обитания). В пределах лесной физико-географической зоны, где проводились наши исследования, изменения, происходящие в исходных фаунах, касались, прежде всего, видового состава грызунов и насекомыхядных (а точнее, соотношения разных групп видов). Например, на начальных этапах формирования в фаунах присутствовало очень много коренных экзoантропов, а на конечных фазах – в крупнейших городских агломерациях – их доля становилась минимальной. По мере усиления рурализации сообщества мелких млекопитающих обогащаются автохтонными луговыми гемисинантропными видами, которые при более жестком урбанистическом прессе начинают уступать в обилии синантропам: домовый мыши, серой и черной крысам. Причем следует напомнить, что все эти три вида для рассматриваемой зоны являются инвазийными и завезены человеком сюда из более южных природно-климатических регионов.

В зависимости от конкретных условий и качества незастроенных территорий разные города имеют свою специфическую структуру – зональность, которая отражается на структуре сообществ мелких млекопитающих, обитающих в них.

Выявляется следующая закономерность: независимо от типа города, а порой даже и региона его нахождения, во всех городах можно выделить однотипные ценозы, в той или иной мере пригодные для обитания мелких млекопитающих. Наиболее неблагоприятными для жизнедеятельности большинства зверьков являются газоны, пустыри, бульвары, деградирующие, регулярные парки и некоторые другие ценозы, испытывающие сильную антропогенную нагрузку и имеющие скудную кормовую базу. Биотопы древесно-кустарникового типа: лесопарки и ландшафтные парки по видовому составу и структуре сообществ мелких млекопитающих почти идентичны автохтонным. Кроме уже перечисленных выше населенных пунктов, возникают местообитания, ко-

торые испытывают антропогенное воздействие средней силы. Это, по мнению Джиллера (1988), может приводить к увеличению числа экологических ниш, усилению их мозаичности и возрастанию видового разнообразия, что влечет за собой увеличение обилия видов. К таким ценозам можно отнести мало сходные друг с другом биотопы, чаще всего экотонального типа (бурьяны, берега рек, сады, межи).

Естественно, что в целом фауны мелких млекопитающих городов разных размеров, возрастов, структуры и неодинаковые по некоторым другим параметрам, отличаются друг от друга и обладают определенной спецификой. Но, как правило, характерные для них общие закономерности гораздо очевиднее их различий. Это может выражаться в сходстве групп видов, имеющих разную склонность к синантропии, общих тенденциях к изменению численности, градиентности (например урбанистического А-Е- градиента, который впервые был использован нами на примере мелких млекопитающих городов разного географического ранга). Этот показатель является особенно важным для городов лесной зоны, поскольку довольно отчетливо показывает, насколько сильно трансформированы коренные лесные биотопы, взятые урбаноценозом. Структура сообществ мелких млекопитающих города зависит от многих, казалось бы, не связанных между собой факторов: площади города, климата, размеров и характера пригородной зоны, близости крупных водоемов, качества ценозов внутри населенного пункта и многих других.

На примере разных городов рассматриваемого физико-географического региона установлено, что все сходные биотопы имеют одинаковое значение для городской среды и особенностей формирования фауны мелких млекопитающих. Так, среди четырех обследованных на урбанизированных территориях парков для грызунов и насекомоядных наименее значимы небольшие деградировавшие парки. А самыми обильно заселенными зверьками и наилучшим образом адаптированными к городским условиям можно считать ландшафтные парки. Четвертый тип парков – лесопарки – представляют собой настоящие рефугиумы для коренных лесных видов. Не всегда в них бывает высокая численность грызунов и насекомоядных, но видовое разнообразие, как правило, выше, чем в других типах местообитаний городов. Существуют типы городских биотопов, которые можно уверенно назвать «зеленые коридоры». Это – полосы отчуждения вдоль железных дорог и, особенно, реки в их естественных руслах, где нам удавалось зарегистрировать редкие автохтонные виды растений и животных, которые практически не встречались в других типах городских ценозов. Все это складывается в очень сложную и динамичную систему – урбаноценоз – требующую дальнейшего углубленного исследования.

Понятно, что многим диким животным трудно приспособиться к обитанию в такой сложной и динамичной среде, как город. Для этого они должны иметь определенные преадаптации, закрепленные наследственно, или вырабатывать новые приспособления.

Прежде всего, важны эврипотность и биотопическая приуроченность. Синантропы эту задачу «решили», заняв подходящие для круглогодичной жизнедеятельности постройки, которые представляют собой новую, уникальную по своим условиям экологическую нишу, созданную человеком. Здесь они абсолютные доминанты. В летнее время синантропные виды могут успешно обитать и на открытых пространствах городов. Гемисинантропы (полевая мышь, восточноевропейская полевка и малая лесная мышь) не так хорошо, как синантропы, приспособились к использованию построек

человека. Зато в течение всех сезонов они явно доминируют над всеми остальными видами мелких млекопитающих в большинстве типов незастроенных территорий. Экзоантропы, как луговые, так и лесные, практически везде уступают им как по численности, так и по широте распространения, тяготея к менее подверженным антропогенному прессу городским окраинам.

Экологическому успеху на урбанизированных территориях некоторых видов способствуют пластичность их популяционных параметров, адекватная и быстрая реакция демографической структуры и хорошо адаптированная к таким условиям стратегия размножения.

Чтобы выжить на территориях с сильной антропогенной нагрузкой, мелкие млекопитающие вынуждены иметь высокую скорость воспроизводства популяций, благодаря повышению плодовитости, интенсивности участия в размножении, и ранней скорости полового созревания молодых зверьков, то есть ранними сроками вступления в воспроизводство. Среди прочих видов наиболее успешна в этом отношении полевая мышь, ей несколько уступают другие гемисинантропы – восточноевропейская полевка и малая лесная мышь, что отражается на их обилии.

Большинство городских популяций мелких млекопитающих отличаются от дикоживущих еще и большей терпимостью к присутствию человека, пластичностью суточных ритмов, толерантностью к конспецификам, особенно в условиях скученности при повышенной численности, и некоторыми другими экологическими и этологическими особенностями.

Говоря о процессе формирования городской фауны, Дж. Раусер (Rauser, 1978) делит ее на две категории. Первая – автохтонная, которая была свойственна природным ландшафтам перед началом человеческой деятельности. Вторая – это аллохтонные таксоны, чуждые исходным территориям и интродуцированные человеком. Инвазийные виды не имели экологического успеха в природных биотопах лесных зон, но постепенно адаптировались к окультуренным ландшафтам, а позже к обитанию в так называемых руральных (деревенских) типах населенных пунктов. В последней фазе они приспособились к городам (синурбанизировались), причем даже в большей степени, чем коренные виды. В лесных физико-географических зонах, кроме того, имеется своя специфика: на этапах, характеризующихся умеренным преобразованием окружающей среды, на первые позиции по обилию выходят луговые виды, в естественных условиях редко встречающиеся в лесах. При жестком воздействии города на среду обитания значительно возрастает доля инвазийных видов (как лесных, так и пустынных). Происходит довольно сложная интеракция синантропов, гемисинантропов и экзоантропов не только между собой, но и с человеком и одомашненными им животными.

Важной проблемой изучения особенностей формирования фауны позвоночных урбанизированных территорий многие исследователи считают анализ структуры отдельных фаунистических комплексов, факторов, влияющих на этот процесс, возможности адаптации организмов к изменению жизненных условий. Это, и не только это, мы и старались рассмотреть в настоящей монографии.

К сожалению, среди европейских авторов мало териологических работ подобного плана (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). Надеемся, что наше исследование сообществ мелких млекопитающих городской среды будет полезным вкладом в экологию урбозонозов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Особую благодарность мы выражаем увлеченным исследователям природы Е.В. Карасевой, В.В. Кучеруку, Н.В. Тупиковой, А.Д. Бернштейн и К.Е. Томашевскому, которых считаем своими учителями и вдохновителями.

Вполне понятно, что для написания данной монографии было необходимо собрать большой материал и обследовать обширные территории, подверженные разной степени антропогенного воздействия.

В Тульской области нам постоянно в этом помогали В.А. и Н.П. Панфиловы. В отдельные годы учеты зверьков приходилось проводить ежемесячно. Кроме того, в сборах и обработке полевого материала помогали студенты Тульского педагогического университета им. Л.Н. Толстого.

В Ярославле большую помощь нам оказала сотрудница ИПЭЭ им. А.Н. Северцова Л.В. Давыдова, а сотрудниками областной санэпидстанции Б.С. Латынским и А.В. Турбинным были предоставлены материалы по разным районам Ярославской области.

В Тверской области с нами работали студенты Тверского государственного университета им. Н.К. Крупской и школьники биологических кружков г. Москвы с их руководителями Харитоновым Н.П. и Дунаевым Е.

В Москве и ее окрестностях материал с нами собирали сотрудники ИПЭЭ им. А.Н. Северцова: Н.Д. Бодяк, О.В. Колобаева, О.Г. Смирнова и А.В. Соловьева. А.Д. Поярков любезно предоставил нам архивные материалы своих родителей Н.Н. и Д.В. Поярковых по мелким млекопитающим г. Москвы. С 1986 по 1992 гг. мы сотрудничали с Московским городским центром санэпиднадзора и получили от работника этого учреждения Н.В. Степановой ценные материалы по распространению и численности грызунов и насекомоядных города за несколько предыдущих лет исследований.

Кроме городов лесной зоны РСФСР исследования экологии мелких млекопитающих проводили на урбанизированных территориях Молдовы, где с нами работали сотрудники Института Зоологии АН Молдовы: А.И. Мунтяну, И.Г. Успенская, Ю.Н. Коновалов, Б.В. Нистреану, Н.К. Кариман и Национального Научно-практического Центра превентивной медицины: В.И. Бурлаку, С.Д. Георгица, В.Ф. Кику и другие.

В поведенческих экспериментах большую помощь нам оказали Е.Ю. Федорович (МГУ), Л.В. Давыдова, О.В. Осипова, М.В. Рutowская и Н.М. Старцев (ИПЭЭ РАН). В компьютерной обработке полученных результатов с применением разных методов программы «STATISTICA» большая помощь была оказана нам ведущим сотрудником ИПЭЭ РАН доктором биологических наук В.С. Громовым.

П.М. Барановский дал нам несколько квалифицированных консультаций по идентификации видов-двойников обыкновенной полевки методом электрофореза на ацетилцеллюлозных пластинах в буферном растворе.

Всем вышеперечисленным уважаемым коллегам выражаем наши самые глубокие признания и искреннюю благодарность за их бескорыстный вклад в наше исследование.

Большое спасибо мы говорим и тем, кто помогал нам не только в сборе и обработке материала, но и в оформлении, обсуждении и подготовке текста рукописи, особенно Св.В. Найденко за высококвалифицированную добросовестную работу.

Мы признательны всем, кто так или иначе способствовал появлению на свет этой книги.

В разные годы работа поддерживалась следующими программами и фондами:

Программа Минприроды «Экологическая безопасность России»

«Экологические особенности мелких млекопитающих урбанизированных территорий на примере г. Москвы» (1994–1996).

Программа Президиума РАН «Биоразнообразие»

«Биологическое разнообразие мелких млекопитающих крупных городов (1995-1997), «Закономерности формирования генетического и морфологического разнообразия мелких млекопитающих Палеарктики» 2007–2009.

РФФИ совместно с Правительством Москвы и Московской области

«Влияние антропогенных воздействий на природу Москвы (2000-2002)»

РФФИ: 97-04-63032-к, 97-04-48813-а, 00-04-63070-к, 01-04-63029-к; 06-04-90811 Мол_а; 08-04-90103 Мол а; 09-04-00701а; 10-04-00214а

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумова Г.М., Исаев А.А., Локошенко М.А., Шерстюкова Б.Г. Тенденция изменения климата Москвы в конце двадцатого века // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. 1998. С. 39-49.
- Авилова К.В. Сохранение разнообразия орнитофауны в условиях города // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998. С. 154-169.
- Авилова К.В., Корбут В.В., Фокин С.Ю. Урбанизированная популяция водоплавающих (*Anas platyrhynchos*) г. Москвы. М.: Аргус, 1994. 175 с.
- Авилова К.В., Орлов М.С. Экологические экскурсии по Москве. М.: Наука, 1993. 205 с.
- Агулова Л.П., Сучкова Н.Г., Клыкова А.И., Андреевский А.В., Кравченко Л.Б., Большакова Н.П., Москвитина Н.С. Поведенческие особенности полевой мыши (*Apodemus agrarius*) из двух городских популяций // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 2. С. 231-238.
- Айю Б., Зоренко Т. Фауна мелких млекопитающих лесопарков г. Риги // // Мат-лы междунар. совещ. Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Наука, 2003. С. 14.
- Александровский А.А., Бойцов И.А., Кренке Н.А. Почвы и культурный слой Москвы: строение, историческое развитие, география // Известия АН СССР. Сер. географ. 1997. № 3. С. 82-95.
- Алексеев С.К., Костюхина О.С., Соловьева М.К., Черникова Т.В. Грызуны (Mammalia, Rodentia) г. Калуга // Изучение природы бассейна реки Оки. 2001. С. 42-44
- Алпатов В.В. Изменение видового состава мышевидных грызунов на средней стадии рекреационной дигрессии в лесах Подмосковья // 7 Пущинская школа. Конф. молодых ученых. Биология – наука 21 века. Пущино: Наука. 2003. С. 152.
- Алпатов В.В., Жигарев И.А. Влияние рекреации на население мелких грызунов в окрестностях пос. Черноголовка Московской области // Тез. конф. Новые материалы и технологии. Инновации 21 века. Черноголовка. 2001. С. 87-88.
- Андреев Ю.А. Ранние формы урбанизации // Вестник древней истории. 1987. № 1. С. 43-48.
- Бакун Е.Ю., Жигарев И.А., Алпатов В.В. Особенности распределения мышевидных грызунов в лесах с разной степенью рекреационной нарушенности // 7 Пущинская школа. Конф. молодых ученых. Биология – наука 21 века. Пущино: Наука. 2003. С. 152.
- Барановский П.М., Богомоллов П.Л., Карасева Е.В., Демидова Т.Н. Распространение восточноевропейской и обыкновенной полевки // Синантропия животных. М.: Наука. 1994. С. 77-78.
- Барановский П.М., Охотский Ю.В. Использование территории, суточная активность и подвижность видов-двойников (*Microtus arvalis*, *M.rossiaemeridionalis*) (Rodentia, Microtinae) в местах совместных поселений // Зоол. журн. 1988. Т. 127. № 7. С. 1090-1094.
- Баруш В. Синантропизация и синурбанизация позвоночных животных как процесс формирования связей между популяциями животных и человеком // Studia geographica. 1980. V. 71. № 1. P. 9-29.
- Башенина Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: МГУ, 1962. 308 с.

- Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов (*Myomorpha, Rodentia*). М.: Наука, 1977. 220 с. изменить год в тексте 1972 на 1977
- Башенина Н.В. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: МГУ, 1977. 294 с.
- Башенина Н.В. Закономерности перераспределения мелких млекопитающих под влиянием антропогенных факторов // Тез. докл. всес. совещ. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Т. 2. С. 60-62.
- Башенина Н.В., Груздев В.В., Дукельская Н.М., Шилов И.А. Грызуны – вредители садов и огородов. М.: МГУ, 1957. 97 с.
- Башенина Н.В., Ленец Л.И. Сравнительная характеристика химической терморегуляции видов-двойников обыкновенной полевки // Тез. докл. 5-го Всес. съезда ВТО. М.: Наука. 1990. Т. 2. С. 6-7.
- Баянов А.В., Баянов М.Г. Позвоночные животные в коллективных садах Подуфимья // Итоги биологических исследований. Уфа: Башк. гос. ун-т, 2004. С. 75-77.
- Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т.65. №2. С. 41-49.
- Беляков В.В. Млекопитающие г.Калининграда // Вестн. Рос. гос. ун-та. 2007. № 7. С. 54-59.
- Бемянченко А.А., Сонин К.А. Динамика распространения мелких грызунов в долине реки Большой Игрис // Водохозяйственный комплекс и экология гидросферы в регионах России. 2002. № 1. С. 26-29.
- Бернштейн А.Д. Некоторые особенности биологии черной крысы в Абхазии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. № 1. С. 5-14.
- Бигон М., Харпер Д., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1, 667 с., Т. 2. 477 с.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Энциклопедия, 1989. 506 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов В.А., Кузякин А.П. География животных. М.: Учпедгиз, 1965. 2-е изд. 287 с.
- Богомоллов П.Л., Тихонова Г.Н., Карасева Е.В. Влияние на численность полевой мыши в Европейской части СССР некоторых внешних факторов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 322-332.
- Богомоллов П.Л., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В. Структура города как фактор формирования фауны мелких млекопитающих // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 12-13.
- Боже-Гарнье Ж., Шабо Ж. Очерки по географии городов. М.: Мир, 1967. 235 с.
- Большаков В.Н., Шубникова О.Н. Обыкновенная полевка – *Microtus arvalis* (*Rodentia, Muridae*) на архипелаге Шпицберген // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 2. С. 308-310.
- Бочаров М.М. Природа Калининской области. Калинин: Калининиздат, 1961. 126 с.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Рева А.А. Современное состояние биоразнообразия высших гетеротрофов в урбосистемах мегаполисов степного Приднестровья // Экологические и гидрометеорологические проблемы больших городов и промышленных зон. Днепропетровск, 2002. С. 15
- Букштынов А.Д., Грошеев Б.И., Крылов Г.В. Леса. М.: Мысль, 1981. 316 с.
- Быков А. В. Особенности населения мелких млекопитающих рекреационных лесов Южного Подмосквья // Лесоведение. 1985. № 4. С. 47-52.
- Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
- Быкова Е.А. Мелкие млекопитающие Ташкента // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 51-53.

- Варшавский С.Н., Крылова К.Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1948. Вып. 3. С. 179-190.
- Вахрушев А.В. Мелкие грызуны и их пораженность лептоспирозом на крупных животноводческих комплексах в Сибири // Тез. докл. всес. совещ. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 2. С. 56-57
- Вашенок В.С., Лютов Ю.Г., Шибалов В.А., Мессорош В.Г. Особенности эпизоотологии псевдотуберкулеза у диких и синантропных мелких млекопитающих Ленинграда и его окрестностей // Инфекционные болезни животных и вопросы природной очаговости. Фрунзе: Медиздат, 1982. С. 70-81,
- Верещагин Р.А., Воронов Г.А. К биологии домовой мыши окраин города Перми // Ученые записки Пермск. Гос. пед. ин-та. Пермь: ПГПИ, 1968. Т. 52. С. 49-51.
- Викторов Г.А. К вопросу о причинах массовых размножений насекомых // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 2. С. 259-266.
- Виноградов Б.С., Громов И.М. Краткий определитель грызунов. Л.: Наука, 1984. 2-е изд. 140 с.
- Виноградова О. Н. Тополевые насаждения старой Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосквья. М.: МГУ, 1978. С. 15-16.
- Владимиров В.В. Расселение и окружающая среда. М.: Стройиздат, 1982. 228 с.
- Владимиров В.В. Урбоэкология. Курс лекций. М.: МНЭПУ, 1999. 204 с.
- Гавриков П.Т. Анализ ценологических показателей мелких млекопитающих в разных условиях существования // Полевые и экспериментальные исследования биологических систем. Ишим: Наука, 2007. С. 6-8.
- Гамбарян П.П., Дукельская Н.М. Крыса // М.: Советская наука, 1955. 354 с.
- Гаузе Г.Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биол. 1949. Т. 1. № 1. С. 105-120.
- Гашев С.Г., Доний Е.А. Сообщества мелких млекопитающих рекреационных зон города Тюмени и пригородов // Ландшафты Западной Сибири: проблемы исследований, экология и рациональное использование. Тюмень, 2001. С. 66-69.
- Гвоздецкий Н.А. Физико-географическое районирование СССР (характеристика региональных единиц). М.: МГУ, 1968. 576 с.
- Гладкина Т.С. Особенности реакции видов-двойников *Microtus arvalis* Pall., *M. rossiae-meridionalis* на высокую плотность в эксперименте // Экология. 1996. №2. С. 142-150.
- Гладков Н.А., Рустамов А.К. Животные культурных ландшафтов // М.: Мысль, 1975. 596 с.
- Глазычев В.Л. Социально-экологическая интерпретация городской среды. М.: Наука, 1984. 57 с.
- Гливич И. Исследования процесса синурбанизации животных на примере городских популяций // Studia geographica. 1980. № 71. №1. P. 122-132.
- Города России. Энциклопедия. М.: Большая Российская энциклопедия. 1994. С. 559.
- Горохов В.А., Лунц Л.Б. Парки мира. М.: Стройиздат, 1985. 328 с.
- Горшев Ю.Н., Конова Л.И., Морозова Н.А. и др. Экология Москвы. Т. 1. М.: Независимость. ДТД, 1995. 205 с.
- Горышина Т.К. Растение в городе. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 149 с.
- Гостев В.Ф., Юскевич Н.Н. Проектирование садов и парков. М.: Стройиздат, 1991. 188 с.
- Грабовский В.И. Ворона в антропогенном ландшафте – адаптация или преадаптация // Матлы совещ. Экология, биоценологическое и хозяйственное значение врановых птиц. М.: Наука, 1984. С. 54-56.
- Грабовский В.И. Онтогенетические изменения отношений к пространству у серых ворон (*Corvus cornix*) на Ленинских горах в Москве // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 4. С. 571-578.

- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Полушкина И.А. и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно зараженном биогеоценозе // Изв. Челяб. НЦ. 2006. № 44. С. 101-105.
- Громов В.С. Социальное поведение обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolae) // Зоол. журн. 2004. Т. 84. № 4. С. 493-502.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (*Microtus*). Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 504 с.
- Груздев В.В. Анализ прогнозов численности полевых мышевидных грызунов // Бюлл. МОИП отд. биол. 1980. Т. 85. № 1. С. 25-30.
- Гынгазов А.М., Шинкин Н.А. Фауна заброшенных поселков и их окрестностей // Проблемы охраны природы Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1980. С. 68-73.
- Гутников В.А. Ландшафтно-экологическое обоснование стратегии и развития города // Экология города и проблемы управления. М.: ИГАН, РГТ Картография, 1989. С. 77–81.
- Давыдова Л.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Некоторые механизмы адаптации видов-двойников обыкновенной полевки к процессам урбанизации // Мат-лы научно-практической конференции. Животные в городе. М.: ТСХА. 2000. С. 119-120.
- Демидов В.В. Размножение мышевидных грызунов в сельскохозяйственных ландшафтах Камского Предуралья // Тез.докл. 6-го Всес.совещ. Грызуны. Л.: Наука, 1983. С. 520-521.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир., 1988. 184 с.
- Дзуев Р.И., Балкарлова М.З., Сухомесова М.В., Пшибиева Р.З. Фауна мелких млекопитающих в коллективных садах КБР // Вестн. Кабард.-Балк. гос. ун-та. Сер. биол. науки. 2006. № 8. С. 46-49.
- Дмитриева Т.В. Закономерности размещения мышевидных грызунов в населенных пунктах городского типа // Тр. Воронежского гос. ун-та. 1958. Т. 52. № 4. С. 16 -20.
- Дмитриева Т.В. Мышевидные грызуны сельских населенных пунктов Воронежской области // Бюлл. ВОИП при Воронежском ун-те. 1964. № 13. С. 91-93.
- Доброхотов Б.П., Барановский П.М., Демидова Т.Н. Особенности стадийного распределения видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Microtinae) и их роль в природных очагах туляремии лугополевого типа // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 2. С. 269-275.
- Доброхотов Б.П., Малыгин В.М. Применение электрофореза для идентификации серых полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 3. С. 436-439.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М.: МГУ, 1985. 220 с.
- Домбровский В.В. Закономерности колебания численности обыкновенной полевки в Московской области в связи с ландшафтными особенностями территории и хозяйственной деятельностью человека // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ. 1971. Вып. 10. С. 199-216.
- Домбровский В.В. Серая крыса и другие виды мелких млекопитающих в населенных пунктах Московской области // Мат-лы 1-го рабочего совещ. по серой крысе. М.: Наука, 1983. С. 10-11.
- Домовая мышь. Ред. Е.В.Котенкова, Н.Ш.Булатова. М.: Наука, 1994. 265 с.
- Дубровский В.Ю. Особенности населения синантропных грызунов на железнодорожных вокзалах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т.93. № 4. С. 47-51
- Дубяго Т.Б. Русские регулярные сады и парки. Л.: Стройиздат, 1963. 341 с.
- Дукельская Н.М., Вишняков С.В. Распространение обыкновенных полевок (*Microtus arvalis* Pall.) в пределах города и борьба с ними // Зоол. журн. 1953. Т. 32. № 3. С. 506-512.

- Дымин В.А. Полевая мышь – один из индикаторов сельскохозяйственного преобразования территории Приамурья // Мат-лы 5 Всес. совещ. Грызуны. Саратов: Наука, 1980. С. 412-415.
- Дэвис Д.Е., Кристиан Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих // Экология. 1976. №2. С. 5-31.
- Европейская рыжая полевка. Ред. Н.В.Башенина. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Емельянова Л.Г. Принципы и основные этапы создания карты населения мелких млекопитающих СССР // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 310-342.
- Ердаков Л.Н. Сравнение ритмов активности симпатрических видов мышей (*Apodemus*, *Muridae*) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. № 2. С. 1670-1674.
- Ердаков Л.Н. Организация ритмов активности грызунов. М.: Наука, 1984. 281 с.
- Ердаков Л.Н. Человек в биосфере. Новосибирск: Высшая школа, 1986. 424 с.
- Ердаков Л.Н., Чернышева Е.А., Галактионов Ю.М. Использование данных о популяционной цикличности для прогнозирования численности грызунов // Экология. 1987. №1. С. 82-85.
- Ермолаева Е.З. Зимние наблюдения за восточноевропейской полевкой (*Microtus rossiaemeridionalis Ognev*) в Ботаническом саду МГУ (Москва) // Тез. 6 Съезда ВТО. М., 1999. С. 85.
- Ермолаева Е.З. Характеристика населения мелких млекопитающих луговых биотопов г. Москвы // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 31-34.
- Ермолаева Е.З. Пространственное распределение и особенности колебания численности мелких млекопитающих Москвы (1967-1998). Автореф. дисс. ...канд.биол. наук. М., 2001. 24 с.
- Ермолаева Е.З., Карасева Е.В., Телицына А.Ю. Особенности обитания мелких млекопитающих в Ботаническом саду МГУ (Воробьевы горы) // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 1999. С. 34-37.
- Ермолаева Е.З., Коротков Ю.С, Телицына А.Ю., Карасева Е.В., Степанова Н.В. Особенности динамики численности полевой мыши на незастроенных территориях Москвы и ближайшего пригорода (во второй половине 20 века) // РЭТ-инфо. 2000. № 1. С. 5-10.
- Жигарев И. А. Изменение плотности населения мышевидных грызунов под влиянием рекреационного пресса на юге Подмосковья // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 12. С. 117-137.
- Жигарев И.А. Рекреационный пресс и микробиотические связи грызунов в лесных биоценозах // Научные труды МНЭПУ. 1999. №1. С. 105-113.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004а. 229 с.
- Жигарев И.А. Подходы к изучению животного населения в рекреационных лесных биоценозах // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Изд-во СГПУ. Смоленск, 2004б. С. 135-140.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: МПГУ, 2006. 297 с.
- Жигарев И.А., Алпатов В.В. Население и распространение мелких млекопитающих незастроенных территорий реки Сетунь (г. Москва) // Тез. докл. конф. Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Наука, 2007. С. 151.
- Заблоцкая Л.В. Динамика видовой структуры популяции мышевидных грызунов в приокских борах Московской области // Тр. Приокско-Террасного заповедника. М.: Наука, 1971. Вып. 5. С. 146-160.
- Завалишин А.А. Почвенный покров // Природа города Москвы и Подмосковья. М.-Л.: Наука, 1947. С. 229-286.

- Загороднюк И.В. Дика теріофауна Києва та його околиць і тенденції її урбанізації // Вестн. зоол. 2003. т.37. № 6. С.29-38, 91.
- Загоруйко Н.В. Комплексный этологический анализ восьми форм домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s. lato*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 26 с.
- Заморева Ж.А. Эколого-популяционный анализ мелких млекопитающих крупного города на примере Нижнего Новгорода. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2005. 24 с.
- Заморева Ж.А., Дмитриев А.И. Структура сообществ мелких млекопитающих урбосистемы (на примере Нижнего Новгорода) // Тез. докл. конф. Териофауна России и сопредельных территорий. М., Наука, 2007. С. 162.
- Зоренко Т.А. Этологический анализ поведения обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. // Zool. Muzeja raksti. 1975. № 12. С. 7-28.
- Зоренко Т.А. Структура поселений обыкновенной полевки *Microtus arvalis* // Динамика популяций и поведение позвоночных животных в Латвийской ССР. Рига: Наука, 1979 С. 79-101.
- Зоренко Т.А. Сравнительный анализ постнатального развития серых полевок в группе *Microtus arvalis* // Экология и поведенческие исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига: Наука, 1981. С. 15-46.
- Зоренко Т.А. Групповое поведение видов-двойников обыкновенной полевки в связи с внутри- и межвидовой конкуренцией // Фаунистические, экологические и этологические исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига: РГУ, 1984. С. 5–24.
- Зоренко Т.А. Сравнение видов-двойников обыкновенной полевки как специфических адаптивных систем // Мат. 5 всесоюз. совещ. Вид и его продуктивность в среде. Вильнюс, 1988. С. 25-27.
- Зоренко Т.А. Этология // Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. С. 299-320.
- Зоренко Т.А., Захаров К.В., Березина Р.Ю. Исследовательское поведение полевок: микроэволюционный и таксономические аспекты // Актуальные проблемы экологии. Рига: Наука, 1989. С. 57-110.
- Иванкина Е.В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмоскowie // Автореф. дисс. ...канд.биол.наук, 1987. 22 с.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада РСФСР // Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А. В. Основы биометрии. Петрозаводск: ПТГУ, 1992. 164 с.
- Ильенко А.И., Зубчанинова Е.В. Круглогодичные наблюдения за рыжими полемками и лесными мышами в Подмоскowie // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 4. С. 609-616.
- Ильичев В.Д. Урбанизированный ландшафт – арена взаимодействия человека с птицами / / Экологическая кооперация. Чехославакия. 1986. № 3. С. 11-14.
- Исаев А.А. Тенденция изменения климата Москвы // Природа. 1997. № 9. С. 19-23.
- Исаков Ю.А. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения. М.: МОИП, 1969. С. 3-69.
- Исаков А.Ю., Казанская Н.С. Некоторые изменения городской структуры Москвы, ее растительности и животного населения за последние десять лет // Растительность и животное население Москвы и Подмоскowie. М.: МГУ, 1978. С. 6-13.
- Истомин А.В. Фауна мелких млекопитающих южной тайги в условиях антропогенной трансформации ландшафтов // Животный мир Лесной зоны Европ. части СССР. Калинин: КГУ, 1988. С. 37-45.
- Истомин А.В. Грызуны населенных пунктов малоосвоенных территорий водораздела Волги и Западной Двины // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 124-129.

- Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков: ЦЛГПБЗ, ПГПУ, 2008. 277 с.
- Казанская Н.С. Современное состояние лесов лесопаркового пояса в связи с рекреационным использованием // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 36-38.
- Казанская Н.С. Природопользование и состояние природы // Московский столичный регион: территориальная структура и природная среда. М.: ИГАН, 1988. С. 25-30.
- Калабухов Н.И. Физиологическая неоднородность популяций животных как один из факторов динамики их численности // Вопросы экологии. 1962. Т. 4. С. 30-32.
- Калинин А.А. Подходы к проблеме взаимоотношений синантропных и экзосинантропных грызунов // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 31-37.
- Као Ван Шунг, Данг Хьюи Хюинь, Буи Кинь. Грызуны Вьетнама. Ханой: Наука, 1980. 259 с.
- Као Ван Шунг, Кузнецов Г.В. Об эколого-фаунистических группировках грызунов фауны Вьетнама // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука, 1992. С. 198-204.
- Карабанова Л.Б. География Калининской области. М.: Московский рабочий, 1972. 143 с.
- Карасева Е.В. Экология обыкновенной полевки центральных областей Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1951. 27 с.
- Карасева Е.В. Особенности стадиального распределения обыкновенной полевки и значение различных стадий в ее жизни в центральных областях РСФСР // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1960. Вып. 6. С. 27-56.
- Карасева Е.В. Полевая мышь – *Apodemus agrarius* // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С.194-203.
- Карасева Е.В., Барановский П.Л., Степанова Н.В. и др., Особенности биотопического распределения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок на территориях г. Москвы // Зоол. журн. 1995а. Т. 74. № 12. С. 106-115.
- Карасева Е. В., Куликов В. Ф., Мелкова В. К. и др. Экологические формы млекопитающих крупного города на примере Москвы // Экологические исследования в Москве и Подмосковье: животный мир. М.: Наука, 1995б. С. 78-96.
- Карасева Е.В., Кучерук В.В. Изучение подвижности обыкновенных полевок с помощью мечения зверьков // Тез. докл. 3-й экологической конф. Киев: Наука, 1954. Ч. 3. С. 80-83.
- Карасева Е.В., Самойлов Б.Л., Морозова Г.В., Телицына А.Ю. Млекопитающие Москвы, исключая грызунов, за последние 100 лет // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998а. С. 121-141.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л., Степанова Н.В., Морозова Г.В. Млекопитающие Измайловского лесопарка в Москве // Зоол. журн. 1998б. Т. 77. № 3. С. 337-345.
- Карасева Е.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Временные выселения серых крыс в природные биотопы предгорий Алтая // Тез. докл. Всес. конф. Грызуны. М., 1988. С. 50-51.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в разных его частях // Зоол. журн. 1992а. Т. 71. № 6. С. 106–115.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Популяционная структура ареала факультативного синантропа – полевой мыши в СССР // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992б. С. 280-300.

- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Степанова Н.В. Мелкие млекопитающие незастроенных участков города Москвы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 2. С. 32-44.
- Карписонова Р.А. Дубравы лесопарковой зоны Москва. М.: Наука, 1967. 207 с.
- Картавцева И.В., Тиунов Н.И., Лапин А.С., Высочина Н.П., Рябкова А.В. Новый вид серой полевки для территории России // Тез. докладов конф. Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. С. 201.
- Карта физико-географического районирования СССР. Ред. Н.А. Гвоздецкий. М.: ГУГК, 1986 (Масштаб 1: 800000).
- Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки путем мечения // Зоол. журн. 1974. Т.53. № 7. С. 1070-1078.
- Квашнин С.А. Социальная организация у туркестанских крыс // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 183-188.
- Квашнин С.А., Карасева Е.В. К изучению пространственно-этологической структуры поселений серых крыс и особенности их поведения в открытых биотопах // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 129-146.
- Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (Лесная зона и лесотундра) // М.: Наука, 1960. 57 с.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М.: Мир, 1990. 248 с.
- Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.
- Ключник Н.С., Старостина А.В. О несинантропных видах грызунов Ленинграда // Зоол. журн. 1963. Т. 42. № 10. С. 1554-1561.
- Коваль М. А. Состояние дубрав лесопаркового пояса // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 41-43.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Коломыц Э.Г., Розенберг Г.С., Глебова О.В. и др. Природный комплекс большого города. Ландшафтно-экологический анализ. М.: Наука, 2000. 286 с.
- Константинов В.М. Особенности синантропизации и урбанизации птиц // Чтения памяти проф. В.В. Станчинского (к 110-летию со дня рождения). Смоленск: Наука, 1992. С. 35-38
- Корбут В.В. Гнездование серой вороны в культурном ландшафте // Биол. науки. 1986. № 5. С. 43-47.
- Корнеева Т.М., Шпиякин А.З. Распределение мелких млекопитающих в зависимости от посещения леса человеком // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 57-58.
- Королев Ю.С., Сильвестров В.Б., Милютина Л.Е. и др. О выявлении эпизоотии лептоспироза в открытых стациях г. Москвы // Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск: Медицина, 1984. Ч. 3. С. 63-64.
- Косминский Р.Б. Наблюдения над биологией домашней мыши (*Mus musculus*) в постройках степного села в Ставрополье // Труды ПЧИ Кавказа и Закавказья. Ставрополь: Медицина, 1960. Вып. 4. С. 218-228.
- Косой М.Е. Образование зимних агрегаций полевых мышей (*Apodemus agrarius*) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 9. С. 1396-1402.
- Котелова Н. В. Ассортимент хвойных древесных растений в озеленении Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 16-18.
- Котенкова Е.В. Влияние запаха синантропных домашних мышей на размножение восточно-европейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных. Томск: Наука, 2006. С. 304-305.

- Котенкова Е.В. Типизация форм синантропии домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.lat* и адаптации к комменсальному образу жизни // РЭТ-Инфо. 2009. № 1-2. С. 306-318.
- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н. Межвидовые отношения домовых мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 306-318.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. М.: Наука, 1989. 174 с.
- Котенкова Е.В., Мунтяну А.В. Сравнительный анализ пространственно-этологической структуры группировок у синантропных и дикоживущих видов домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato*: механизмы формирования поддержания // Успехи современной биологии. 2006. Т. 125. № 5. С. 513-528.
- Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525-539.
- Котенкова Е.В., Осадчук Л.В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки // Доклады Академии наук. 2009. Т. 426. № 2. С. 283-285.
- Кошкина Т.В. Динамика ареалов животных в условиях антропогенной трансформации ландшафтов // Тез. докл. Всесоюзн.совещ. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на население наземных позвоночных животных. М.: Наука, 1987. Ч. 1. С. 10-18.
- Краснов Б.Р. Структура многовидовых поселений грызунов и контроль численности. Автореф. дисс. ... канд.биол.наук. 1986. 26 с.
- Краснов Б.Р. Особенности экологии домовой мыши в условиях Северо-Востока СССР // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 1. С. 102-111.
- Краснов Б.Р., Смирин Ю.М., Шилова С.А. Домовая мышь как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 5. С. 30-37.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов в сельских населенных пунктах и последствия мероприятий по контролю численности // Зоол. журн. 1988. Т. 67. № 4. С. 600-609.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. Лабильность пространственно-этологической структуры группировок домовой мыши как стратегия адаптации к условиям внешней среды // Домовая мышь. Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Котенкова, Б.Р. Краснов. М.: ИЭМЭЖ, 1989. С. 223-235.
- Криволицкий Д.А. Предисловие к книге Б. Клауснитцера «Экология городской фауны». М.: Мир, 1990. С. 3-9.
- Кривоногов Д.М., Смирнова Н.А., Ганина Н.П. Популяционный анализ мелких млекопитающих на урбанизированных территориях среднего города на примере г. Арзамас // Тез. докл. совещ. Популяционная экология животных. Томск: Наука, 2006. С. 306.
- Кроукрофт П. Артур, Билл и другие (все о мышах). М.: Мир, 1970. 157 с.
- Ксенц А.С. Постройки садово-огородных кооперативов как места зимовки серой крысы и домовой мыши в условиях Западной Сибири // Тез. докл. 7 Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука. 1988. Т. 3. С. 55.
- Ксенц Г.Х., Ксенц А.С., Семененко Е.Г. Грызуны территории городской овощной базы // Тез. докл. 7 Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука. 1988. Т. 3. С. 23-24.
- Кузнецов В.Г., Фам Чонг Ань. Млекопитающие прибрежных островов Вьетнама (биогеографический и экологический аспекты) // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука, 1992. С. 198-201.
- Кузякин А.Н. К методике учета и вылова серых крыс в городских объектах // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Микроб, 1950. Вып. 3. С. 127-138.

- Кузякин А.П. О размножении пасюков в городах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. С. 15-26.
- Кулик И.Л. Грызуны скирд и ометов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М.: Медгиз., 1951. Т. 7. С. 284-316.
- Кулик И.Л. Экологическая структура популяции полевой мыши // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1971. Вып. 10. С. 87-198.
- Куликова Ю.А., Сорокина Н.В., Гашев С.Н. Эколого-морфологическая характеристика внутривидовых группировок домовых мышей в урбоценозах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. № 6. С. 3-10.
- Кучерук В.В. Грызуны – обитатели жилищ человека в Восточной Монголии // Зоол. журн. 1946. Т. 25. № 2. С. 175-183.
- Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Медгиз, 1952. С. 9-46.
- Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Медгиз, 1963. С. 159-183.
- Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. № 2. С. 5-19.
- Кучерук В.В. Грызуны - обитатели построек человека в населенных пунктах различных регионов СССР // Общая и региональная териология. М.: Наука, 1988. С. 165-237.
- Кучерук В.В. Синантропия – некоторые понятия // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 112-115.
- Кучерук В.В., Коренберг Э.И. Количественный учет важнейших теплокровных носителей болезней // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 129-153.
- Кучерук В.В., Кузиков А.В. Современный ареал серой крысы // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 17-53.
- Кучерук В.В., Карасева Е.В. Синантропия грызунов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 4-36.
- Кучерук В.В., Лапшов В.А. Природные факторы, лимитирующие распространение надвида «домовая мышь» // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 15-30.
- Кучерук В.В., Рубина М.А. Причины, определяющие видовой состав и численность грызунов в скирдах, ометах и стогах южных районов Московской области // Зоол. журн. 1953. Т. 32. № 3. С. 495-505.
- Кучерук В.В., Тупикова Н.В. Понятия и термины, отражающие степень связи грызунов с человеком // Тез. докл. 6 съезда ВТО. М., 1999. С. 137.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Ландсберг Г. Климат города. М.: Гидрометеиздат, 1983. 248 с.
- Ландэ Р., Берроуклаф Д.Ф. Эффективная численность популяций, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями. М.: Мир, 1989. С. 158-172.
- Лаппо Г.М. География городов. М.: Владос, 1997. 480 с.
- Лапшов В.А., Кучерук В.В. Человек и популяционная экология синантропных грызунов // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 4-15.
- Ле Корбюзье. Архитектура XX века. М.: Мир, 1970. 275 с.
- Лебедев А.Д., Савина М.А. Миграция грызунов и насекомых из природы в постройки человека и эпидемиологическое значение этого явления // Географический сборник. М.: ВИНТИ, 1963. С. 155-158.

- Лемешев М.Я., Чепурных Н.В., Федюнин В.К. Ведомостная возня. Закон о кладбищах принят // Зеленый мир. М., 1997. № 1. С. 8-9.
- Ленец Л.И., Яскин В.А. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения видов-двойников обыкновенной полевки // Тез. докл. 7 Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т.3. С. 67-68.
- Леса Москвы. Люберцы: Грааль, 2001. 148 с.
- Лесная энциклопедия. М.: Сов. Энциклопедия, 1986. Т.2. 631 с.
- Лисин С.Р. Несинантропные грызуны в большом городе (популяционный анализ). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 21 с.
- Лисин С.Р. Возрастной состав и возрастная структура полевой и лесной мыши на территориях города Горького // Наземные и водные экосистемы. Горький: ГГУ, 1987. С. 69-74.
- Лихачева Э. А., Смирнова Е. Б. Экологические проблемы Москвы за 150 лет. М.: Наука, 1994. 242 с.
- Литвин В.Ю. Серые и горные полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 220-247.
- Лунц Л. Б. Городское зеленое строительство. М.: Стройиздат, 1966. 221 с.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе // М.: Мир, 1957. 404 с.
- Лялин В.Г. Некоторые особенности поведения серых крыс // Тр. биологии и биофизики ГГУ. Томск, 1974. Т. 4. С. 38-44.
- Мазинг В. Проблемы экологии города // Городская экология. М.: Наука, 1987. Вып. 9. С. 145-150.
- Максимов А.А. Биологические особенности грызунов – обитателей сквирд // Докл. АН СССР. 1948. Т. 63. №5. С. 321-324.
- Максимов А.А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов // М.-Л.: Наука, 1964. 252 с.
- Максимов А.А. Многолетние колебания численности, их причины и прогноз // Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.
- Максимов А.А. Природные циклы, причины повторяемости экологических процессов // Л.: Наука, 1989. 236 с.
- Максимова Е.Р. Видовой состав и стациальное распределение грызунов незастроенных участков южной части Санкт-Петербурга // 4-е Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск, 2004. С. 731-734.
- Максимова Е.Р. Особенности обитания мелких млекопитающих в Санкт-Петербурге // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: РАН, 2007. С. 274.
- Макфедьен Э. Экология животных: цели и методы. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Малыгин В.М. Систематика обыкновенных полевок // М.: Наука, 1983. 207 с.
- Мелкова В.К. Особенности обитания серых крыс в многоэтажных жилых домах // Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы. М.: Наука, 1987. С. 179-207.
- Мелкова В.К. Особенности заселения домовыми мышами многоэтажных жилых домов // Домовая мышь. М.: Наука, 1989. С. 143-162.
- Мелкова В.К. Синантропные грызуны селитебной зоны крупнейшего города и меры ограничения их численности на примере Москвы // Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. М., 1990.
- Мелкова В.К., Квашнин С.А. Особенности обитания домовых мышей в современных магазинах (супермаркет) г. Москвы // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 197-203.
- Мерлен П. Город: количественные методы изучения. М.: Прогресс, 1977. 263 с.

- Мешкова Н.Н. Познавательная функция манипуляционной активности серой крысы // Вестник МГУ. Серия 14. Психология. М.: МГУ, 1981. № 3. С. 31-42.
- Мешкова Н.Н. Ориентировочно-исследовательская деятельность серой крысы // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 171-193.
- Мешкова Н.Н. Неофобия у домашних мышей – есть ли она? // Домовая мышь. М.: Наука, 1989. С. 250-255.
- Мешкова Н.Н. Поведенческие адаптации птиц и млекопитающих к транспортным магистралям крупного города (на примере г. Москвы) // Материалы 2 научно-практической конференции. Животные в городе. М., 2003. С. 135-138.
- Мешкова Н.Н., Загоруйко Н.В., Котенкова Е.В., Федорович Е.Ю., Савиная Л.Г. Исследовательское поведение // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 214-255.
- Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения синантропных и дикоживущих домашних мышей *Mus musculus s. lato* // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Ред. В.Е. Соколов, М.А. Сербенюк. М.: Наука, 1998. С. 106-118.
- Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домашней (*Mus musculus*) и курганчиковой (*M.hortulanus*) мышей по отношению к новым предметам // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 4. С. 583-589.
- Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домашней (*Mus musculus*) и курганчиковой (*M.hortulanus*) мышей при освоении нового пространства // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 1. С. 123-133.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Психологические механизмы адаптации синантропных грызунов к урбанизированной среде // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 172-178.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: «Аргус», 1996. 225 с.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., Котенкова Е.В. Отношение домашних мышей к капканам: влияние иерархического положения особи в группе // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, 1992. С. 169-190.
- Мильков Ф.Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. М.: Географгиз, 1953. 164 с.
- Минин А.А. Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. М.: АБФ, 2000. 160 с.
- Минин А.А. Экология крупного города (на примере Москвы) // М.: Пасьева, 2001. 189 с.
- Москва. Энциклопедия. М.: Большая Российская Энциклопедия, 1997. 976 с.
- Москвитин С.С., Ананьин А.А., Москвитина А.С. Позвоночные садовой системы в таежной зоне Западной Сибири // Тез. докл. Всес. совещ. Влияние антропогенной трансформации на население наземных позвоночных животных. М.: Наука, 1987. Ч. 2. С. 230-232.
- Москвитина Н.С., Николаева О.Г., Сучкова Н.Г. и др. Некоторые особенности формирования и развития сообщества грызунов в условиях города // Тез. докл. 7-го Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т. 3. С. 31-32.
- Москвитина Н.С., Агулова Л.П., Сучкова Н.Г. и др. Поведенческая активность полевой мыши (*Apodemus agrarius Pall.*) из двух природных популяций и ее связь с динамикой численности // Популяционная экология животных, 2006. С. 156-158.
- Мунтяну А.И., Патрашку В.И., Балтаг В.А. Демографическая структура популяций домашних мышей на озимых колосовых // Адаптация птиц и млекопитающих к антропогенному ландшафту. Кишинев: Шниитца, 1988. С. 3-18.

- Мунтяну А.И., Савин А.И., Ситник В.Л. Демографическая структура популяций обыкновенных полевых на фазах роста пика численности в агроландшафте // Тез. докл. Респ. научн. конф. по проблемам управления и конструирования фаунистич. комплексов. Фауна антропогенного ландшафта в Молдавии. Кишинев: Наука, 1989. С. 26-27.
- Мунтяну А.И., Савин А.И., Унтура А.А. Распределение и динамика численности мышевидных грызунов // Природа заповедника «Кодры». Кишинев, 1984. С. 65-74.
- Мунтяну А.И., Чемырган Н.А. О внутри- и межвидовых взаимоотношениях мышевидных грызунов в разнокачественных стадиях агроценоза Молдовы // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Наука, 2007. С. 314
- Мясников Ю.А. Распространение и колебание численности грызунов, насекомоядных и зайцеобразных в Тульской области // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1976. Вып. 13. С. 164-236.
- Народонаселение. Энциклопедия. М.: БРЭ, 1994. 334 с.
- Насимович Ю.А. Гидрографическая сеть Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998а. С. 50-61.
- Насимович Ю.А. Луга Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998б. С. 74-83.
- Насимович Ю.А. Болота Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998в. С. 83-88.
- Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов // М.-Л.: АН СССР, 1948. 204 с.
- Наумов Н.П. Экология животных // М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Невский М. Л. Растительность Калининской области. Леса Калининской области // Природа и хозяйство Калининской области. Калинин: КГУ, 1960. С. 287-290.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. №5. 2001. С.355-362.
- Никитина М.А. Особенности подвижности полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall) // Бюлл. МОИП. Отделение биол. 1958а. Т. 63. Вып. 63. С. 13-30.
- Никитина М.А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall) // Зоол. журн. 1958б. Т. 37. Вып. 9. С. 1397-1408.
- Никитина Н.А. Изучение контактов и подвижности у мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 206-212.
- Никитина Н.А. Мыши // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 157-175.
- Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Зенькович Н.С. Суточная активность обыкновенной полевки и ее территория // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. № 5. С. 55-64.
- Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Литвин В.Ю. и др. Суточная активность и использование территории домовыми мышами // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 6. С. 912-920.
- Никитина Н.А., Меркова М.А. Использование территории мышами и полевыми по данным мечения // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 63. № 5. С. 15-21.
- Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Фильчагов А.В. Мелкие млекопитающие заброшенного населенного пункта в нечерноземной полосе // Тез. Докл. 7-го Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т. 3. С. 32-33.
- Ниценко А.А. Сады и парки как объект геоботанического исследования // Вестник ЛГУ. Биология, 1974. № 21, вып. 4. С. 46-56.
- Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Советская наука, 1949, 283 с.
- Новиков Г.А. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: ЛГУ, 1979. 350 с.
- Новикова Е.В. Население мелких млекопитающих г. Омска и его окрестностей // Мат-лы 11 научно-практич. конфер. Видовые популяции и сообщества в антропогенно транс-

- формированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики». Белгород, 2010. С. 118-119.
- Нуриманова Е.Р. Влияние рекреационного пресса на питание рыжей полевки (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*) в лесах Подмоскowsья. Автореф дисс. ...канд.биол.наук. Москва: МГПИ, 2010. 20 с.
- Нуртдинова Д.В. Экология мелких млекопитающих в коллективных садах крупной городской агломерации. Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 24 с.
- Нуртдинова Д.В. Биотопическое распределение мелких млекопитающих на урбанизированной территории лесостепной зоны Южного Урала // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий. Челябинск, 2006. С. 136-138.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники. Ред. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина. М.: Наука, 1994. 432 с.
- Огнев С.И. Fauna Mosquensis. Опыт описания фауны Московской губернии. Том первый. Млекопитающие Московской губернии. Часть первая. Chiroptera, Insectivora, Rodentia. М., 1913. 310 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1991. Т. 2. 376 с.
- Озерова Г.Н., Покшишевский В.В. География мирового процесса урбанизации. М.: Мысль, 1981. 198 с.
- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Опарина О.С., Ковальская Ю.М. Изменение распространения некоторых видов млекопитающих в Саратовском Заволжье в конце 20-го столетия // Поволжский экологический журнал. 2002а. № 1. С. 72-75.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М. Динамика животного населения подзоны сухих степей Заволжья под действием природных и антропогенных факторов // Поволжский экологический журнал. 2002б. №2. С. 129-142.
- Осипов В.В., Гаврилова Н.К. Аграрное освоение и динамика лесистости нечерноземной зоны СССР. М.: Наука, 1963. 217 с.
- Паловский Ю.С., Охотский Ю.В. Изучение процесса вселения мышевидных грызунов в ометы на юге Московской области // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1980. Вып. 14. С. 85-104.
- Пегельман С. Г. О некоторых вероятных причинах колебания численности грызунов // Изв. АН СССР. 1962. №2. Серия биол. Вып. 11. С. 131-142.
- Пеликан Я., Гомулка М., Зейда Я. Мелкие млекопитающие городской агломерации на примере г. Брно // Studia geographica. 1980. V. 71. №1. P. 122-132.
- Перцик Е.Н. Города мира. География мировой урбанизации. М.: Международные отношения, 1999. 367 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Пиванова С.В., Шубина Ю.Э. Городское кладбище как место сохранения популяции крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) // Мат. 11 научно-практич. конф. Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Белгород: 2010. С. 177-178.
- Плескачева М.Г., Лебедев И.В., Купцов П.А., Малыгин В.М. Реакции рыжих и серых полевок на новые предметы в «открытом поле» // Тез. докл. конф. Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Наука, 2007. С. 383.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: МГУ, 1970. 367 с.
- Плохинский Н.А. Достоверность разницы малых долей // Математические методы в биологии. М., МГУ, 1972. С. 46-52.

- Повалишина Т.П., Чумаков М.П., Дзагуров С.Е., Шаталова И.И. Эпидемиологические особенности очага геморрагической лихорадки с почечным синдромом (ГЛПС) в Калининской области // Тр. Ин-та полиомиелита и энцефалита. М., 1968. Т.12. С. 461-471.
- Подольский С.А., Соколов И.В. Роль экологического каркаса в сохранении животного мира на западе Подмосковья // Мат-лы Московского центра Русского географического общества. Биогеография. 2007. С. 24 и 115.
- Полетаева И.И. Поиск пищи мышами для решения задачи на экстраполяцию после выключения обоняния сульфатом цинка // Журн. высшей нервной деятельности. 1989. Т. 39. № 4. С. 680-685.
- Полушина Н.А. Полевая мышь – новый синантроп? // Тез. докл. V съезда ВТО. М.: Наука, 1990. Т. 3. С. 248-249.
- Полушина Н.А., Гренюк П.В., Паньков Р.А. Грызуны урбанизированной территории (на примере Львова) // Тез. докл. 7-го Всес. совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т.3. С. 38-39.
- Поляков И.Я. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятия по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье. Авторф. дисс. ... док. биол. наук. Л, 1950. 44 с.
- Поляков И.Я. К теории прогноза численности мелких грызунов // Журн. общ. биол. 1954. Т. 15. № 2. С. 91-100.
- Поляков И.Я. Прогноз распространения вредителей сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1964. 326 с.
- Поляков И.Я. Развитие и современное состояние теории динамики численности популяций // Мат-лы науч.- метод. совещ. Методы прогноза болезней сельскохозяйственных растений и сигнализация сроков проведения обработок. М., ВИЗР, 1968. С. 5-23.
- Полякова Г. А. Флора и растительность старых парков Подмосковья. М.: РАН, 1992. 223 с.
- Полякова Г.А., Гутников В.А. Парки Москвы: экология и флористическая характеристика. М., ГЕОС, 2000. 406 с.
- Полякова Л.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. и др. Мелкие млекопитающие г. Ярославля и других населенных пунктов Ярославской области // РЭТ-инфо, 1999. № 3. С. 9-11.
- Полякова Л.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. и др. Особенности экологии мелких млекопитающих (Rodentia, Mammalia) в связи с антропогенной трансформацией ландшафта // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 2. С. 236-242.
- Полянский А.Г. Природно-рекреационное районирование пригородной зоны большого города. Автореферат дисс. ... канд. геогр. наук. Калуга, 2007. 156 с.
- Пономарев В.А, Сахаров Х.В., Реклицкая Т.А. Мелкие млекопитающие населенных пунктов Ивановской области // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 54-59.
- Поярков Д.В. Некоторые данные по экологии и распространению в пределах г. Москвы несинантропных грызунов и насекомых // Тр. Рост. гос. противочумного НИИ. Ростов-на-Дону, 1956. Т. 11. С. 147-160.
- Поярков Д.В., Степанова Н.В. Пути формирования фауны мелких млекопитающих большого города // Тр. 2-го Всес. совещ. по млекопитающим. М.: МГУ, 1975. С. 101-104.
- Пояркова Н.Н., Поярков Д.В. Распространение, численность и эпидемиологическое значение несинантропных грызунов открытых биотопов Москвы // Тез. докл. I Всес. совещ. по млекопитающим. М.: МГУ, 1961. С. 74-77.
- Пояркова Н.Н., Степанова Н.В. Грызуны открытых участков г. Москвы // Животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1967. С. 96-98.
- Природно-сельскохозяйственное районирование и использование земельного фонда СССР // Ред. А.Н.Каштанов. М.: Колос, 1983. 336 с.

- Природа города Москвы и Подмосковья. Ред. М.М. Григорьев, Г.Д.Рихтер. М.: АН СССР, 1947. 380 с.
- Прокопьев Н.П. Население мелких млекопитающих бытовой свалки г. Якутска // Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем. Ростов-на-Дону, 2006. С. 345-346.
- Простаков Н.И., Еремина Н.М. Численность синантропных грызунов в условиях города Воронежа // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 1. С. 118-121.
- Пястолова О.А., Нуртдинова Д.В. Некоторые особенности популяций мелких млекопитающих на урбанизированных территориях // Популяционная экология животных. Томск, 2006. С. 340-342.
- Ралль Ю.М. Значение типов размножения основных жизненных форм грызунов в колебаниях их численности // Эколог. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы». Киев: АН СССР, 1940. С 3- 40.
- Реймерс Н.Ф. Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994. 364 с.
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 145 с.
- Рейтблат А.А. Мышевидные грызуны зеленых насаждений г. Киева и их роль в городском хозяйстве // Тр. зоол. муз. Киевск. ун-та. Киев: КГУ, 1950. С. 97-102.
- Риклефс Р. Основы общей биологии. М.: Мир, 1977. 424 с.
- Роман А.Н. Особенности распределения мелких грызунов лесостепных ландшафтов Ставропольской возвышенности (на примере г. Ставрополя) // Человек и животные. Астрахань: АГУ, 2004. С. 114-118
- Росицкий Б., Крацохвил И. Синантропия млекопитающих и роль экзоантропических грызунов в природных очагах болезней // Чехосл. биология. М.: Мир, 1953. Т. 2. Вып.5. С. 285-288.
- Рубина М.А., Кучерук В.В. Некоторые особенности обитания грызунов в скирдах, ометах и стогах // Вопр. экологии. Киев: Наука, 1957. Т.2. С. 125- 131.
- Руди В.Н. Териофауна города Оренбурга // Интеллектуальный потенциал высшего педагогического образования. Оренбург, 2001. С. 192-193.
- Рулье Л. О животных Московской губернии или о главных переменах в животных перевозданных, исторических и ныне живущих, в Московской губернии замечаемых. М.: 1845. 79 с.
- Рыльников В.А. Мероприятия по борьбе с грызунами на крупных овощехранилищах // Тез. Всесоюз.конф. Проблемы дезинфекционного обслуживания крупных градостроительных объектов. М.: Наука, 1984. С. 125-127.
- Рыльников В. А. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.): экологические основы и подходы к управлению численностью. М.: ИПЭЭ РАН, Институт пест-менеджмента, 2010. 366 с.
- Рыльников В.А., Альбов С.А., Тошигин Ю.В., Хляп Л.А. и др. «Организованная среда обитания» – новый способ борьбы с синантропными грызунами // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 111-114.
- Рысин Л.П. Лесная растительность Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998а. С. 62-74.
- Рысин Л.П. Луга Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998б. С. 75-84.
- Рысин Л.П. Зеленая книга Москвы. М.: Изд-во театрального ин-та, 2003. 147 с.
- Рысин Л.П., Семенова-Прозоровская Е.А., Насимович Ю.А. Воробьевы Горы и Нескучный сад // Природное и культурное наследие Москвы. М.: Наука, 1996. С. 45.
- Рюмин А.В., Полежаев В.Г., Кирин Л.А., Туров И.С. Биологическое обоснование борьбы с грызунами в сельских населенных пунктах // Тез. докл. науч. конф. ЦНИДИ. М, 1957. С. 11-12.

- Сайко Э.В. Город в процессах исторических переходов. Теоретические основы и социокультурные характеристики. М.: Наука, 2001. 392 с.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Животное население основных биотопов Москвы (наземные позвоночные животные) // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998. С. 89-120.
- Самойлов Б.Л., Морозова Г.В. Наземные позвоночные животные Москвы. Современное состояние // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 8-12.
- Самойлова Н.М. Фенетическая характеристика населения мелких млекопитающих городского лесопарка и заповедника // Методы популяционной биологии. М., 2004. С. 188-189.
- Самойлова Н.М. Особенности населения земноводных и мелких млекопитающих в городском лесопарке // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 1. С. 89-99.
- Саушкин Ю.Г., Глушкова В.Г. Москва среди городов мира. М.: Мысль, 1983. 286 с.
- Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Ред. В.Е.Соколов, Е.В.Карасева. М.: Наука, 1990. 456 с.
- Смирин Ю.М. Сезонная динамика популяций лесных мышевидных грызунов в Подмосковье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. М, 1965. Т. 70. № 6. С. 13-20.
- Смирин Ю.М. Пространственная структура и динамика популяций мелких лесных грызунов в Подмосковье. Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. М, 1971. 24 с.
- Смирин Ю.М., Шилова С.А. Некоторые черты социального поведения домашних (*Mus musculus*) и лесных (*Apodemus sylvaticus*) мышей при совместном обитании // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 6. С. 99-111.
- Свириденко П.А. Экологические факторы, определяющие географическое распространение и эвритопность полевой мыши // Зоол. журн. 1943. Т. 21. № 5. С. 282-299.
- Свириденко П.А. Распространение, питание и эпидемиологическое значение полевой мыши *Apodemus agrarius* Pall // Докл. АН СССР. 1944. Т. 2. № 2. С. 96-100.
- Свириденко П.А. Динамика численности мышевидных грызунов вокруг населенного пункта // Тр. И-та зоолог. 1950. Т. 3. С. 16-34.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.: АН СССР, 1941. 316 с.
- Слука Н.А. Урбанистическая панорама мира на пороге XXI века // Вестник МГУ. Сер. география. 2000. №2. 21-26.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, 1985. С. 6-17.
- Соколов В.Е., Квашнин С.А. Влияние родителей на развитие, поведение и взаимоотношения молодых серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) // Тез. докл. 3 Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. Т. 1 С. 142-143.
- Соколов В.Е., Квашнин С.А. Особенности игрового поведения у трех видов крыс р. *Rattus* // Зоол. журн. 1993. Т. 72. №11. С. 126-139.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука. 1978. 263 с.
- Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., Мешкова Н.Н, Суров А.В. Ориентировочно-исследовательское поведение самцов серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 6. С. 755-761.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на мелких млекопитающих Вьетнама // Биологическое разнообра-

- разие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва – Ханой: Наука, 1997. Ч. 1. С. 12 – 37.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В., Данг Зуй Хунь, Као Ван Шонг, Фам Чонг Пинь. Таксономический список видов млекопитающих фауны Вьетнама // Фауна и экология млекопитающих и птиц Вьетнама. М.: Наука, 1986. С. 5-14.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Роль сенсорных систем в поведении рюккийских мышей (*Mus caroli* Banhote, 1902) // Известия РАН. 1996. Серия биол. №2. С. 169 – 175.
- Соколов В.Е., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Незастроенные территории центра Москвы как среда обитания мышевидных грызунов // Доклады Академии наук, 1995. Т. 345. №5. С. 711 – 715.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Кузнецов Г.В. Мелкие млекопитающие Ханоя (*Rodentia*, *Insectivora*). // Соколов В.Е. Избранные труды. М.: Наука, 2002. Т. 2. С. 264-277.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Куликов В.Ф. Влияние аносмии и удаления вибрисс на поведение серых крыс (*Rattus norvegicus*) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 1. С. 140-147.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В. Изменение исследовательского поведения серых крыс при осязательной и обонятельной депривации // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 145-157.
- Солдатов Г.М., Шереметьев С.А. Динамика связи природных биотопов с населенными пунктами Приморского края // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке и их роль в естественных сообществах и агроценозах. Владивосток, 1982. С. 27.
- Спелбер Г. Леса умеренных широт // Экологические очерки о природе и человеке. М.: Прогресс, 1988. С. 219-233.
- Старка А.Г., Герасимов С.И. Динамика численности и зоны вредоносности обыкновенной полевки в Болгарии // Экология (НРБ). 1977. № 3. С. 79-91.
- Степанова Н.В. Распределение мелких млекопитающих на озелененных территориях Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 30-32.
- Строганова М.Н., Прокофьева Т.В. Почвы и почвенный покров Москвы // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис, 1998. С. 24-38.
- Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л.. Видовое разнообразие мелких млекопитающих незастроенных территорий Москвы (изменения за последние 55 лет) // Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Материалы научно-практического совещания, посвящённого 100-летию со дня рождения К.Н. Благосклонова (Москва, 11-12 января 2010 г.). Москва, 2010. С. 106-108.
- Суров А.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // В кн. Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. Животные в городе: экология и эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 3-48.
- Тихонов И.А. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов Европейской части СССР. Автореф. дисс...канд.биол.наук. М., 1991. 31 с.
- Тихонов И.А., Карасева Е.В. Некоторые данные об использовании мелкими млекопитающими территории в сельском населенном пункте, полученные мечением // Тез. докл.5-й съезда ВТО. М.: Наука, 1990. Т.2. С. 255-256.
- Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л. и др. Разнообразие мелких млекопитающих степи, лугов, полей и залежей в окрестностях с. Дьяковка (Саратовская область) // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: Наука, 2001а. С. 164-168.

- Тихонов И.А., Котенкова Е.В., Успенская И.Г. и др. Грызуны и насекомоядные незастроенных территорий г. Кишинева // Сб. мат-лов 4-й междунар. науч.-практ. конфер. Урбэо-косистемы: проблемы и перспективы развития. Ишим: Тюменский издательский дом, 2009а. С. 310-315.
- Тихонов И.А., Мунтяну А.И., Успенская И.Г., Коновалов Ю.Н., Бурлаку, В.И., Караман Н.К., Нистреану В.Б., Тихонова Г.Н., Котенкова Е.В. Биотопическое распределение, структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих г. Кишинева // Повол. экол. журн. 2010а. № 4. С. 404-415.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Некоторые особенности продуктивности видов-двойников обыкновенной полевки в местах совместного обитания // Мат-лы 6-го совещ. Вид и его продуктивность в ареале. СПб.: Наука, 1993. С. 69–70.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Мелкие млекопитающие, обитающие на территории зверофермы // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 109-123.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Особенности относительной биотопической приуроченности мелких млекопитающих в агроландшафтах Верхневолжья // Мат-лы Всерос. совещ. Экология популяций: Структура и динамика. М., 1995. Ч.2. С. 720 – 734.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Разнообразие и перспективы выживания полевок р. *Microtus* на урбанизированных территориях // Мат-лы совещ. Динамика биоразнообразия животного мира. М., 1997. С. 107–111.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Давыдова Л.В. Структура населения мелких млекопитающих в окрестностях заброшенного населенного пункта в Цимлянских песках // Зоол. журн. 2008а. Т. 87. № 8. С. 983-990.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. и др. К уточнению ареалов видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricitidae) в регионе между низовьями рек Волга и Тургай // Зоол. журн. 1996. Т. 75. №5. С. 112 –124.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Карасева Е.В. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов средней полосы России // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 333-354.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Изменение суточных ритмов как стратегия избегания внутри- и межвидовой конкуренции у обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок // Мат-лы IX Всероссийского популяционного семинара Особь и популяция – стратегия жизни. Уфа, 2006. С. 111-115.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Влияние внутри- и межвидовой конкуренции на суточную активность обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок в условиях эксперимента // Экология. 2009. № 1. С. 60-65.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Динамика социального поведения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок после объединения конспецифичных групп // Докл. Академии наук. 2009. Т. 427. № 4. С. 569-573.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricitidae) на северо-востоке Московской области // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 95–100.
- Тихонов М.Н., Довгуша В.В. Трансформация электромагнитной среды человека: взгляд в будущее // Региональная экология. 2000. №1-2. С. 11-18.
- Тихонова Г.Н. Особенности обитания вида в разных частях ареала (на примере полевой мыши – (*Apodemus agrarius* Pall.)) // Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. М., 1990. 24 С.

- Тихонова Г.Н. Некоторые особенности суточной активности полевой мыши (*Apodemus agrarius*) // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 2. С. 139-150.
- Тихонова Г.Н. Грызуны в постройках человека на территории лесного заказника // Восток – Сибирь. Иркутск, 2002. Вып. 1 (49) С. 19-24.
- Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Карасева Е.В. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30-40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С.301-321.
- Тихонова Г.Н., Давыдова Л.В, Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие г. Ярославля // Зоол. журн. 2006а. Т. 85. № 10. С. 277-283.
- Тихонова Г.Н., Карасева Е.В., Тихонов И.А., Степанова Н.В. Особенности обитания полевой мыши в условиях крупнейшего города (на примере Москвы) // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С. 28-51.
- Тихонова Г.Н, Тихонов И.А. Популяции грызунов в условиях антропогенной трансформации среды// Мат-лы Всерос. совещ. Экология популяций: структура и динамика. М: Наука, 1995. Ч.2. С. 735 – 746.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Биотопическое распределение и особенности размножения фоновых видов грызунов на северо- востоке Московской области // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 11. С. 1357 - 1367.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Влияние малого города на структуру населения мелких млекопитающих лесов северо-восточного Подмосковья // Экология. 2006б. Т. 37. № 4. С. 277-283.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Стратегия использования популяциями пяти видов грызунов незастроенных территорий и построек // Мат-лы IX Всероссийского популяционного семинара Особь и популяция – стратегия жизни. Уфа, 2006в. С. 133-136.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Структура популяций и особенности размножения четырех фоновых видов грызунов в Цимлянских песках // Зоол. журн. 2008а. Т. 87. № 4. С. 494-504.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Распределение мелких млекопитающих и типизация незастроенных территорий г. Москвы // Успехи современной биологии. 1997а. Т. 117. № 2. С. 218–239.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Динамика видового разнообразия мелких млекопитающих городского ландшафта// Мат-лы совещ. Динамика биоразнообразия животного мира. Москва. 1997б. С. 111–116.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Мелкие млекопитающие, населяющие полосы отчуждения железных дорог г. Москвы// Успехи современной биологии. 1997в. Т. 117. Вып. 3. С. 310-323.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Полякова Л.В. Распределение и численность мелких млекопитающих незастроенных территорий малого города // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 8. С. 207-216.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Причины, влияющие на формирование населения мелких млекопитающих городских кладбищ // Зоол. журн. 2002а. Т. 81. № 5. С. 617- 627.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Распространение и видовое разнообразие мелких млекопитающих берегов рек урбанизированных территорий // Зоол. журн. 2002б. Т. 81. Вып. 7. С. 864-870.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А, Давыдова Л.В, Богомолов П.Л. Некоторые закономерности распределения и структура населения мелких млекопитающих урбанизированных тер-

- риторий // Мат-лы Междунар. конф. Ростов-на-Дону. Проблемы устойчивого реагирования водных и наземных экосистем. М., 2006г. С. 425-429.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Осипова О.В. Суточная активность и внутривидовые отношения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевков (Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных группах // Зоол. журнал. 2007. Т.86. № 3. С. 360-368.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Структура населения мелких млекопитающих, обитающих в парках и скверах г. Москвы // Экология. 2009. № 3. С. 213-217.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие садов трех городов разного географического ранга // Доклады Академии наук. 2010б. Т. 435. №6. С. 842-845.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Томашевский К.Е. Динамика численности и некоторые особенности ее регуляции в популяции лесной мыши Тульской области // Фауна и экология животных. Тверь: КГУ, 1990. С. 117-124.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Федорович Е.Ю., Давыдова Л.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в связи с разной склонностью к синантропии // Зоол. журн. 2005б. Т. 84. № 5 С. 618-627.
- Тишков А.А. Флористические особенности некоторых местообитаний старой Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 18-20.
- Томашевский К.Е., Викторов Л.В., Тихонова Г.Н. Стационарное распределение рыжей полевки Верхневолжья // Животный мир лесной зоны Европ. части СССР. Калинин: КГУ, 1988. С.91-110.
- Томашевский К.Е., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Видовой состав и численность мелких млекопитающих пригородного леса // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР, его охрана и использование. Калинин: КГУ, 1986. С. 97-111.
- Томашевский К.Е., Тихонова Г.Н. Динамика популяций мелких млекопитающих в природных комплексах пригородной зоны // Исследование природных комплексов в целях их охраны и рационального использования. Калинин: КГУ, 1986. С. 85-87.
- Томилин А.Г. Млекопитающие Коми-Пермяцкого округа // Тр. Моск. пушно-мех. Ин-та. М.: МПИ, 1953. Т. 4. С. 85-95.
- Тошигин Ю.В. Биология грызунов, обитающих в населенных пунктах. Домовая мышь (*Mus musculus L.*) // Борьба с грызунами в городах и населенных пунктах сельской местности. М.: Медицина, 1974. С. 31-38.
- Траут И.И. Численность и размещение грызунов в населенных пунктах городского типа // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Микроб, 1950. С. 156-164.
- Траханов Д.Ф. Пути повышения эффективности дератизации в животноводстве // Экология и медицинское значение серой крысы. М.: АН СССР, 1983. С. 98-99.
- Тупикова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 154-191.
- Тупикова Н.В., Каледа Л.В. Определение возраста грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1957. Вып.5. С. 14-21.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журнал. 2000. Т. 79. № 4. С. 480-494.
- Турянин И.И. Материалы по экологии и эпидемиологическому значению синантропных грызунов в некоторых районах Закарпатской области // Биол. научные записки Ужгородского университета. Ужгород, 1955. Т.9. С. 15-18.

- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 269 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Успенская И.Г., Георгица С.Д., Мовилэ А.А., Бурлаку В.И. и др. Структура и динамика фаунистического комплекса млекопитающих и иксодовых клещей разных ландшафтно-фаунистических зон на территории Молдовы, их эпизоотологическое значение // Сб. «Академику Бергу – 130 лет». Бендеры: Эко –Транс, 2006. С. 153-159.
- Фабри К.Э. О подражании у животных // Вопросы психологии. 1974. № 2. С. 104-115.
- Фабри К.Э., Филиппова Г.Г. К проблеме имитационного научения у животных // Вестник МГУ. М.: МГУ, 1982 Серия 14. Психология. №2. С. 55-61.
- Федорович Е.Ю., Мешкова Н.Н. Ориентировочно-исследовательская деятельность синантропных домовых мышей в группировках в обстановке «жилой комнаты» // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука, 1994. С. 367-393.
- Федорович Е.Ю., Мешкова Н.Н., Савинецкая Л.Е. Отличительные особенности поведения мышей р. *Mus* в зависимости от типа среды обитания в ситуациях новизны // Рэт-инфо. 1995. №1 (13). С. 8.
- Фенюк Б.К. Переселения степных грызунов // Природа. 1936. № 10. С. 88.
- Фенюк Б.К., Попова А.А. Заметки о миграциях мышевидных грызунов под влиянием инстинкта дома // Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитологии. 1940. Т. 19. № 1. С. 104-120.
- Фетисов А.С. Материалы по сезонной динамике численности грызунов в населенных пунктах Забайкалья // Изв. Иркут. НИПЧИ Сибири и Д.Востока. Иркутск, 1946. Т. 6. С. 195-204.
- Филин В.А. Видимая среда в городских условиях как экологический фактор // Урбозология. М.: Наука, 1990. С. 45-60.
- Формозов А.Н. Об освоении фауны наземных позвоночных и вопросах ее реконструкции // Зоол. журн. 1937. Т. 16. № 3. С. 407-442.
- Формозов А.Н. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии. М.: МОИП, 1947. 94 с.
- Хаггет П. География: синтез современных знаний. М.: Прогресс, 1979. 685 с.
- Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Хауке М.О. Пригородная зона большого города. М.: Госиздат, 1960. 147 с.
- Хляп Л.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов // Мат-лы 1 научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 26-29
- Хохлова И.С., Краснов Б.Р. Некоторые механизмы авторегуляции плотности в группировках домовых мышей с различными типами пространственного распределения // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 3. С. 407-415.
- Чабовский В.И., Дарголец В.Г. Об изменении фауны мелких млекопитающих в зависимости от степени обжитости поселков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т.69. №4. С. 38-50.
- Чемякина С.Н. Исторические парки Москвы их изучение и состояние // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М.: МГУ, 1978. С. 13-15.
- Черемних Н. Структурно-функціональні зміни угруповань дрібних ссавців у градієнті урбанізації // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Сер. Біол. 2005. N 17 С. 34-38.
- Черноусова Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщество мелких млекопитающих крупного промышленного центра // Экология. 1996. № 4. С. 286-292.
- Черноусова Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации // Экология. 2001. N 2. С.137-141.
- Черноусова Н.Ф., Толкач О.В. Воздействие урбанизации на население землероек лесных экосистем // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург, 2006. С. 265-276.

- Черноусова Н.Ф., Толкач О.В. Особенности динамики и видового разнообразия бурозубок урбанизированных территорий // Экология. 2007. N 3. С. 236-240.
- Черноусова Н.Ф., Толкач О.В. Сообщества мелких млекопитающих в урбанизированной среде в зависимости от трансформации лесорастительных условий обитания // Мат-лы 11 научно.-практич. конфер. Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики. Белгород, 2010. С. 198-199.
- Чибелев Е.А. Териофауна естественных и антропогенных систем степной зоны Челябинской области // Мат. 2. науч.-практич. конф. Человек и животные. Астрахань, 2004. С. 154-157.
- Шадрина Е.Г. Роль интенсификации репродукции в поддержании популяционного и индивидуального гомеостаза в условиях стресса (на примере мелких млекопитающих) // Популяционная экология животных. Томск: Наука, 2006. С. 361-363, 575.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. 2004. № 2. С. 38-46.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шейкина М.В. Роль домовых мышей в поддержании сезонного контакта между человеком и грызунами // Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитологии. 1940. Т. 19. № 1. С. 203-221.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 263 с.
- Шилов И.А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа., 1985. 328 с.
- Шилов И.А. Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. 238 с.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. школа, 1997. 512 с.
- Шилова С.А. Некоторые пути искусственного изменения популяционной структуры у мелких млекопитающих // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1982. Т. 87. № 6. С. 51-57.
- Шилова С.А. Антропогенная трансформация среды и контроль за численностью грызунов-вредителей // Тез. докл. Всес. совещ. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 1. С. 136-138.
- Шилова С.А. Особенности структуры и функции популяций мелких млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Тез. докл. 5 съезда ВТО. М. 1990. Т.2. С. 258-259.
- Шилова С.А. Популяционный контроль численности мелких млекопитающих // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 173-206.
- Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Шилова С.А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119. № 5. С. 487-503.
- Шилова С.А., Щипанов Н.А., Краснов Б.Р. Некоторые подходы к регуляции численности в стогах // Научные основы дезинфекции и стерилизации. М.: Медгиз, 1982. С. 86-88.
- Широкова И.С. Климат Калининской области // Калинин: КГУ, 1960. 119 с.
- Шкилев В.В. Материалы по динамике численности грызунов населенных пунктов Приморского края // Известия Иркутского противочумного ин-та. Иркутск: Наука, 1984. Т. 12. С. 231-240.
- Шкилев В.В. Материалы по динамике численности грызунов населенных пунктов Приморского края // Известия Иркутского НИ противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1954. Т. 11. С. 231-240.

- Шумовская Д.А. Нормы озеленения современного города: мечты и реальность // Проблемы региональной экологии, 2000. №2. С. 41-45.
- Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биол. 2000. Т. 120. № 1. С. 73-87.
- Щипанов Н.А. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048-1077.
- Щипанов Н.А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 4. С. 450-469.
- Щипанов Н.А. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124. № 1. С. 28-43.
- Щипанов Н.А., Шутова М.И. Некоторые аспекты устойчивости популяции домовых мышей к внешним повреждениям // Экология. 1989. № 2. С. 58-64.
- Энциклопедия. Москва. М.: Российская энциклопедия, 1997.
- Яблоков А.В. Фенетика популяций. М.: Наука, 1987. 135 с.
- Яницкий О.Н. Экология города. М.: Наука, 1984. 201 с.
- Яргина З.Н., Косицкий Я.В., Владимиров В.В. Основы теории градостроительства. М.: Наука, 1986. 163 с.
- Яхонтов В.В. Экология насекомых. М.: Высш. школа, 1969. 488 с.
- Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Glicicz I. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. 1. Characteristics of population in an urbanization gradient // Acta Theriol. 1978. V. 23. P. 341-358.
- Ashby K.R. Studies on the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* and *Microtus agrestis*) in Houghalf Wood Durhan // J. Zool. London. 1967. V.152. P. 389-513.
- Auffray J-C., Tchernov E., Nevo E. Origine du commensalismede la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-a-vis de l'homme // C.R. Acad. Sci. Paris, 1988. V. 307. Serie 3. P. 517-522.
- Babinska-Werka J. Food of the striped field mouse in different types of urban green areas // Acta Theriol. 1981. V. 26. 17. P. 285-299.
- Babinska-Werka J., Garbarczyk K.H. Animal components of the striped field mouse under urban conditions // Acta Theriol. 1981. V.26. 16-28. P. 301-318.
- Balčiauskas L., Mazeikyte R., Baranauskas K. Biodiversity of mammals in Vilnius city // Acta Biol. Daugavp. 2005. V. 5. № 1. P. 55-66.
- Bao Yi-xin, Du Wei-guo, Fan Guo-hua, Lu Guo-ying. Видовой состав мелких млекопитающих в городе Цзиньхуа (на китайском яз.) // Zhejiang daxue xuebao. Lixue ban. 2003. V.30. № 2. P. 219-222.
- Barko V.A., Feldhamer G.A., Nicholson M.C., Kevin D.D. Urban habitat: A determinant of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) abundance in southern Illinois // Southeast. Natur. 2003. V. 2. № 3. P. 369-376.
- Barnett S.A. A study in behavior. London: Atethuen. 1963. 288 p.
- Barnett S.A., Cowan P.E. Activity, exploration, curiosity and fear; in ethological study // Interdisciplinary Science Reviews. 1976. № 1. P. 43-62.
- Basquill S., Bondrup-Nielsen S. Meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) in farm landscapes // Ann. zool. Fenn. 1999. V. 36. № 4. P. 231-238.
- Bronson F.H. The adaptability of the house mouse // Sci. Amer. 1984. V. 250. P. 90-97.
- Brown R.W. Margin field interfaces and small mammals // Aspects of Appl. Biol. 1999. № 54. P. 203-206.

- Braun-Blanquet J. Plant sociology. N. Y.: Mc Grow Hill., 1932. 432 p.
- Braun-Blanquet J. Phlzensociologie. N. Y. 1964. 404 p.
- Carleton M.D., Musser G.G. Mammal species of the World // Baltimore: Johns Hopkin University press. 3 Ausgabe, 2005. 1600 p.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38. P. 99-113.
- Christian J.J. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod. 1971. V. 4. P. 248-294.
- Church M.R. The procedures for establishment of «imitative behaviour» // J. Compar. Psychol. 1957. V. 50. P. 315-322.
- Dao Van Tien. Danh sach co ghu cac loai chuoat (Rodentia, Muridae) o Vietnam // Sinh hoc. 1984. V. 6. № 4. P. 1-4.
- Dao Van Tien, Groschovskia L. Donnes ecologiques preliminaires sur la faune murina de la region de Wint-Linihn (Centre Vietnam) // Ibidem. 1966. V. 31. № 3. P. 403-406.
- Devillers P., Devillers-Terschuren J. Mammiferes de Bruxelles. Facteurs de risque et mesures de gestion // Doc. trav. Inst. roy. sci. natur. belg. 1998. N 93. P. 147-164.
- Dicman C.R., Doncaster C. The ecology of small mammals in urban habitats // J. Anim. Ecol. 1987. V. 52. № 2. P. 629-640.
- Ellis B.A., Mills James N., Glass G.E., McKee K.T., Enria D.A., Childs J.E. Dietary habits of the common rodents in an agroecosystem in Argentina // J. Mammal. 1998. V. 79. № 4. P. 1203-1220.
- Elton C. Voles, mice and lemmings // Problem in population dynamics. Oxford. 1942. P. 435-456.
- Elvers H., Elvers K.L. Verbreitung und Okologie der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* L.) in Berlin (West) // Zool. Beitr. N. F. 1984. B. 28. S. 403-415.
- Fertig D.S., Edmonds V.W. The physiology of the house mouse // Scient. Am. 1969. V. 221. P. 103-110.
- Flowerdew J.R. Mammal biodiversity in agricultural habitats // Biodiversity and Conserv. Agr. 1997. P. 25-40.
- Frynta D. Body weight structure in the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) population in urban habitats of Prague // Acta Soc. Zool. Bohem. 1993. V. 57. P. 91-100.
- Gaisler J., Zapletal M. Mammals population of rics in South Slovakia Certain areas of Moravia / / Zool. Listy. 1964. V. 13. № 3. P. 193-206.
- Gaisler J., Zapletal M., Holizova V. Mammals of rics in Chechoslavakia // Prir. Prace. CSAN. Brno, 1967. V. 1. № 6. P. 299-350.
- Ganem G.A. Comparative study of different populations of *Mus musculus domesticus*: motility as an index of adaptation to commensalisms // Comp. Biochim. Psysiol. 1991. V. 99.A, P. 531-536.
- Ganem G. Commensialisme, fonction corticosurrenalianne et evolution cromosomique ches la souris domestique // Bull.Soc.zool.Fr. 1995. V. 120. P. 73-80.
- Gold K.A. J. Mammals in the London Area 1974 // London. Natur. 1975. № 54. P. 66-68.
- Halle S. Voles – small graminivores with polyphasic patterns // Activity patterns in small mammals. Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag, 2000. P. 191–215.
- Haeseler V. Anthropogene biotope (Kahlslag, Kiesgrube, Stadt-garten) als Refugien fur Insekten, untersucht am Beispiel der Hyme-noptera Aculeata // Zool. Jb. Syst. -Jena. 1972. S. 133-212.
- Hariolas C.V., Tuliapurkar S. Time, transients and elasticity // Ecol. Letter. 2007. V. № 12. P. 1143-1153.
- Hippolyte St. Le maintien d'une agriculture diversifiee en milieu bocager: Un veritable atout pour la biodiversite // Faune sauvage 2006. № 270. P. 46-50.

- Hobbs R.J., Sanders D.A. Reintegration fragmented landscape. N. Y., 1991. 393 p.
- Homolka V. On the problems of the exoantropics occurrence of *Rattus norvegicus* // Folia Zool. 1983. № 3. P. 203-211.
- Jacob J., Ylonen H., Singleton G.R. Spatial distribution of feral house mice during a population eruption // Ecosyst. 2004. V. 11. № 1. P. 16-22.
- Jacoby K.E., Dawson M.E. Observational and shaping leaning a comparison using Long Evants rats // Psychol. Sci. 1969. V. 16. № 1. P. 87-95.
- Jinhui L.I., Lin Q.R., Wein X.H. Анализ результатов трехлетней программы мониторинга грызунов-комменсалов в некоторых городских и сельских районах (на китайском языке) // Chin. J. Rodent Control. 1988a. V.4. № 4. P. 273-275.
- Jinhui L.I., Lin Q.R., Wein X.H. Уровень плотности популяций и грызунов, годовая динамика численности (на китайском яз.) // Chin. J. Rodent Control. 1988b. V. 4. № 4. P. 276-281.
- Keve A. Uber die urbanisation der Vogel // Beitr. Vogelkde. 1983. V. 39. S. 191-197.
- Klausnitzer B. Zur Kenntnis urbaner Gradienten // Tag. ber. 1. Leipziger Symp. Urb. Okologie (1981). 1982. S. 13-20.
- Klausnitzer B. Zurinsektenfauna der Stadte. // Ent. Nachr. u Ber. 1983. B. 27. S. 49-59.
- Kotenkova E.V., Meshkova N.N., Zagoruiko N.V. Exploratory behavior in synanthropic and outdoor mice of superspecies complex *Mus musculus* s.l. // Polish Ecological Studies. 1994. V. 20. . № 3-4. P. 377-384.
- Kotenkova E.V., Ambarian A.V., Kandaurov A.S., Meshkova N.N. Exploratory behavior and response to olfactory cues by the *Mus musculus* species group: implications for the origins of Transcaucasian forms of *Mus*. Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management. 2004. ACIAR Monographs. P. 151-154.
- Kovacic D., Vujcic-Karlo S., Lukac G., Palfi B., Sturlan B., Benic N., Krajcar D. Znacajke faune smetlista «Jakusevac» pokraj Zagreba // Zb. sazet. priopcen. 5 Kongr. biol. Hrv., Pula. Zagreb, 1994. S. 391-392.
- Krebs Ch.J. Whether small rodent population studies? // Res. Popul. Ecol. 1988. V. 40. № 1, V. 123-125.
- Кӱггер Н. Finige Bemerkunger zur Urbanisierung // Falke. 1979. №26. S. 34-344.
- Kucheruk V.V. Synanthropic rodents and their significance in transmission of infection // Theor. Quest. Nat. Foci. Diseases. Prague. 1965. P. 353-366.
- Lin Q.R., Wei H.J. Animal Habitat Isolation by Road and Agricultural Fields // Biological Conservation. 1984. V. 29. P. 81-96.
- Lin Q.R., Wei G.H. Изучение биологии грызунов-комменсалов и распределение доминирующих видов (на китайском языке) // Ibidem. 1988. V. 4. № 2. P. 99-101.
- Luniak M. Problemy ecologicznege kstattowania arodowiska w miesce (wipovetz w diskussia) (Problems of the ecological managing of urban environment) // Wiad. Ecol. 1975. № 21. P. 307-309.
- Luniak M, Kolbarczyk W., Pawlowski W. Vogel von Warshawa// Acta Ornit. 1964. № 8. S. 175-285.
- Mabelis A.A. Green infrastructure of a city and its biodiversity: Take Warsaw as an example // Fragm. faun. 2005. V. 48. № 2. P. 231-247.
- Mac Arthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography // Monographs in population biology. Priceton N.F. (Ed.) Princeton Univ. Press. 1967. 308 p.
- Macdonald D.W., Tew T.E., Todd I.A., Garner J.P., Johnson P.J. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) // J. Zool. 2000 V. 259. № 3. P.313-320
- Mader H.J. Die Isolationswirkug von Verkehrsstrassen aut Tierpopulationen untersuch am Biespiel von Arthropoden und Kleisaugern der Waldbiozonose // Schr. R. Landschaftspflege u. Naturschutz. 1979. B. 19. 131 s.

- Mader H.J. Der Verinselung der Landschaft aus Tierökologischer // Sicht. Natur und Landschaft. 1980. B. 29. S. 91-96.
- Mader H.J. Warum haben kleine Inselbiotope hohe Artenzahlen? // Natur und Landschaft. 1983. B. 58. S. 367-370.
- Mader H.J., Mühlenberg M. Artenzusammensetzung und Ressourcenangebot einer kleinflächigen Habitatsinsel, untersucht am Beispiel der Carabidenfauna // Pedobiologie. 1980. B. 21. S. 46-59.
- Markov G.G., Kocheva M.A. sympatric distribution of the sibling vole species *Microtus arvalis* and *M. levis* (Rodentia, Cricetidae) in Bulgaria // Acta Zool. Bulg. 2008. V. 60. № 1. P. 1007-1110.
- Marsh R.E., Haward W.E. New perspectives in rodent and other mammals control // Proc. 3-d Int. Biod. Symp. London. 1976. P. 317-329.
- Marshall J.T. Family Muridae. Rats and mice // Mammals of Thailand. Bangkok. 1977a. P. 395-491.
- Marshall J.T. A synopsis of Asia species of *Mus* (Rodentia, Muridae) // Bull. Amer. Nat. Hist. V. 158. № 3. P. 177-220.
- Masing V. The Town as an Ecosystem // Eesti. Loodus. Tallinn. 1979. № 1. P. 6-11.
- Mazancourt de C., Jonson E., Barraclough T.G. Biodiversity inhibits species responses to changing environment // Ecol. Letter. 2008. V. 11. № 4. P. 380-388.
- Mauerberger G. Ökologische Probleme der Urbanisierung // Falke. 1971. V. 18. S. 72-82.
- Mikulova P., Frynta D. Test of character displacement in urban populations of *Apodemus sylvaticus* // Can. J. Zool. 2001. V. № 5. P. 794-801.
- Morris P. Dans la jungle des villes // Recherche. 2000. № 333. P. 31-33
- Nuorteva P. Synanthropy of blowflies (Dipt. Calliphoridae) in Finland // Ann. Ent. Fenn. 1963. № 29. P. 1-49.
- Nuorteva P. The synanthropy of birds as an expression of the ecology cycle-discorder caused by urbanization // Ann. Zool. Fenn. 1971. V. 8. P. 547-553.
- Ochiai A. Zoogeographical studies on the soleoid found in Japan and its neighbouring regions // Bull. Jah. Soc. Sci. Fish. 1957. V.22. № 9. P. 526-530.
- Oprávil E. Synanthropic plant communities in Czechoslovakia during the Bugraval period 8th – 10th Centuries // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1978. B. 91. S. 97-106.
- Pelikan J., Homolka M., Zeida J. Мелкие млекопитающие городской агломерации на примере города Брно // Studia geographica. 1980. V. 71. № 1. P. 95-105.
- Pena de la Norma M., Butet A., Delettre Y., Paillat G., Morant Ph., Le Du Laurence, Burel F. Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes // Landscape Ecol. 2003. № 3. V.18. P. 265-278.
- Pisarski B., Kulesza M., Zejda J. Characteristics of animal species colonizing urban habitats // Gener. Probl. of synanthropization // Memorabilia Zool. 1980. № 37. P. 71-77.
- Phillipp R., Wood N. Which way for housing and human settlements? // World Health Forum. 1992. V. 13. № 2/3. P. 237-239.
- Pocock M.J.O., Searle J.B., White P.C.L. Adaptations of animals to commensal habitats: Population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms // J. Anim. Ecol. 2004. № 5. V. 73. P. 878-888.
- Povolny D. Einige Erwägungen über die Beziehungen zwischen den Begriffen «synanthrop» und «Kulturfolger» // Beitr. Ent. 1963. № 3. S. 439-444.
- Povolny D., Sustek Z. An attempt at a methodical separation of the concept «Synanthrope» and «Kulturfolger» // Ekolog. (CSSR). 1982. V. I. S. 13-24.
- Pye T., Swain R., Seppelt R.D. Distribution and habitat use of the feral black (*Rattus rattus*) on subantarctic Macquarie Island // J. of Zoology. London. 1999. V. 247. P. 429-438.

- Qiang Guozhen, Zhu Long-Biao. Экологическое изучение грызунов Шанхая (на китайском яз.) // Zool. res. 1988. V. 4. № 4. P. 339-344.
- Quo Guozhen, Zhang Feng-min. Видовой состав грызунов и борьба с ними на фермах в районе Тяньцзиня (на китайском яз.) // Chin. J. Rodent. Contr. 1988. V. 4. № 2. P. 107-110.
- Rauser J. Geosystemova koncepcie brnenske bioty. Dflei vystup ukolu – Geoekologie brnenske aglomerace // Geograficky ustav CSAV v Brne. 1978. P. 1-63.
- Rowe F.P., Swinney T., Quy R.J. Reproduction of the house mouse (*Mus musculus*) in farm building // J. Zool. 1983. V.199. № 2. P. 259-270.
- Saemann D. Ein Beitrag zur Brutphahologie der Amsel, Turdus merula, in der Grosstad // Actitis. 1979. B. 17. S. 3-14.
- Schaefer M. Gedanken zum Schufz der Spinnen // Natur und Lanschaft. 1980. B. 55. S. 36-38.
- Schifmann H.R., Lore R., Passafiume J. et al. Role of the vibrissae for depth perception in the rat (*Rattus norvegicus*) // Anim. Behav. 1970. № 8. P. 290-292.
- Schlaepfer M.A., Sherman P.W., Blossey B., Runge M.C. Introduced species as evolutionary traps // Ecol. Lett. 2005. V. 8. № 3. P.241-246.
- Sorace A. High density of bird and pest species in urban habitats and the role of predator abundance // Ornis fenn. 2002. V. 79. № 2. P.60-71.
- Stephan B. Varinderung der Fauna am Beispiel der Verstadterung von Vogelen // Naumann Festschrift. 1980. S. 102-111
- Strawinski S. O ptakach ludziach I miastach. Warszawa. 1971. 156 P.
- Sukopp H. Okologische Charakteristika von Grossstadten. // Grundriss der Stadtplanung. Hannove. 1983. 221 s.
- Tamm K. Choriozonen aufan autostrassen. Versuch einer charakterisierung // Naturwiss Rdch. 1976. S. 197-202.
- Tattersall F.H. House mice and wood mice in and around an agricultural building // J. Zool. 1999. V. 249. № 4. P. 469-493.
- Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Osipova O.V. Transformation of daily activity patterns as a strategy to avoid intra- and interspecific competition in *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* / / 10th. Int. Conf. Rodens & Spatium, Italia. Parma: Hystrix. The Italian Journal of Mammology. July, 2006. P. 134-135.
- Tischler W. Ecology of arthropod fauna in manmade habitats: The problem of synanthropy // Zool. Anz. 1973. V. 191. S. 157-161.
- Todd I.A., Tew T.E., Macdonald D.W. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) / / J. Zool. 2000. V. 250. № 3. P. 299-303.
- Tunur A., Halik M., Airoidi J.P. Dongwuxue zazchi // Ekol.. 2005. V. 40. № 4. P. 43-49.
- Yalden D.W. Urban small mammals // J. Zool. 1980. V. 191. № 3. S. 403-406.
- Yin Baofa, Wei Wanhong, Zhang Yanmin, Cao Yifan, Wang Jinlong. Репродуктивные затраты и репродуктивный успех у мелких млекопитающих (на китайском яз.) // Shoulei xuebao, 2003. V.23. № 3. P. 259-265.
- Walasz K. Experemental investigations of the behavioral differences between urban and forest Blackbirds // Acta Zool. Cracov. 1990. V. 33. № 1. P. 235-271.
- Wavrin H. de Les Mammaferes du sud de Bruxelles // Homme et oiseau. 1988. V. 26. № 2. P. 107-110.
- Way I.L. The population biology of plants // Acad. Press. London 1977. 400 p.
- Wolf R. Solitary and social play in wild *Mus musculus* // J. Zool.1981. № 195. P. 405-412.
- Wu Aiguo, Song Zhizhong, Li Tianyuan, Dong Xingqi, Zhao Wenhong, Yang Zhiming. Структура антропогенных сообществ мелких млекопитающих в четырех районах запада провинции Юньнань (на китайском яз.) // Shoulei xuebao. 2003. V.23. № 4. P. 332-338

- Zhang M., Wang K., Wang Y., Guo C., Li B., Huang H. Recovery of a rodent community in an agro-ecosystem after flooding // J. Zool. 2007. № 2. V. 272. P. 138-147.
- Zorenko T., Leontyeva T. Species diversity and distribution of mammals in Riga // Acta Zoologica Lituanica. 2003. V. 13. № 1. P. 78-86.

СПИСОК ВСЕХ ПУБЛИКАЦИЙ АВТОРОВ ПО ТЕМЕ КНИГИ В ХРОНОЛОГИЧЕСКОМ ПОРЯДКЕ

1985

Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домовый (*Mus musculus*) и курганчиковой (*M.hortulanus*) мышей по отношению к новым предметам // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 4. С. 583-589.

Тихонова Г.Н. К изучению экологических особенностей насекомоядных Тульской области // Тул. гос. пед. ин-т, 1985, 16 с. Деп. в ВИНТИ N 4717-85 1.7.85.

1986

Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Поведение домовый (*Mus musculus*) и курганчиковой (*M.hortulanus*) мышей при освоении нового пространства // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 1. С. 123-133.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Некоторые данные по распределению и численности семейства мышинные в отдельных районах Тульской области // Тул. гос. пед. ин-т Тула, 1986. 24 с. Деп. в ВИНТИ 22.10.86. № 7380 -В).

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. К вопросу о динамике численности лесной мыши // Тул. гос. пед. ин-т Тула, 1986. 24 с. Деп. в ВИНТИ 22.10.86 №7381-В.

Томашевский К.Е., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Видовой состав и численность мелких млекопитающих пригородного леса // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР, его охрана и использование. Калинин: КГУ, 1986. С. 97-111.

Томашевский К.Е., Тихонова Г.Н. Динамика популяций мелких млекопитающих в природных комплексах пригородной зоны // Исследование природных комплексов в целях их охраны и рационального использования. Калинин: КГУ, 1986. С. 85-87.

1988

Карасева Е.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Временные выселения крыс из населенных пунктов в естественные биотопы предгорий Алтая // Тез. докл. 7 совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т. 3. С. 19-20.

Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Дунаев Е.А. К изучению мелких млекопитающих предгорий Алтая // Тез. докл. 7 совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т. 3. С. 98-99.

Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В. Освоение домовыми и курганчиковыми мышами жилой комнаты // Тез. докл. 7 совещ. Грызуны. Свердловск: Наука, 1988. Т. 3. С. 117.

Томашевский К.Е., Викторов Л.В., Тихонова Г.Н. Стационарное распределение рыжей полевки Верхневолжья // Животный мир лесной зоны Европ. части СССР. Калинин: КГУ, 1988. С.91-110.

1989

Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Ареал полевой мыши в СССР и его изменения за последние 20 лет // Тез. докл. совещ. по проблемам кадастра и учета животного мира. Уфа: УГУ. 1989. Ч. 2. С. 48-49.

Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. – М.: Наука, 1989. 174 с.

1990

- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н. Особенности стаиального распределения полевой мыши в условиях Верхневолжской и Приокской провинций лесной зоны // Тез. докл. 5 съезда ВТО АН СССР, Москва, 29 янв.- 2 февр., 1990. Т. 1. М., 1990. Т. 2. С. 234-235.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Степанова Н.В. Мелкие млекопитающие незастроенных участков города Москвы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 2. С. 32-44.
- Тихонов И.А., Карасева Е.В. Некоторые данные об использовании мелкими млекопитающими территории в сельском населенном пункте, полученные мечением // Тез. докл. 5 съезда ВТО АН СССР, Москва, 29 янв.- 2 февр., 1990. Т. 1. М., 1990. Т. 2. С. 255-256.
- Тихонова Г.Н. Особенности обитания вида в разных частях ареала (на примере полевой мыши – (*Apodemus agrarius* Pall.)) // Автореф. дисс. ...канд.биол.наук. М., 1990. 24 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Эколого-фаунистические особенности мелких млекопитающих на правом и левом берегу р. Волги Ивановского водохранилища // Тез. докл. 5 съезда ВТО АН СССР, Москва, 29 янв.- 2 февр., 1990. Т. 1. М., 1990. Т. 2. с. 149-150.
- Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Томашевский К. Е. Динамика численности и некоторые особенности ее регуляции в популяции лесной мыши Тульской области. // Фауна и экология животных. Тверь: КГУ, 1990. С. 117-124.

1991

- Тихонов И.А. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов Европейской части СССР. Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М., 1991. 31 с.

1992

- Богомолов П.Л., Тихонова Г.Н., Карасева Е.В. Влияние на численность полевой мыши в Европейской части СССР некоторых внешних факторов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 322-332.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в разных его частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 6. С. 106–115.
- Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Популяционная структура ареала факультативного синантропа – полевой мыши в СССР // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 280-300.
- Куликов В.Ф., Тихонова Г.Н. Роль мелких млекопитающих в рекреационных системах г. Москвы // Тез. докл. Междунар. совещ. Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Тольятти: Наука, 1992. Ч. 2. С. 61-64.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., Котенкова Е.В. Отношение домовых мышей к капканам: влияние иерархического положения особи в группе // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, 1992. С. 169-190.
- Соколов В.Е., Куликов В.Ф., Тихонова Г.Н. Использование осязания при ориентировании серой (*Rattus norvegicus*) и черной (*R. rattus*) крыс в экспериментах с оптической границей. // Зоол. журн. 1992. Т. 71, № 9, С. 131-139.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н., Карасева Е. В. Мелкие млекопитающие сельских населенных пунктов средней полосы России. // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.:РАН, 1992, С. 333-354.
- Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Богомолов П. Л. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30-40 лет // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.:РАН, 1992, С. 301-321.

1993

- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Некоторые особенности продуктивности видов-двойников обыкновенной полевки в местах совместного обитания // Мат-лы 6 совещ. Вид и его продуктив. в ареале. Санкт-Петербург, 23-26 нояб., 1993. СПб., 1993. С. 69-70.
- Тихонова Г. Н., Тихонов И. А. Продуктивность полевой мыши в разных частях ареала. // Мат-лы 6 совещ. Вид и его продуктив. в ареале. Санкт-Петербург, 23-26 нояб.1993. СПб., 1993. С. 65-67.

1994

- Мешкова Н.Н., Загоруйко Н.В., Котенкова Е.В., Федорович Е.Ю., Савинецкая Л.Г. Исследовательское поведение // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Ред.Е.В. Котенкова, Н.Ш.Булатова. М.: Наука, 1994. С. 214-255.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Куликов В.Ф. Влияние anosмии и удаления вибрисс на поведение серых крыс (*Rattus norvegicus*) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. 1994. Т. 73. Вып. 1. С. 140-147.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В. Изменение исследовательского поведения серых крыс при осязательной и обонятельной депривации // Синантропия грызунов. М.: РАН, 1994. С.145-157.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Мелкие млекопитающие, обитающие на территории зверофермы // Синантропия грызунов. Иваново, М.: РАН, 1994. С. 109-123.
- Тихонов И. А., Тихонова Г. Н. Мелкие млекопитающие, обитающие на территории зверофермы. // Синантропия грызунов Иваново, М.: РАН, 1994. С.109-123.
- Тихонова Г. Н. Некоторые особенности суточной активности полевой мыши (*Apodemus agrarius*). // Зоол. журн. 1994. 73, №2, С. 139-150.
- Тихонова Г. Н., Карасева Е. В., Тихонов И. А., Степанова Н. В. Особенности обитания полевой мыши в условиях крупнейшего города (на примере Москвы). // Синантропия грызунов. Иваново, М., 1994, С. 38-50.

1995

- Карасева Е.В., Тихонов И.А., Барановский П.А., Степанова Н.В., Шестиперова Т.И. Распространение обыкновенной (*Microtus arvalis* Pall.) и восточноевропейской (*M. rossiaemerediaonalis* Ogn) полевок в г. Москве. // Тез. докл. межд. раб. совещ. Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Тольятти, 30 мая-2 июня, 1991. Ч. 2. Тольятти, 1992. С. 60-62.
- Куликов В.Ф., Тихонова Г.Н. Роль мелких млекопитающих в рекреационных системах г. Москвы. // Тез. докл. межд. раб. совещ. Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Тольятти, 30 мая-2 июня, 1991. Ч. 2. Тольятти, 1992. С. 62-65.
- Соколов В.Е., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Незастроенные территории центра Москвы как среда обитания мышевидных грызунов // Докл. Академии наук, 1995. Т. 345. №5. С. 711 – 715.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Особенности относительной биотопической приуроченности мелких млекопитающих в агроландшафтах Верхневолжья // Мат-лы Всерос. совещ. Экология популяций: Структура и динамика. Пушино, 15-18 нояб., 1994. М., 1995. Ч.2. С. 720 – 734.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Популяции грызунов в условиях антропогенной трансформации среды. // Матер. Всерос. совещ. Экология популяций: структура и динамика., Пушино, 15-18 нояб., 1994. Ч. 2. М., 1995. С. 735-746.

- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Экологические исследования грызунов в центральной части крупного города (Москвы). // РЭТ-инфо 1995, N 1. С. 10.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Бодяк Н.Д., Суров А.В., Шекарова О.Н. Ориентировочно-исследовательское поведение трех тропических видов крыс в экспериментальных условиях. // Успехи соврем. биол. 1995. Т. 115. № 4. С. 495-500.
- Тихонова Г.Н., Карасева Е.В., Тихонов И.А., Степанова Н.В., Шестиперова Т.И. Полевая мышь как обитатель крупного города (на примере г. Москвы). // Тез. докл. Междунар. раб. совещ. Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Тольятти, 30 мая-2 июня, 1991. Ч. 2. Тольятти, 1992. С. 57-60.
- Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Bogomolov P.L., Bodyak N.D., Surov A.V. Ecological studies of rodents on central part of large city (Moscow) // The 5th Int. Theriol. Congress. London. 1995. P.55.

1996

- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Роль сенсорных систем в поведении рюккийских мышей (*Mus caroli* Vanhote, 1902) // Известия РАН 1996. Серия биол. №2. С. 169 – 175.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Суров А.В., Бодяк Н.Д., Лебедев В.С. К уточнению ареалов видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) между низовьями рек Волга и Тургай // Зоол. журн. 1996. 75, N 5, С. 736-743.

1997

- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Влияние антропогенной трансформации ландшафтов на мелких млекопитающих Вьетнама // Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Москва – Ханой: Наука, 1997. Ч. 1. С. 12–37.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Разнообразие и перспективы выживания полевков р. *Microtus* на урбанизированных территориях // Мат-лы совещ. Динамика биоразнообразия животного мира. М., 1997. С. 107–111.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Распределение мелких млекопитающих и типизация незастроенных территорий г. Москвы. // Успехи соврем. биол. 1997. Т. 117, № 2, С. 218-239.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Динамика видового разнообразия мелких млекопитающих городского ландшафта // Мат-лы совещ. Динамика биоразнообразия животного мира. М., 1997. С. 111 – 116.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Мелкие млекопитающие, населяющие полосы отчуждения железных дорог г. Москвы // Успехи современной биологии 1997в. Т. 117. № 3. С. 310-323.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Мелкие млекопитающие, населяющие полосы отчуждения железных дорог г. Москвы. // Успехи соврем. биол. 1997. Т. 117, № 3. С. 310-323.

1998

- Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения синантропных и дикоживущих домовых мышей *Mus musculus s.lato* // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Ред. В.Е. Соколов, М.А. Сербенюк. М.: Наука, 1998. С. 106-118.

- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Структура населения мелких млекопитающих – обитателей незастроенных территорий центра Москвы // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. С. 207–216.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Бодяк Н.Д., Суров А.В. Рекомендуемые подходы к организации экологического мониторинга животного населения в крупных городах // Мат-лы науч.-практ. конф. Экологические проблемы крупных административных единиц мегаполисов. М., 1998. С. 52-67.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области. // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 1. С. 95-100.

1999

- Полякова Л.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Латынский Б.С., Турбин А.В. Мелкие млекопитающие г. Ярославля и других населенных пунктов Ярославской области. // РЭТ-инфо 1999, № 3. С. 10-11.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Полякова Л.В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий // Тез. докл. 6 съезда ВТО. М., 1999. С. 256.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Полякова Л.В. К вопросу об экологии видов-двойников *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Rodentia, Cricetidae) в Цимлянских песках // Известия РАН 1999. № 3 С. 309-318.

2000

- Богомолов П.Л., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В. Структура города как фактор формирования фауны мелких млекопитающих // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 12-13.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н. Феномен синантропии: приспособление синантропных видов домовых мышей и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции // Мат-лы научно-практ. конф. Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 115-117.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Суров А.В., Давыдова Л. В. Влияние железнодорожных полос отчуждения на размещение мелких млекопитающих (на примере Москвы) // Дезинфекционная дело 2000. № 3. С. 64-67.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Суров А.В., Давыдова Л.В. Влияние железнодорожных магистралей на формирование фауны мелких млекопитающих г. Москвы / / Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С. 15-17.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В., Давыдова Л.В. Некоторые аспекты формирования и специфика фауны мелких млекопитающих разных типов урбанизированного ландшафта (на примере малого города и крупнейшей городской агломерации) // Мат-лы научно-практической конференции Животные в городе. М.: ТСХА, 2000. С.14-15.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Полякова Л.В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) на северо-востоке Московской области// Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 95–100.

2001

- Полякова Л.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Латынский Б.С., Турбин А.В.- Особенности экологии мелких млекопитающих (Rodentia, Mammalia) Ярославской области в связи с антропогенной трансформацией ландшафта. // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 2. С. 236-242.
- Тихонов И.А., Ковальская Ю.М., Богомолов П.Л. и др. Разнообразие мелких млекопитающих степи, лугов, полей и залежей в окрестностях с. Дьяковка (Саратовская область) // Современная динамика компонентов экосистем пустынно-степных районов России. М.: Наука, 2001. С. 164-168.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л. Некоторые аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанизированных территорий // Проблемы фауны города. М.: МСХА, 2001. С. 125-130.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Влияние антропогенного преобразования ландшафта на структуру населения мелких млекопитающих // Труды конференции Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. М.: Ойкос, 2001. С. 158-159.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Полякова Л.В. Распределение и численность мелких млекопитающих незастроенных территорий малого города // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 8. С. 207-216.

2002

- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Опарина О.С., Ковальская Ю.М. Изменение распространения некоторых видов млекопитающих в Саратовском Заволжье в конце 20-го столетия // Поволжский экологический журнал 2002. № 1. С. 72-75.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М. Динамика животного населения подзоны сухих степей Заволжья под действием природных и антропогенных факторов // Поволжский экологический журнал 2002. №2. С. 129-142.
- Соколов В.Е., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Кузнецов Г.В. Мелкие млекопитающие Ханоя (Rodentia, Insectivora). Соколов В.Е. Избранные труды. М.: Наука, 2002. Т. 2. С. 264-277.
- Тихонова Г.Н. Грызуны в постройках человека на территории лесного заказника // Восток – Сибирь. Иркутск, 2002. Вып. 1 (49). С. 19-24.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Причины, влияющие на формирование населения мелких млекопитающих городских кладбищ // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 617-627.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Распространение и видовое разнообразие мелких млекопитающих берегов рек урбанизированных территорий // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 7. С. 864-870.

2003

- Богомолов П.Л., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Влияние малого города на биоразнообразие окружающих лесов (на примере мелких млекопитающих) // Мат-лы между. совещ. Териофауна России и сопредельных территорий 6-7 февраля 2003. М.: Наука, 2003. С. 55.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А. Биотопическое распределение и особенности размножения фоновых видов грызунов на северо-востоке Московской области // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 11. С. 1357 - 1367.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Суров А.В. Роль речных долин в формировании фауны мелких млекопитающих Москвы // Мат-лы 2-й науч.-практ. конф. Животные в городе. М.: Наука, 2003. С. 16-19.

- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Роль различных биотопов в поддержании видового разнообразия мелких млекопитающих города // Мат-лы между. совещ. Териофауна России и сопредельных территорий 6-7 февраля 2003. М.: Наука, 2003. С.351-352.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Суров А.В. Видовое разнообразие мелких млекопитающих как индикатор состояния парков и скверов // Мат-лы 2-й науч.-практ. конф. Животные в городе. М.: Наука, 2003. С. 19-23.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Давыдова Л.В., Осипова О.В. Внутривидовые взаимоотношения видов-двойников обыкновенной полевки в условиях эксперимента // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 8. С. 986-997.

2004

- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Роль обоняния, зрения и вибриссного осязания в ориентировочно-исследовательском поведении видов двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s. l.) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 3. С. 355-362.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Антропогенное воздействие – фактор, влияющий на видовой состав и обилие мелких млекопитающих Цимлянских песков // Тез. докл. совещ. Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана). Саратов: СФ ИПЭЭ РАН, 2004. С 150-151.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Структура населения грызунов и насекомоядных травянистых ценозов урбанизированных территорий (на примере г. Москва) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1394-1403.

2005

- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л. и др. Видовое разнообразие мелких млекопитающих природных и антропогенных ценозов степной зоны бассейна р. Дон и р. Волга // Мат-лы совещ. Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Саратов: СФ ИПЭЭ РАН, 2005. С. 190-193.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Влияние антропогенного фактора на популяции фоновых видов грызунов степной зоны Волжско-Донского бассейна // Мат-лы совещ. Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Саратов: СФ ИПЭЭ РАН, 2005. С 193-196.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Федорович Е.Ю., Давыдова Л.В. Сравнительный анализ ориентировочно-исследовательского поведения видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) в связи с разной склонностью к синантропии // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 5 С. 618-627.

2006

- Котенкова Е.В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточно-европейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных. Томск: Наука, 2006. С. 304-305.
- Котенкова Е.В., Мунтяну А.В. Сравнительный анализ пространственно-этологической структуры группировок у синантропных и дикоживущих видов домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato*: механизмы формирования поддержания // Успехи современной биологии 2006. Т. 125. № 5. С. 513-528.

- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Влияние малого города на структуру населения мелких млекопитающих лесов северо-восточного Подмосковья // Экология. 2006. Т. 37. № 4. С. 277-283.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Стратегия использования популяциями пяти видов грызунов незастроенных территорий и построек // Мат-лы IX Всероссийского популяционного семинара Особь и популяция – стратегия жизни. Уфа, 2006. С.133-136.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л., Давыдова Л.В. Некоторые особенности взаимоотношений видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* при совместном обитании // Известия РАН. 2006. Серия биол. №1. С. 70-76.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Давыдова Л.В., Богомолов П.Л. Некоторые закономерности распределения и структура населения мелких млекопитающих урбанизированных территорий // Мат-лы конф. Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем. Ростов-на-Дону, 2006. С. 425-429.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Изменение суточных ритмов как стратегия избегания внутри- и межвидовой конкуренции у обыкновенной (*Microtus arvalis* и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевков // Мат-лы IX Всероссийского популяционного семинара Особь и популяция – стратегия жизни. Уфа, 2006. С. 111-115.
- Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Osipova O.V. Transformation of daily activity patterns as a strategy to avoid intra- and interspecific competition in *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* / / 10th Int. Conf. Rodens & Spatium. Italia. Parma: Hystrix. The Italian Journal of Mammology. July, 2006. P. 134-135.

2007

- Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525-539.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Некоторые особенности поведения фоновых видов грызунов на территории лесного заказника, преобразованного деятельностью человека // Сб. тезисов 4-й Всероссийской конференции по поведению животных. М., 2007. С. 567-568.
- Тихонов И.В., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Влияние внутри- и межвидовых отношений на суточную активность обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевков // Мат-лы совещ. Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2007. С. 498.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Осипова О.В. Суточная активность и внутривидовые отношения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевков (Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных группах // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 3. С. 360-368.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суоров А.В., Богомолов П.Л. Наземные мелкие млекопитающие как индикатор состояния древесно-кустарниковых городских биотопов // Мат-лы конф. Устойчивость водных и наземных экосистем. Ростов-на-Дону. 2007. С. 251-256.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суоров А.В., Давыдова Л.В., Богомолов П.Л. Структура населения мелких млекопитающих урбанизированных территорий (на примере трех городов) // Мат-лы совещ. Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2007. С. 497.

2008

- Богомолов П.Л., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суков А.В. Влияние агроценозов и урбоценозов на сообщества мелких млекопитающих лесной зоны Европейской части России / / Мат-лы. 10-й науч.-практич. конф. Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Белгород: ИПЦ Политерра, 2008. С. 30-31.
- Суков А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Города – эволюционно новая среда обитания мелких млекопитающих // Мат-лы. 10-й науч.-практич. конф. Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Белгород: ИПЦ Политерра, 2008. С. 208 – 209.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Структура популяций и особенности размножения четырех фоновых видов грызунов в Цимлянских песках // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 4. С. 494-504.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л., Давыдова Л.В. Структура населения мелких млекопитающих в окрестностях заброшенного населенного пункта в Цимлянских песках // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 8. С. 983-990.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суков А.В., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие городов разного географического ранга // Мат-лы. 10-й науч.-практич. конф. Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Белгород: ИПЦ Политерра, 2008. С. 214.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суков А.В., Богомолов П.Л. Специфика сообществ мелких млекопитающих урбанизированных территорий средней полосы России // Мат-лы междунар. конф. Современная экология – наука 21 века. Рязань: РГУ, 2008. С. 262-367.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Осипова О.В. Некоторые особенности поведения обыкновенных полевков форм «arvalis» и «obscurus» в условиях эксперимента // Известия РАН. 2008. №5. С. 561-568.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суков А.В., Богомолов П.Л. Роль населенных пунктов в формировании фауны мелких млекопитающих // Мат-лы междунар. конф. «Современная экология – наука 21 века». Рязань: РГУ, 2008. С. 267-372.
- Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Osipova O.V. Social behavior and daily activity of *Microtus arvalis arvalis* and *M. arvalis obscurus*: a comparative study // 11th Int. Conf. Rodens & Spatium, Russia, Myshkin, 2008. P. 112.

2009

- Котенкова Е.В. Типизация форм синантропии домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.lat* и адаптации к комменсальному образу жизни // РЭТ-инфо. 2009. № 1-2. С. 306-318.
- Котенкова Е.В., Осадчук Л.В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки // Докл. Академии наук. 2009. Т. 426. № 2. С. 283-285.
- Тихонов И.А., Котенкова Е.В., Успенская И.Г. и др. Грызуны и насекомоядные незастроенных территорий г. Кишинева // Сб. мат-лов 4-й междунар. науч.-практ. конфер. Урбоэко-системы: проблемы и перспективы развития. Ишим: Тюменский издательский дом, 2009. С. 310-315.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Особенности размножения четырех видов грызунов – обитателей незастроенных территорий малого города // Вестник Мордовского университета. 2009. №1. Серия биол. науки. С. 146-148.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суков А.В., Богомолов П.Л. Размещение обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевков на незастроенных территориях городов разного географического ранга // Тез. докл. конф. «Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих». Пенза: ПГУ, 2009. С. 99.

- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Структура населения мелких млекопитающих, обитающих в парках и скверах г. Москвы // Экология. 2009. № 3. С. 213-217.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Динамика социального поведения обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок после объединения конспецифичных групп // Докл. Академии наук. 2009. Т. 427. №4. С. 569-573.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Влияние внутри- и межвидовой конкуренции на суточную активность обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок в условиях эксперимента // Экология. 2009. № 1. С. 60-65.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Особенности динамики численности мелких млекопитающих трех городов лесной зоны европейской части России // Мат-лы конф. Экология, эволюция и систематика животных. Рязань: НП Голос губернии, 2009. С. 282-283.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Структура населения мелких млекопитающих, обитающих в парках и скверах г. Москвы // Экология. 2009. № 3. С. 213-217.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Видовой состав и распределения мелких млекопитающих в постройках человека городов разного географического ранга // Сб. мат-лов 4-й междунар. науч.-практ. конфер. Урбозкосистемы: проблемы и перспективы развития. Ишим: Тюменский издательский дом, 2009. С. 315-319.

2010

- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н. Межвидовые отношения домовых мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 3. С. 306-318.
- Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л.. Видовое разнообразие мелких млекопитающих незастроенных территорий Москвы (изменения за последние 55 лет) / / Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Материалы научно-практического совещания, посвящённого 100-летию со дня рождения К.Н. Благосклонова (Москва, 11-12 января 2010 г.). М., 2010. С. 106-108.
- Тихонов И.А., Мунтяну А.И., Успенская И.Г., Коновалов Ю.Н., Бурлаку, В.И., Караман Н.К., Нистреану В.Б., Тихонова Г.Н., Котенкова Е.В. Биотопическое распределение, структура популяций и некоторые особенности размножения мелких млекопитающих г. Кишинёва // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 404-415.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л.. Роль разных биотопов в сохранении биоразнообразия грызунов и насекомоядных Москвы // Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Материалы научно-практического совещания, посвящённого 100-летию со дня рождения К.Н. Благосклонова (Москва, 11-12 января 2010 г.). Москва, 2010. С. 108-110.
- Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л. Адаптация грызунов к обитанию в крупнейшей городской агломерации: Структура популяций и размножение // Мат-лы конф. Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях. Саранск: Прогресс, 2010. С. 220-222.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л.. Экологические аспекты формирования фауны урбанизированных территорий на примере мелких млекопитающих Москвы // Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Материалы науч-

но-практического совещания, посвящённого 100-летию со дня рождения К.Н. Благо-склонова (Москва, 11-12 января 2010 г.). Москва, 2010. С. 110-112.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие садов трех городов разного географического ранга // Доклады Академии наук. 2010. Т. 435. №6. С. 842-845.

2011

Суров А.В., Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомолов П.Л. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // Животные в городе: экология и эволюция. Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 3-48.

Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. Структура населения мелких млекопитающих естественных и антропогенных ценозов Верхневолжья // Мат. научно-практич. конф. Регионы в условиях неустойчивого развития. Кострома-Шарья, 2011. Т. 2. С. 490-494.

Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Сравнительный анализ репродуктивных стратегий фоновых видов грызунов незастроенных территорий трех городов разного географического ранга средней полосы России // Материалы 3-й международной научн. конф. Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова. Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии. Воронеж, 2011. С. 317-323.

СОДЕРЖАНИЕ

ВМЕСТО ПРЕДИСЛОВИЯ	3
ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1	
КРАТКАЯ ФИЗИКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРОДОВ. УРБАНИЗАЦИЯ	7
Глава 2	
СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИНАНТРОПИИ: СИНАНТРОПИЗАЦИЯ И СИНУРБАНИЗАЦИЯ ЖИВОТНЫХ НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ	20
Глава 3	
ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РУРАЛЬНЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ	29
Глава 4	
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	37
Глава 5	
КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ИССЛЕДУЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ	48
5.1. Временные поселения человека и сельские населенные пункты	48
5.1.1. Временное поселение человека (турбаза)	47
5.1.2. Садово-огородный поселок	49
5.1.3. Малообжитая деревня	50
5.1.4. Обжитая деревня	51
5.1.5. Поселок городского типа	52
5.2. Городские населенные пункты	53
5.2.1. Малый город	53
5.2.2. Средний город	55
5.2.3. Большой город	55
5.2.4. Крупный город	55
5.2.5. Крупнейший город	55
5.2.6. Крупнейшая городская агломерация	57
Глава 6	
ТИПОЛОГИЯ МЕСТООБИТАНИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТАХ	61
6.1. Сельские населенные пункты	61
6.1.1. Постройки	61
6.1.2. Незастроенные территории	62
6.2. Городские населенные пункты	63
6.2.1. Постройки	64
6.2.2. Незастроенные территории	64
Глава 7	
ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕЛЬСКИХ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ	69
7.1. Состояние изученности фауны мелких млекопитающих сельских населенных пунктов и агроландшафтов	69

7. 2. Видовой состав и особенности биотопического распределения мелких млекопитающих сельских населенных пунктов	70
7.2.1. Мелкие млекопитающие, обитатели временных поселений человека (турбаза)	70
7.2.2. Мелкие млекопитающие садово-огородного поселка	71
7.2.3. Мелкие млекопитающие малообжитых деревень	74
7.2.4. Мелкие млекопитающие обжитых деревень	77
7.2.5. Мелкие млекопитающие поселков городского типа	80
7.2.6. Мелкие млекопитающие зверофермы	84
7.3. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих сельских населенных пунктов	86

Глава 8

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕЛЬСКИХ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ И НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОНОВЫХ ВИДОВ

8.1. Структура сообществ мелких млекопитающих населенных пунктов	92
8.2. Некоторые экологические особенности мелких млекопитающих сельских населенных пунктов	102
8.2.1. Демографическая структура популяций	102
8.2.2. Интенсивность размножения	105
8.2.3. Размеры выводков	106
8.2.4. Соотношение количества выводков разных генераций	108
8.3. Динамика численности	110
8.3.1. Динамика численности мелких млекопитающих в разных типах сельских населенных пунктов	113
8.4. Особенности биотопической приуроченности фоновых видов	125

Глава 9

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТРЕХ ГОРОДАХ РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАНГА

9.1. Видовой состав и распределение мелких млекопитающих в постройках человека	130
9.1.1. Малый город	131
9.1.2. Крупнейший город	133
9.1.3. Крупнейшая городская агломерация	135
9.2. Видовой состав и распределение мелких млекопитающих на незастроенных территориях трех городов разного географического ранга	140
9.2.1. Малый город	140
9.2.2. Крупнейший город	144
9.2.3. Крупнейшая городская агломерация	147

Глава 10

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ГОРОДОВ

10.1. Структура сообществ мелких млекопитающих разных биотопов городов	154
10.1.1. Соотношение групп мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии	154
10.1.2. Видовое разнообразие мелких млекопитающих	156
10.1.3. Особенности урбанистических А-Е-градиентов	157
10.2. Структура сообществ мелких млекопитающих разных зон трех городов	159
10.2.1. Зональные особенности соотношения групп мелких млекопитающих, имеющих разную склонность к синантропии	159

10.2.2. Зональные особенности видового разнообразия мелких млекопитающих	161
10.2.3. Зональные особенности урбанистических А-Е-градиентов трех городов	162
10.2.4. Сравнительный анализ населения мелких млекопитающих разных зон трех городов	163

Глава 11

ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В БИОТОПАХ, НАИБОЛЕЕ ЧАСТО ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ТЕРРИТОРИЯХ ГОРОДОВ

ГОРОДОВ	166
11.1. Сады	166
11.2. Парки и скверы	172
11.3. Берега рек	178
11.4. Кладбища	185
11.5. Травянистые ценозы	199
11.6. Полосы отчуждения вдоль железных дорог	211

Глава. 12

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ТРЕХ ГОРОДАХ РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАНГА

12.1. Динамика численности	222
12.1.2. Динамика численности мелких млекопитающих на незастроенных территориях городов	222
12.1.2. Динамика численности мелких млекопитающих в постройках трех городов	225
12.2. Динамика видового разнообразия мелких млекопитающих на незастроенных территориях Москвы	229

Глава 13

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ОБИТАНИЮ В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ

13.1. Биотопическая приуроченность	236
13.2. Использование построек человека мелкими млекопитающими	240
13.2.1. Использование построек и прилегающих к ним территорий в сельской местности мелкими млекопитающими	241
13.2.2. Использование мелкими млекопитающими построек и прилегающих к ним территорий на окраине города	246
13.2.3. Использование построек фоновыми видами грызунов	252
13.3. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях трех городов	259
13.3.1. Особенности размножения фоновых видов на незастроенных территориях малого города	260
13.3.1.1. Демографическая структура популяций	260
13.3.1.2. Интенсивность участия в размножении	261
13.3.1.3. Размеры выводков	263
13.3.1.4. Количество выводков	263
13.3.1.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков	265
13.3.1.6. Динамика численности и интенсивности размножения	266

13.3.2. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшего города	269
13.3.2.1. Демографическая структура популяций	269
13.3.2.2. Интенсивность участия в размножении	270
13.3.2.3. Размеры выводков	271
13.3.2.4. Количество выводков	272
13.3.2.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков	274
13.3.2.6. Динамика численности и интенсивности размножения	275
13.3.3. Особенности размножения фоновых видов грызунов на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации	275
13.3.3.1. Демографическая структура популяций	275
13.3.3.2. Интенсивность участия в размножении	278
13.3.3.3. Размеры выводков	281
13.3.3.4. Количество выводков	280
13.3.3.5. Особенности распределения вариационных кривых размеров выводков	280
13.3.3.6. Динамика численности и интенсивности размножения	284
13.3.4. Сравнение особенностей размножения четырех видов грызунов, обитающих на незастроенных территориях трех городов разного географического ранга	284
13.4. Адаптивные особенности поведения мелких млекопитающих урбанизированных территорий	284
Глава 14	
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РЯДУ ОТ ВРЕМЕННЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА ДО КРУПНЕЙШИХ ГОРОДСКИХ АГЛОМЕРАЦИЙ	
	302
14.1. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих городов разного географического ранга лесной зоны России	302
14.2. Сравнительный анализ фаун мелких млекопитающих городов одного географического ранга разных природных зон (в экологическом аспекте)	311
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	325
БЛАГОДАРНОСТИ	328
ЛИТЕРАТУРА	330
Список всех публикаций авторов по теме книги в хронологическом порядке	359

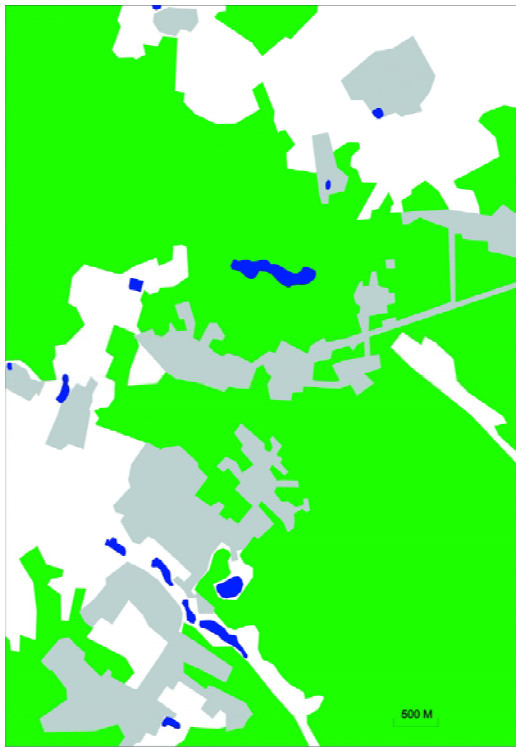
Научное издание

Галина Николаевна ТИХОНОВА
Игорь Алексеевич ТИХОНОВ
Алексей Васильевич СУРОВ
Павел Леонидович БОГОМОЛОВ
Елена Владимировна КОТЕНКОВА

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРБАНИСТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ
СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ**

М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 373 с. + цв. вклейки.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1



-1
 -2
 -3

Рис. 1. Картограмма малого города Черноголовки: 1 – застройка, 2 – леса и парки, 3 – воды.



-1
 -2
 -3

Рис. 2. Картограмма крупнейшего города Ярославля: 1 – застройка, 2 – леса и парки, 3 – воды.

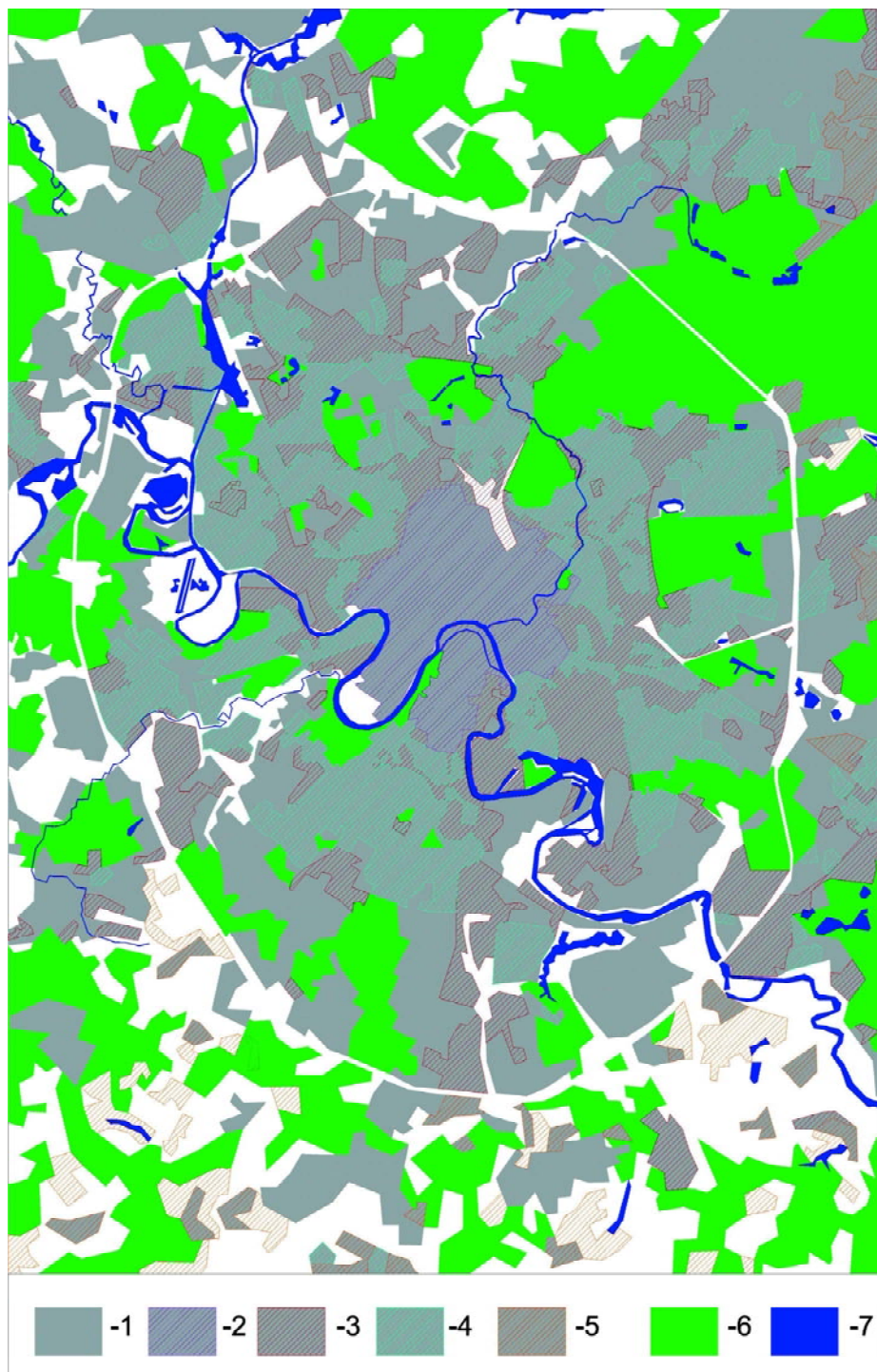


Рис. 3. Картограмма крупнейшей городской агломерации Москвы. 1– застройка, в том числе: 2 – офисно-жилая застройка центра с элементами исторической застройки, 3 – промышленные зоны, 4 – застройка от 1950-х до середины 1960-х годов, 5 – застройка сельского, коттеджного и дачного типа

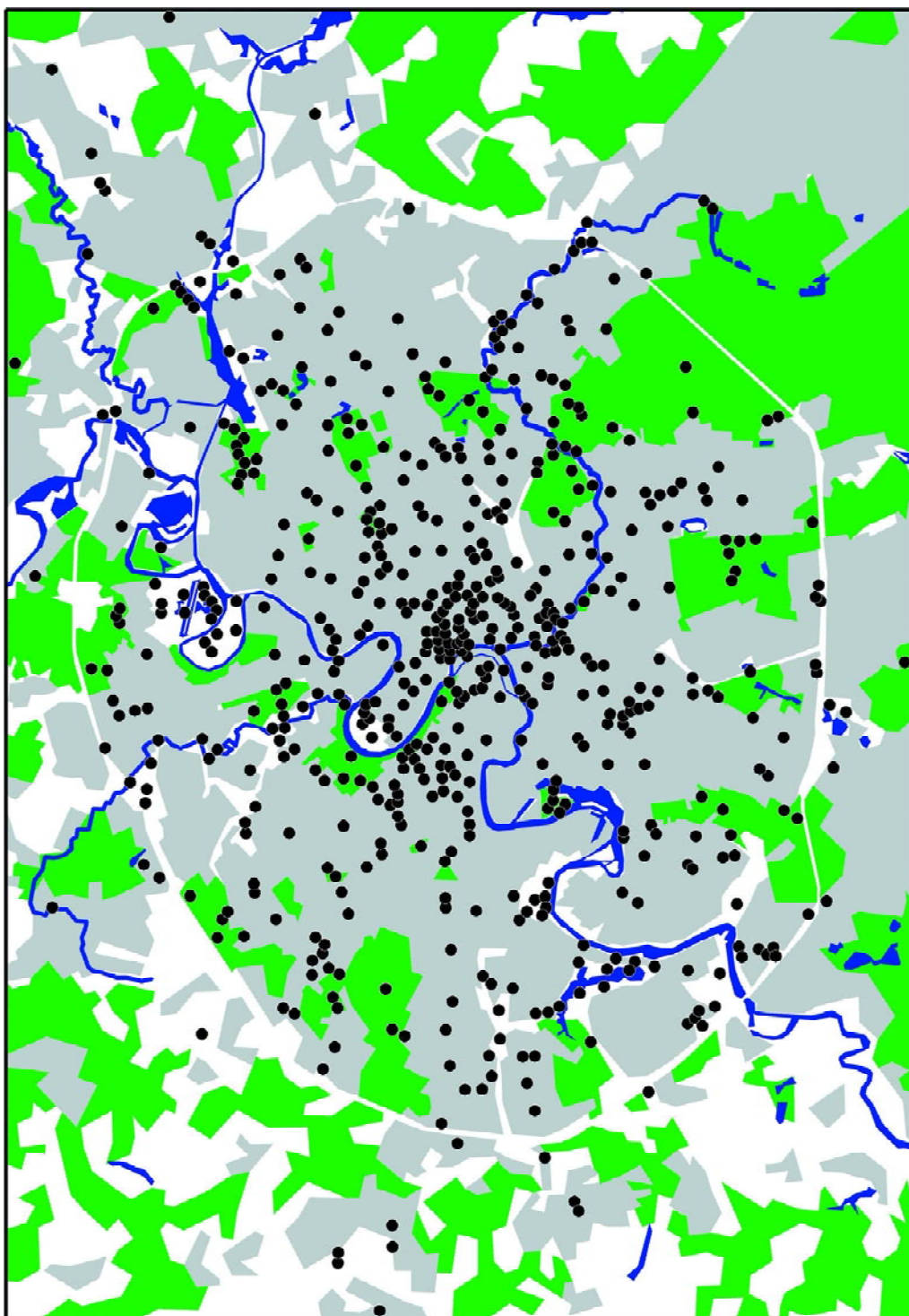


Рис. 5. Степень обследованности территории крупнейшей городкой агломерации.

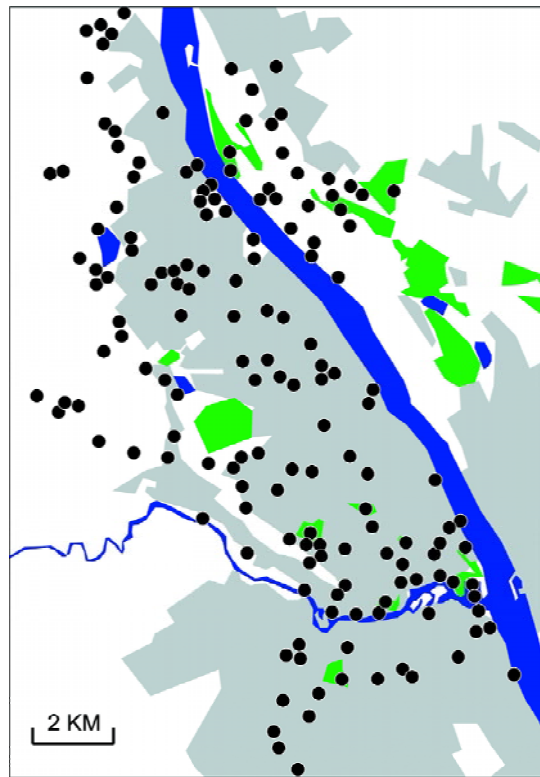


Рис. 6. Степень обследованности территории крупнейшего города.

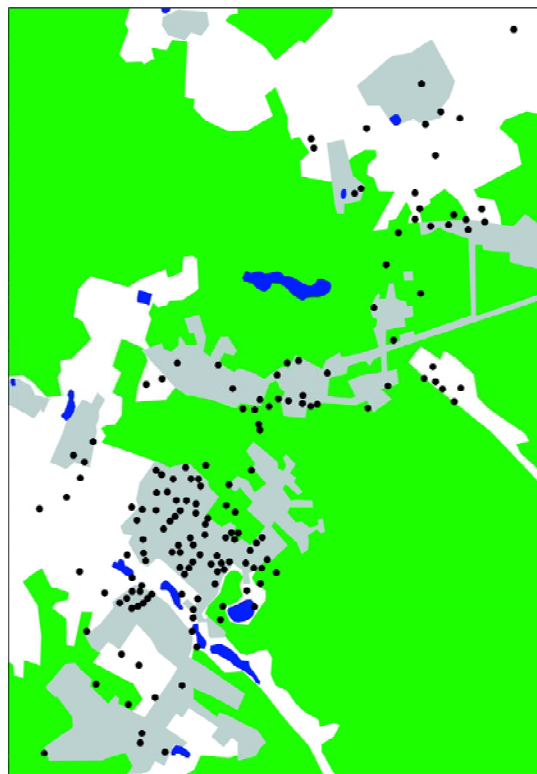


Рис. 7. Степень обследованности территории малого города.

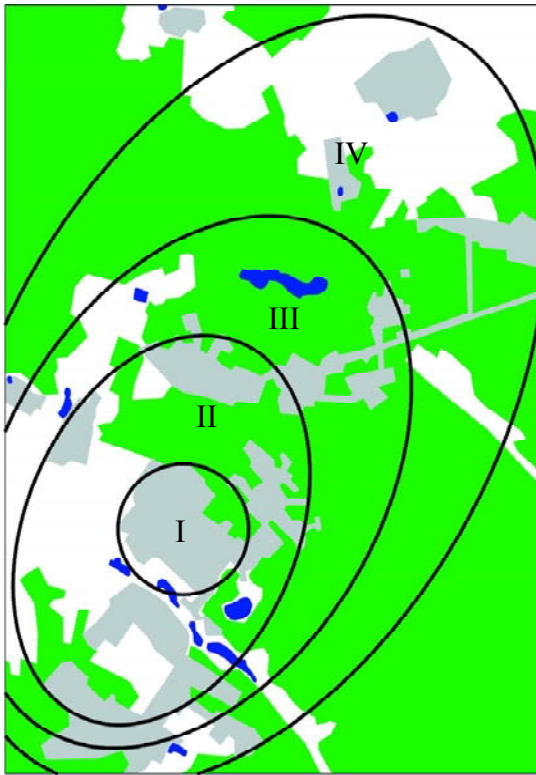


Рис. 8. Зоны малого города (Черноголовка). I–IV – зоны.

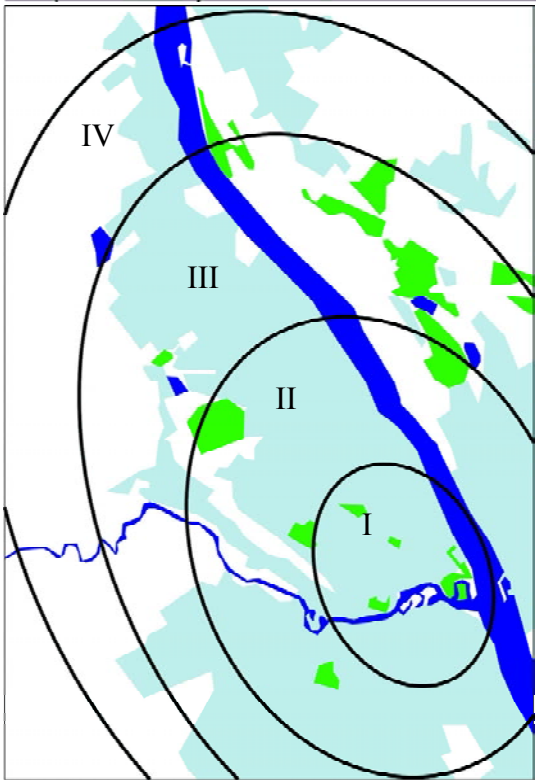


Рис. 9. Зоны крупнейшего города (Ярославль). I–IV – зоны.

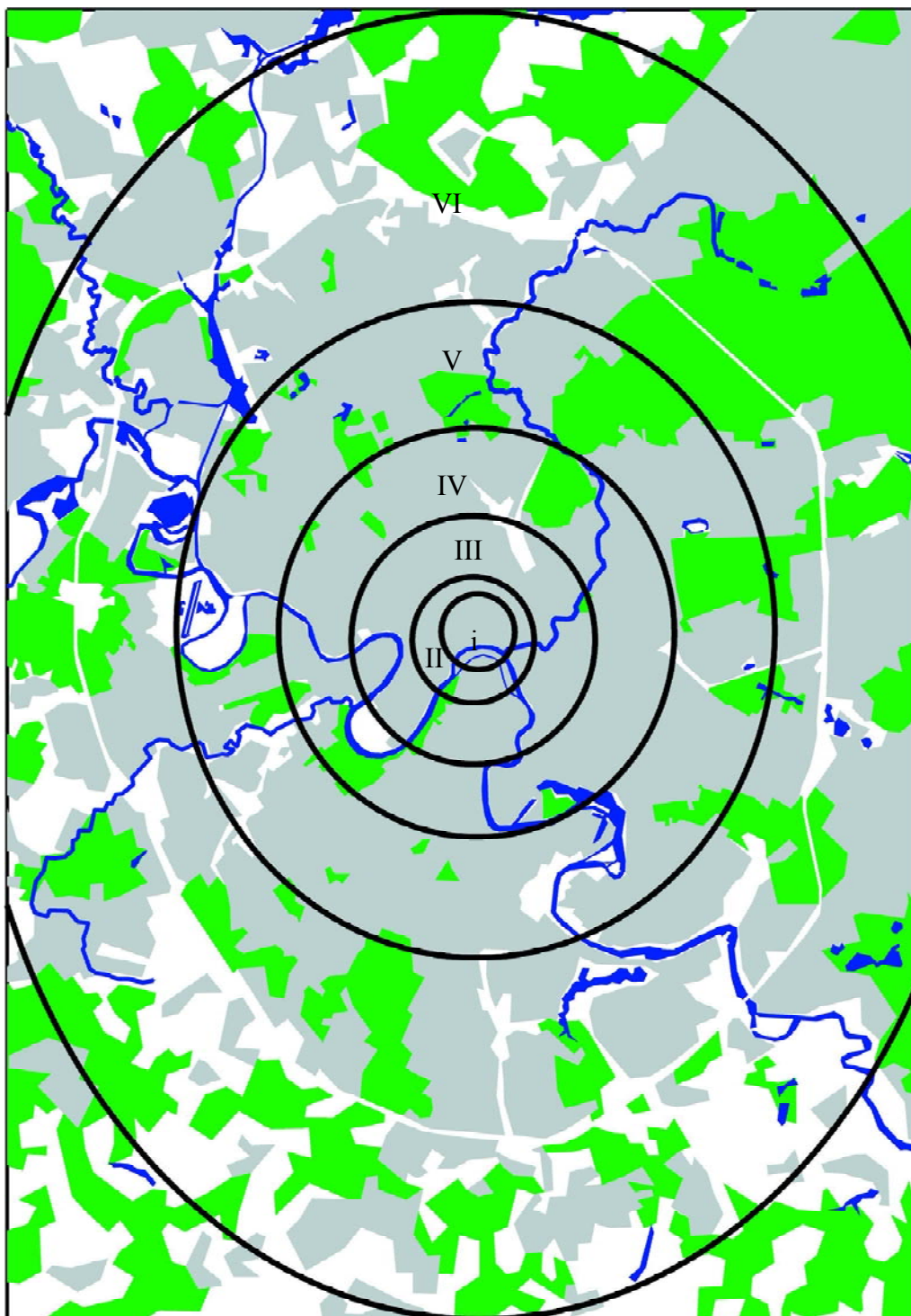


Рис. 10. зоны крупнейшей городской агломерации (Москва). I–VI – зоны.

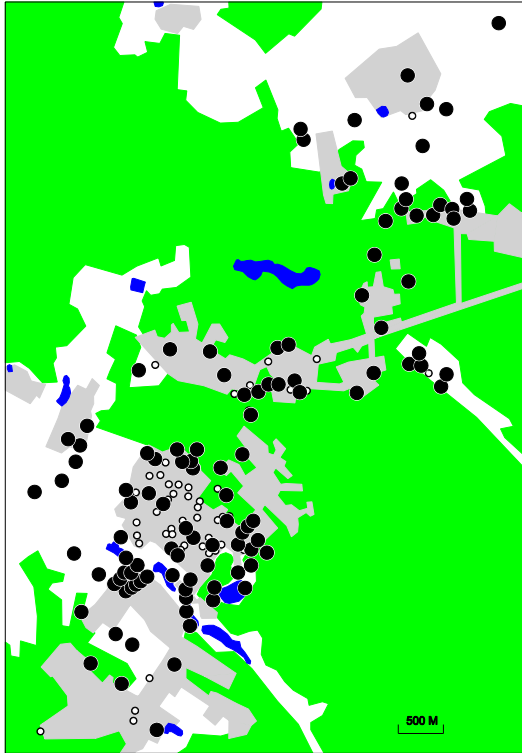


Рис. 95. Особенности распространения полевой мыши на незастроенных территориях малого города.

Условные обозначения (здесь и далее):

● – вид обнаружен;

○ – вид не обнаружен.

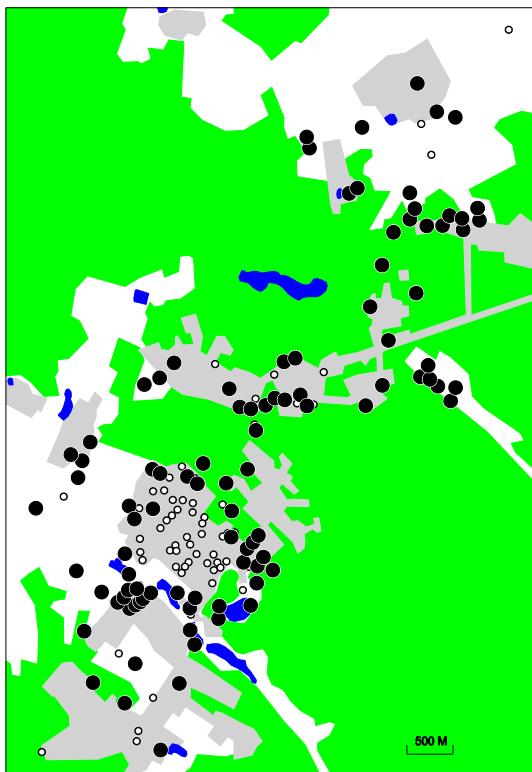


Рис. 96. Особенности распространения малой лесной мыши на незастроенных территориях малого города

Рис. 97. Особенности распространения восточноевропейской полевки на незастроенных территориях малого города

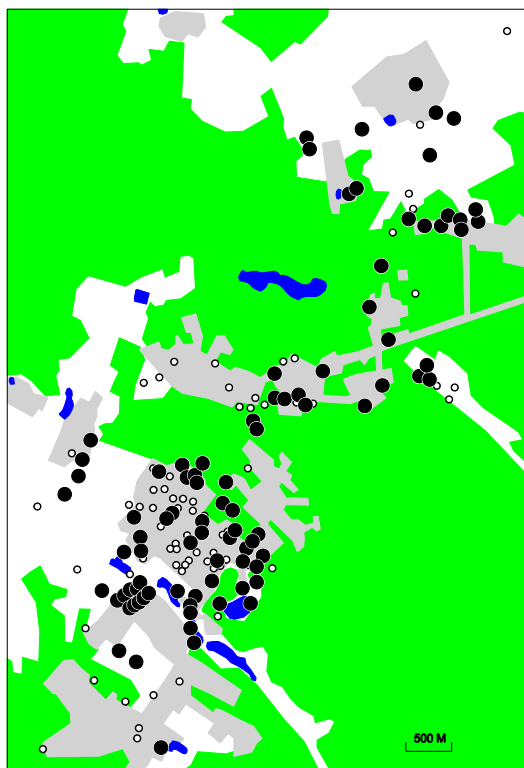
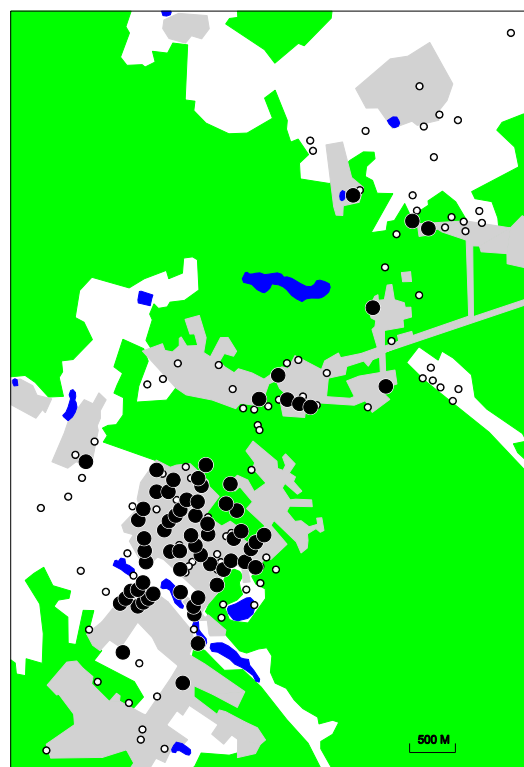


Рис. 98. Особенности распространения домовый мыши на незастроенных территориях малого города



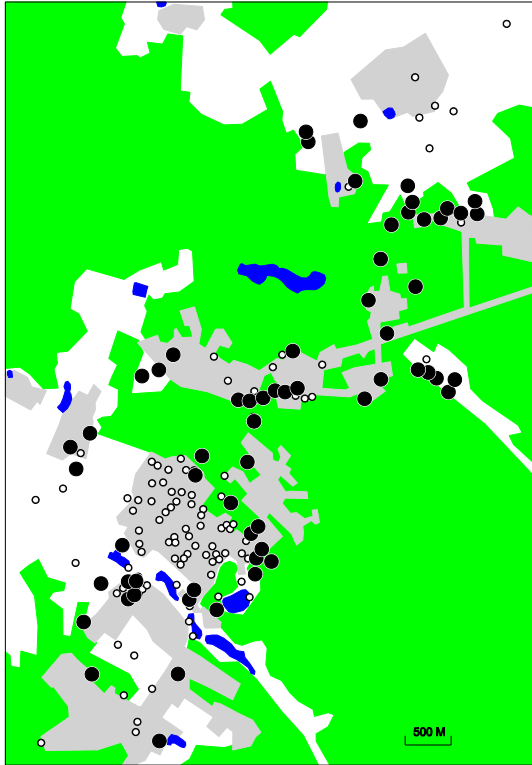


Рис. 99. Особенности распространения рыжей полевки на незастроенных территориях малого города

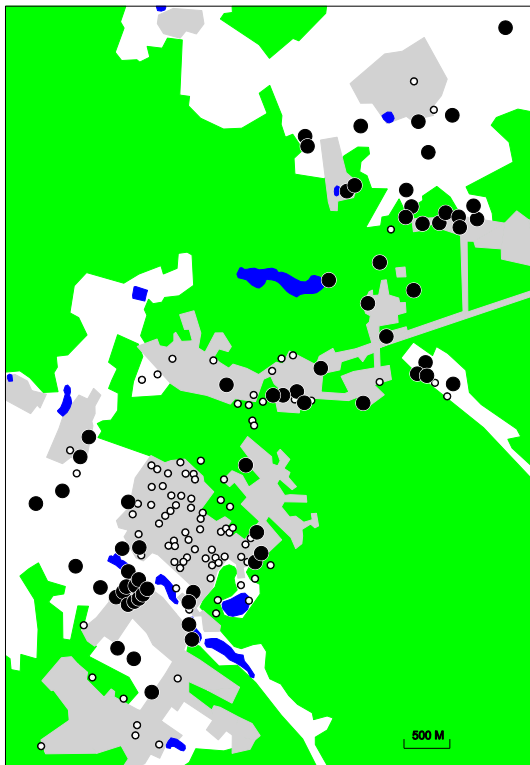


Рис. 100. Особенности распространения обыкновенной полевки на незастроенных территориях малого города

Рис. 101. Особенности распространения полевой мыши на незастроенных территориях крупнейшего города

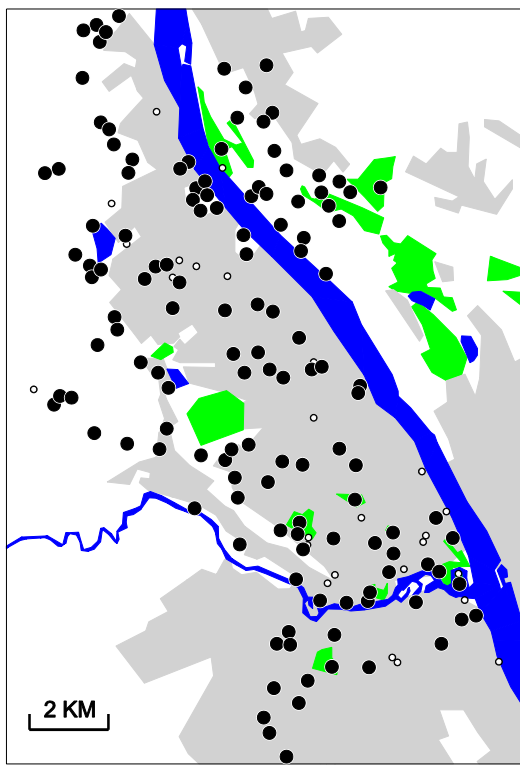
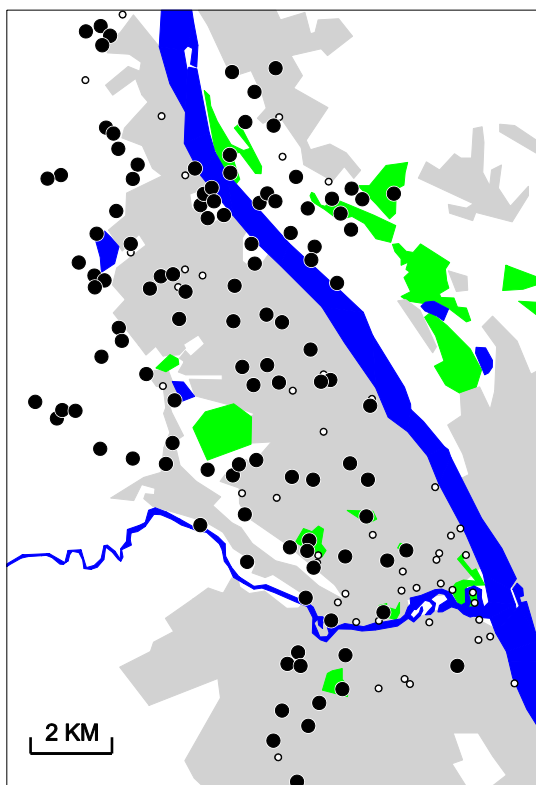


Рис. 102. Особенности распространения малой лесной мыши на незастроенных территориях крупнейшего города



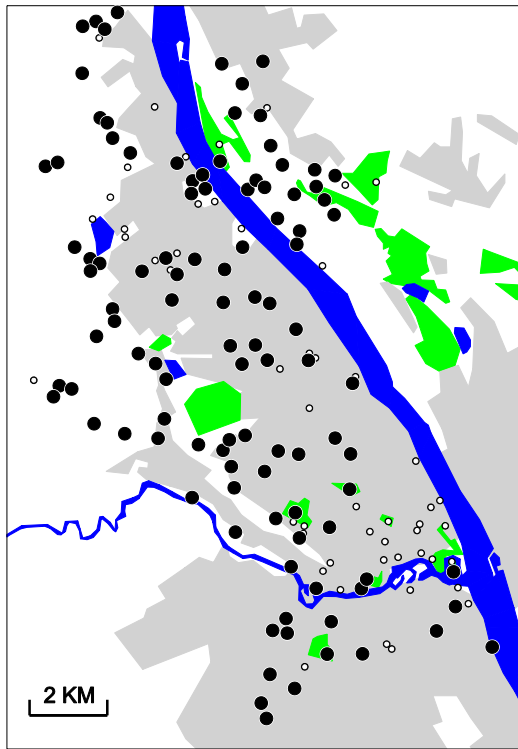


Рис. 103. Особенности распространения восточноевропейской полевки на незастроенных территориях крупнейшего города.

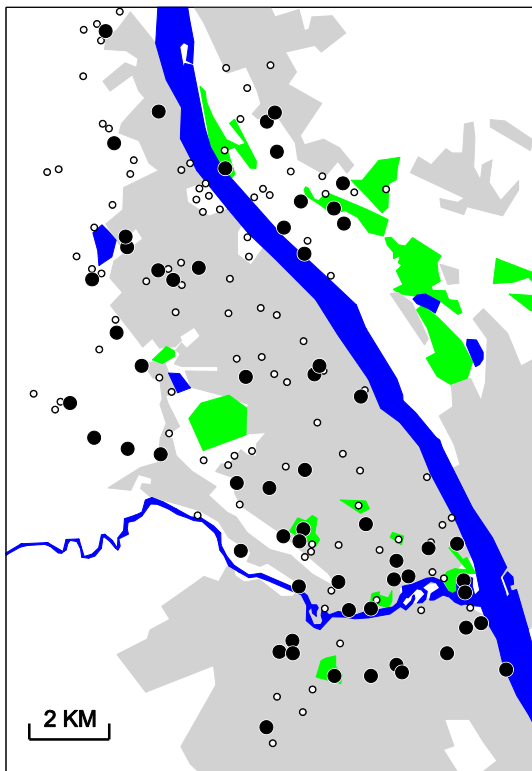


Рис. 104. Особенности распространения домовй мыши на незастроенных территориях крупнейшего города.

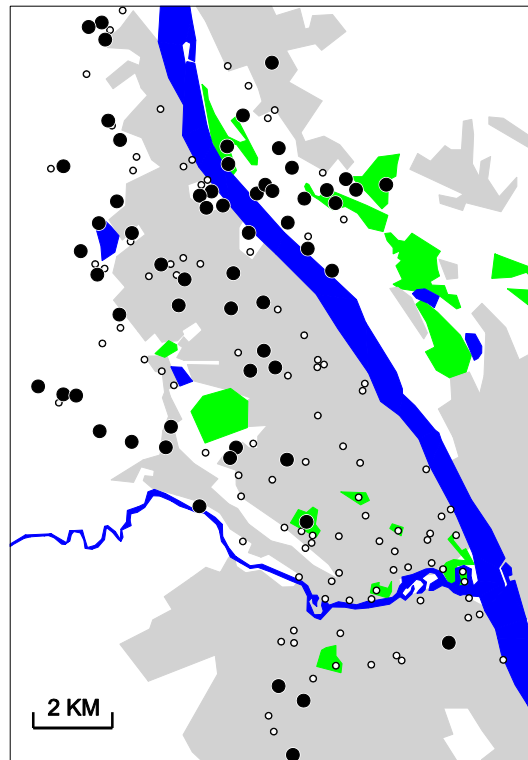


Рис. 105. Особенности распространения рыжей полевки на незастроенных территориях крупнейшего города.

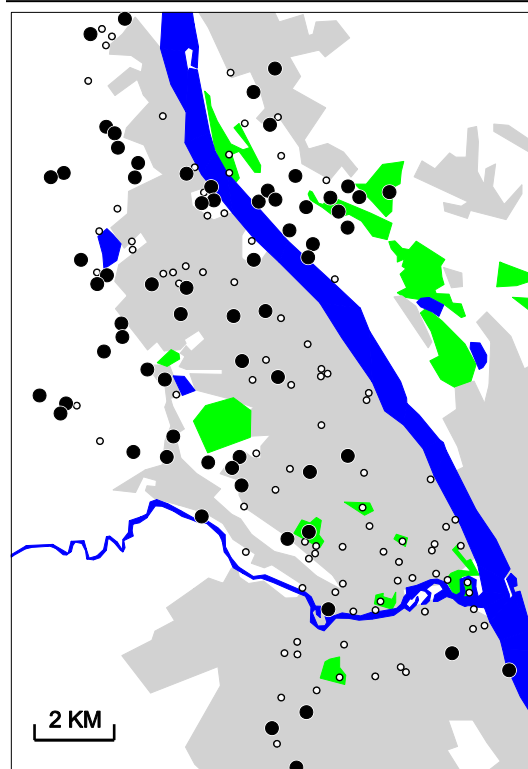


Рис. 106. Особенности распространения обыкновенной полевки на незастроенных территориях крупнейшего города.

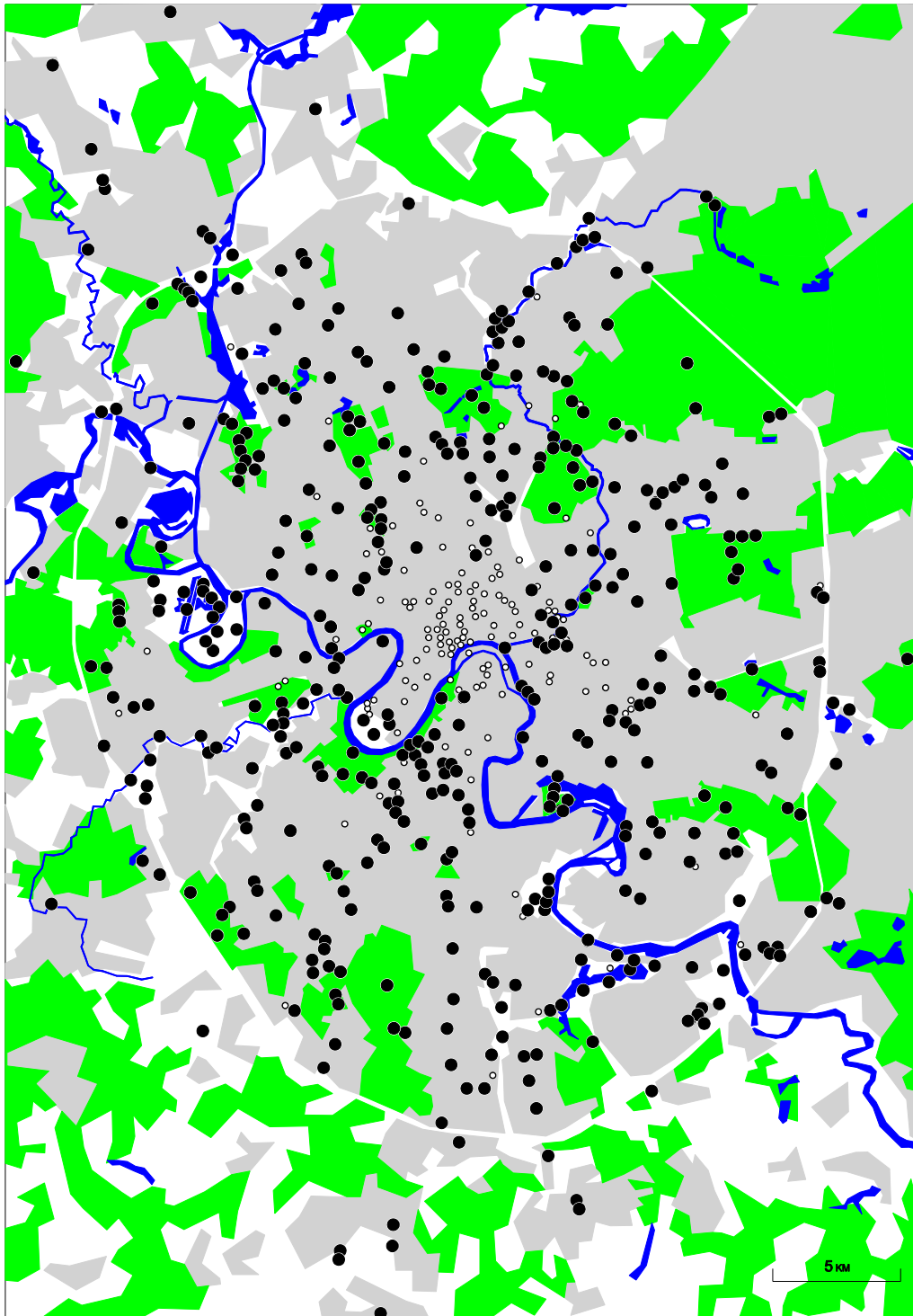


Рис. 107. Особенности распространения полевой мыши на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

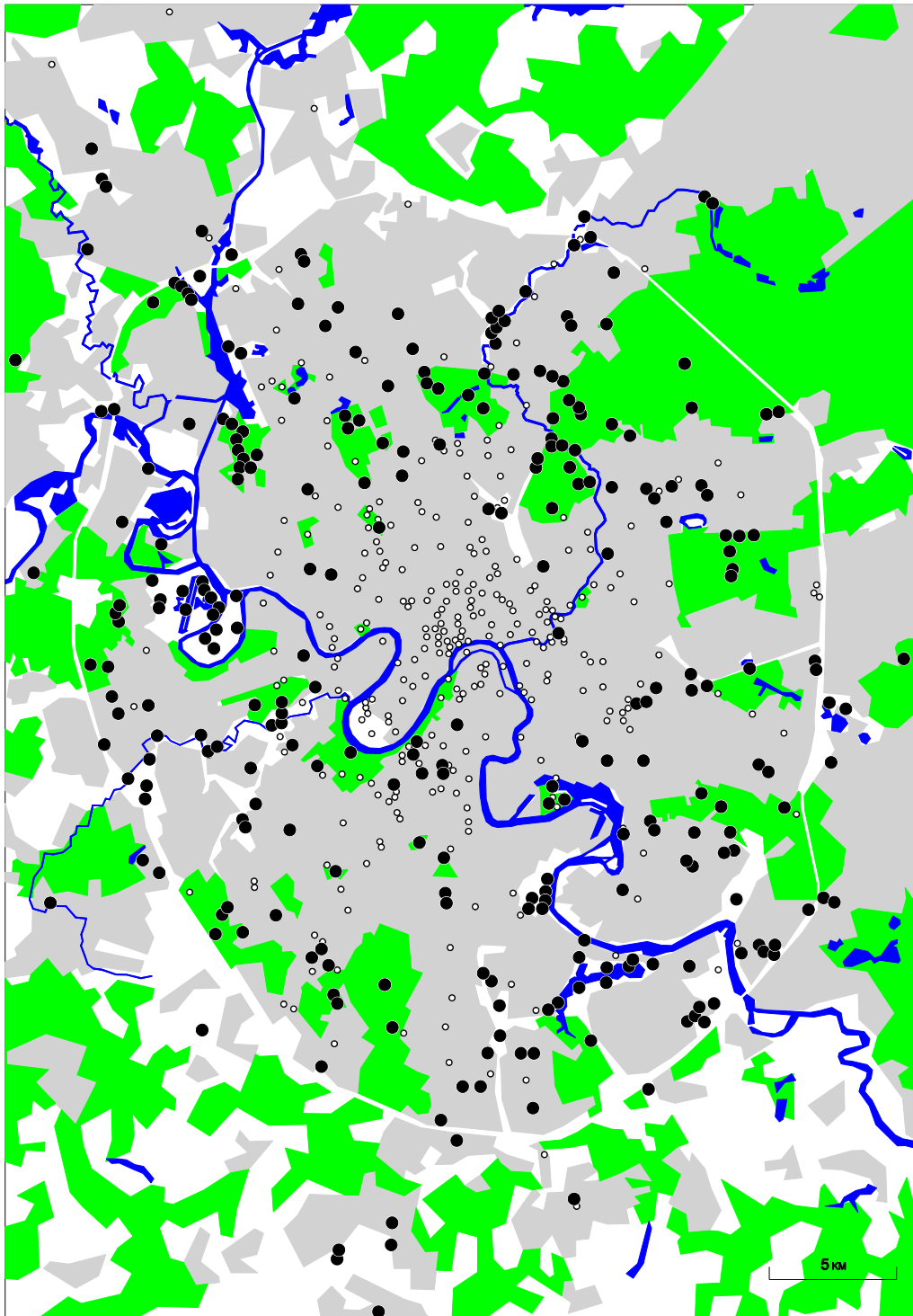


Рис. 108. Особенности распространения малой лесной мыши на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

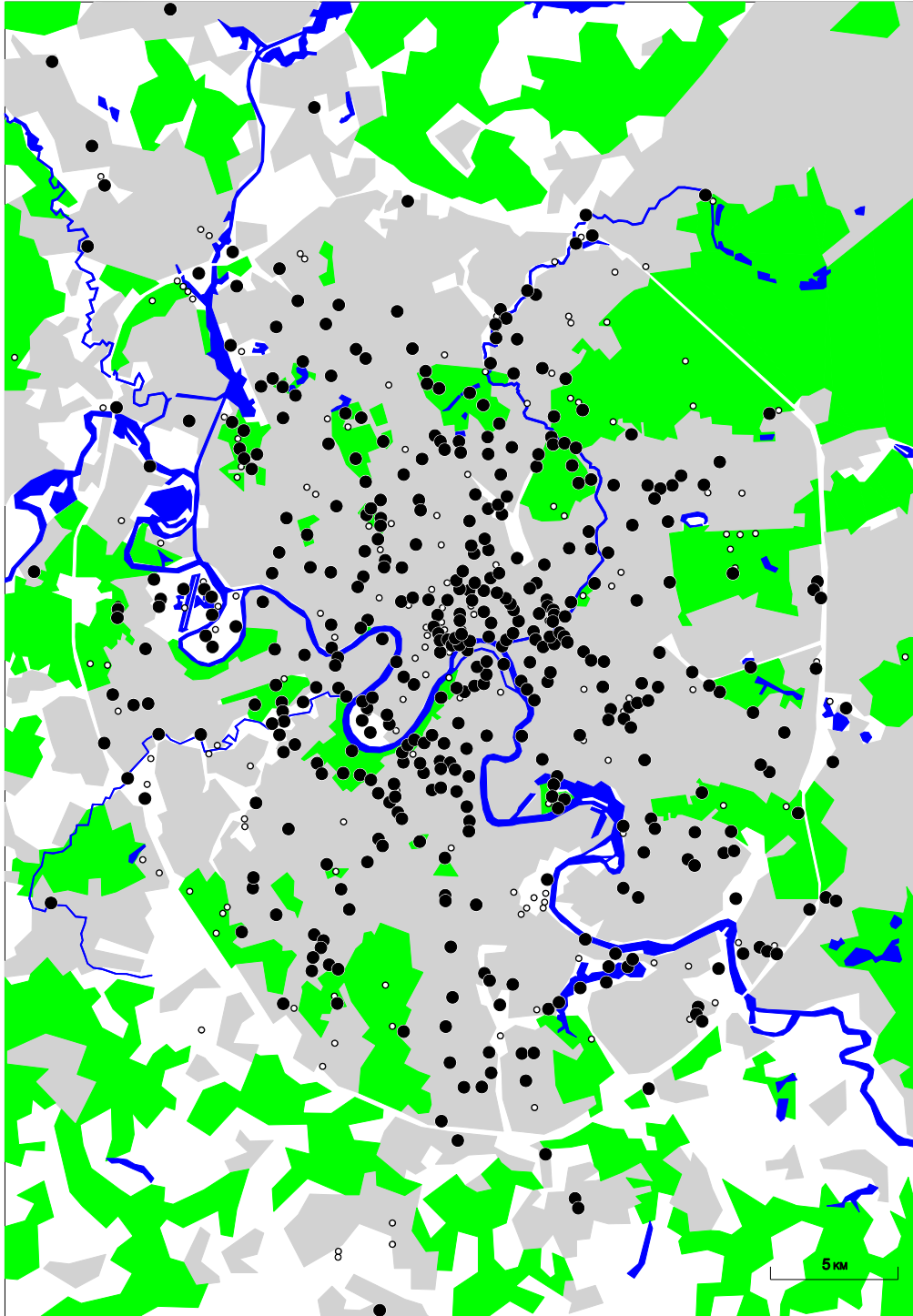


Рис. 109. Особенности распространения домовой мыши на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

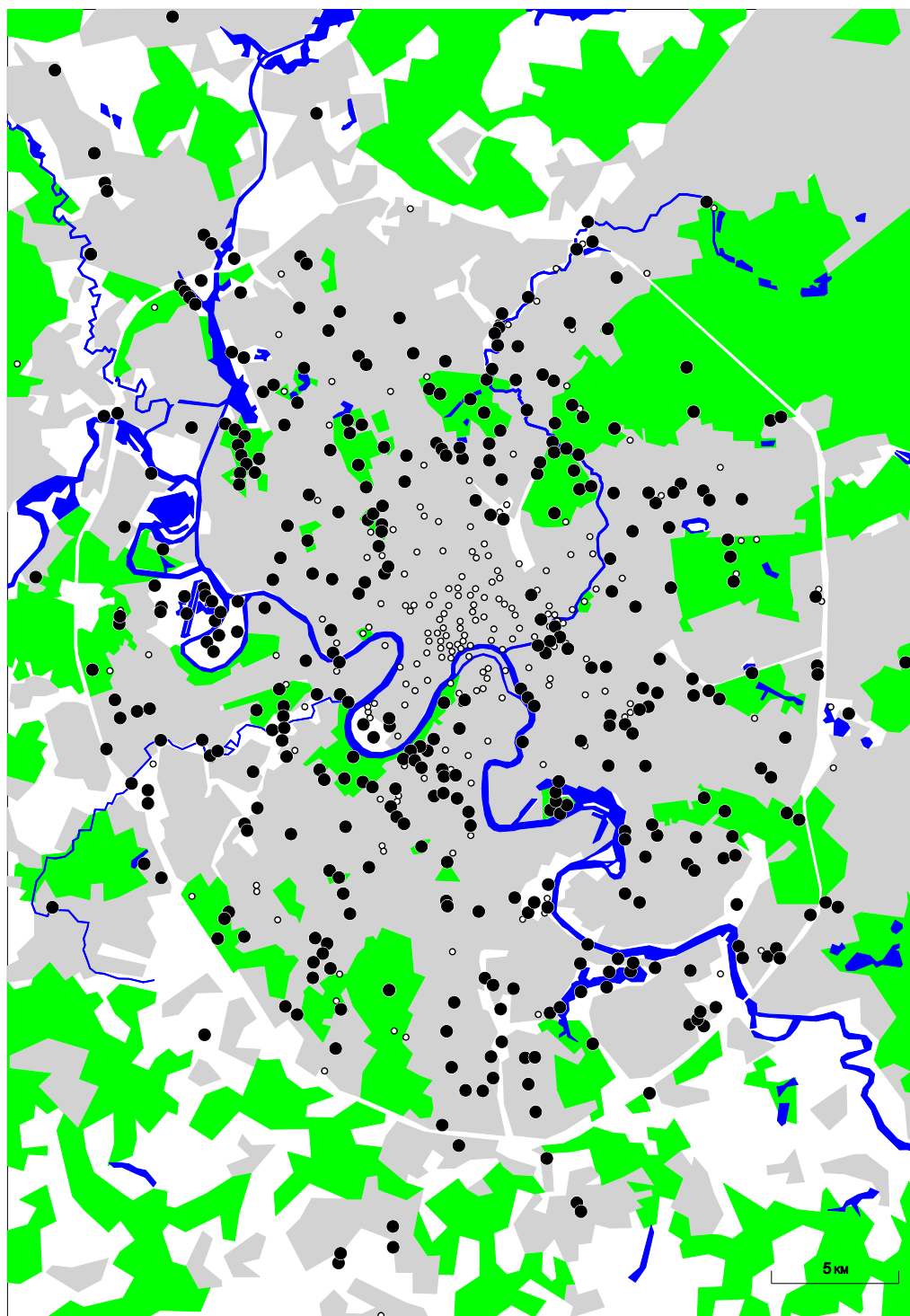


Рис. 110. Особенности распространения восточноевропейской полевки на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

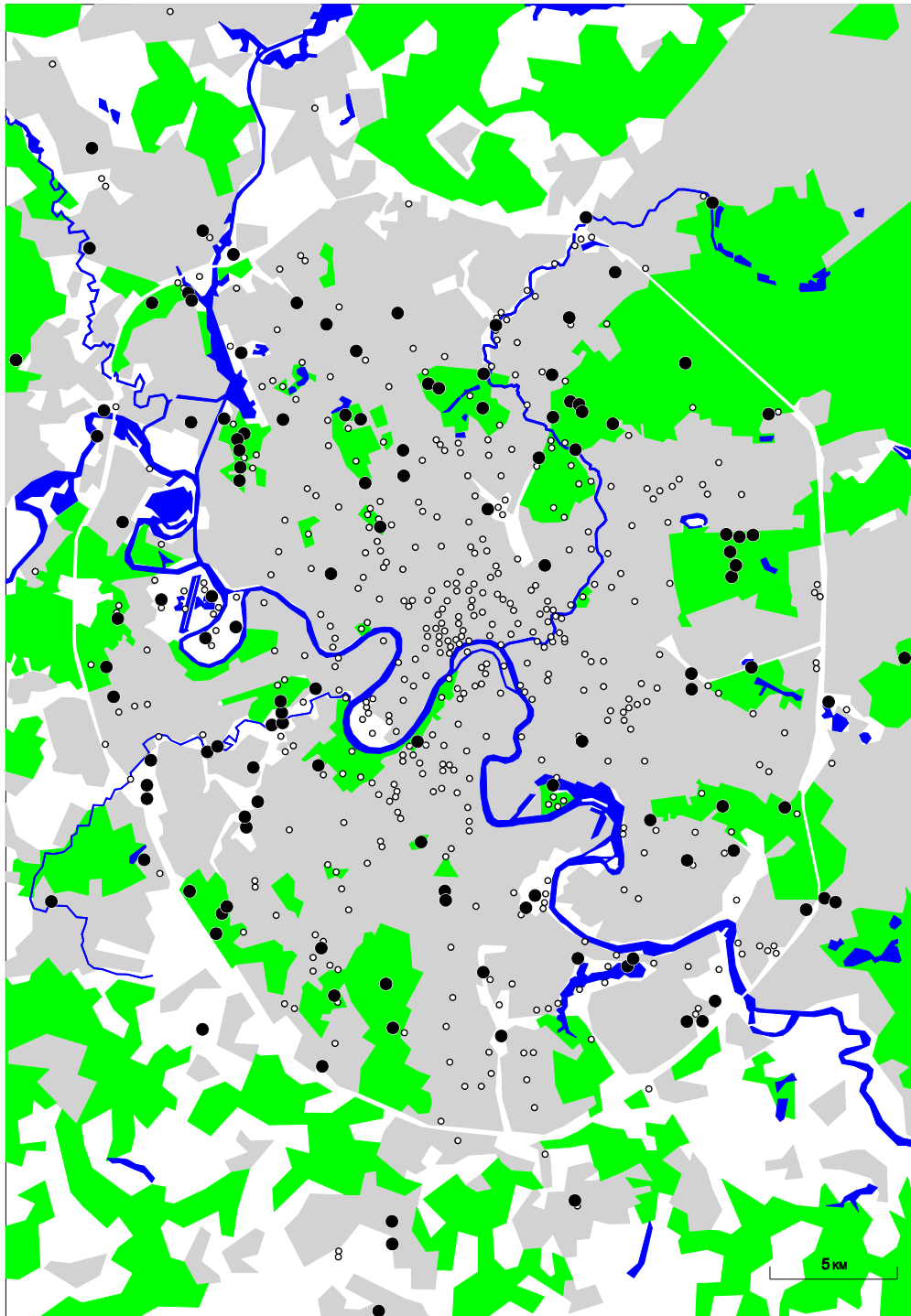


Рис. 111. Особенности распространения рыжей полевки на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.

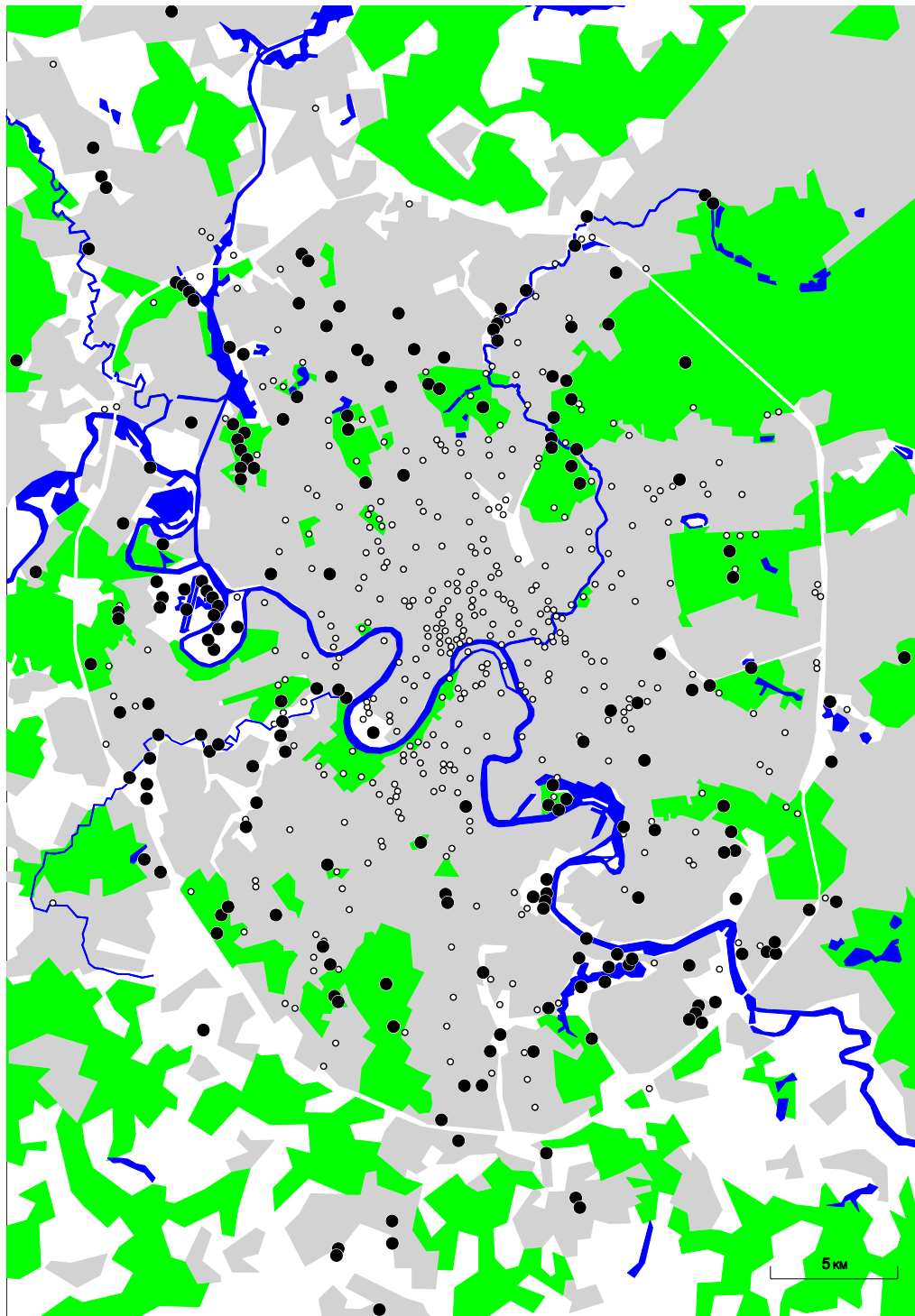


Рис. 112. Особенности распространения обыкновенной полевки на незастроенных территориях крупнейшей городской агломерации.