РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Уральское отделение

Институт экологии растений и животных

УДК 591.5-936.3(470.5)

ТОЛКАЧЕВ Олег Владимирович

ВОЗДЕЙСТВИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА НАСЕЛЕНИЕ БУРОЗУБОК ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

03.00.16 - экология

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

научный руководитель

канд. биол. наук,

доцент Н.Ф. Черноусова

Екатеринбург – 2007 г.

Содержание

Введение	3
Глава 1. Материал и методика	6
Глава 2. Геоботаническая характеристика обследованных локалитетов	12
Глава 3. Литературный обзор	
3.1. Проблема урбанизации	26
3.2. Экологическая роль бурозубок	29
3.3. Обзор теорий о поддержании и колебаниях численности	37
3.4. Особенности некоторых видов землероек	47
Глава 4. Результаты и их обсуждение	
4.1. Численность	55
4.2. Видовое разнообразие сообществ бурозубок	59
4.3. Демографические параметры популяций обыкновенной бурозубки	
4.3.1 Возрастной состав	70
4.3.2. Соотношение полов	79
4.4 Оценка состояния животных	
4.4.1. Упитанность	86
4.4.2. Цветовые аберрации окраски зубов бурозубок	90
Выводы	100
Список литературы	102

Введение

Актуальность темы. В настоящее время совершенно очевидно, что процесс урбанизации, - одна из существенных сторон антропогенного воздействия. Город является ведущей формой территориальной и социально-экономической организации современного общества. В пределах городов, занимающих около 1% суши, проживает почти ¾ населения мира (Природный комплекс большого города, 2000). Практически все региональные и глобальные проблемы охраны окружающей среды имеют общий источник – урбанизированные территории. Город не просто внедряется в биосферу как чужеродное тело, а происходит их взаимопроникновение. Природа оказывается довольно пластичной, происходит ее трансформация под воздействием урбанистического пресса. В зоне контакта города и малотрансформированных ландшафтов формируется своеобразный экотон (урбоэкотон) со свойствами нехарактерными как для естественных, так и для урбанизированных территорий. Мелкие млекопитающие, в частности грызуны и землеройки, являются важным компонентом любого биогеоценоза лесной зоны. Закономерности формирования сообществ мелких млекопитающих не находятся в простой зависимости от антропогенной нарушенности территорий. Обусловливающий их комплекс причин сложен и связан не только с антропогенной трансформированностью растительного сообщества, но и процессами внутри сообществ (Chernousova, Tolkach, 2002). Грызуны – обычный и наиболее изученный компонент сообщества мелких млекопитающих, обитающих в городской черте. Однако бурозубки не менее интересная, но гораздо менее исследованная в условиях урбанизации группа мелких млекопитающих. Благодаря особенностям биологии их численность может косвенно свидетельствовать о численности мелких беспозвоночных, населяющих данный биотоп.

Актуальность исследований, связанных с изучением различных аспектов человеческой деятельности, именно в нашем регионе имеет первостепенное значение, поскольку Урал сейчас занимает малопочетное первое место в России по уровню промышленных выбросов (Емлин, 1997). Екатеринбург – город с полутора миллионным населением - крупнейший промышленный центр Урала. Естественно, что город таких масштабов помимо того, что изымает из естественной природной среды большую площадь, оказывает сильный антропогенный пресс на всю окружающую биоту.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы изучить влияние урбанизации на сообщества бурозубок лесной зоны на примере крупного промышленного агломерата, каким является г.Екатеринбург на Среднем Урале.

В связи с этим были поставлены следующие задачи.

1. Изучить динамику сообществ бурозубок в парках и лесопарковой зоне г. Екатеринбурга и естественном лесном насаждении за пределами города.
2. Дать сравнительную оценку видового разнообразия сем. ***Soricidae*** лесопарков и парков, расположенных в различных частях города Екатеринбурга, и естественном лесном насаждении.
3. Проанализировать демографические параметры популяций наиболее многочисленного вида - *Sorex araneus* (Linnaeus, 1758) всех рассматриваемых сообществ.
4. Проанализировать сезонные изменения численности и демографических характеристик популяций обыкновенной бурозубки.
5. Оценить состояние сообществ бурозубок в урбанизированной среде.

Научная новизна. Изучение роли урбаноэкотонов в поддержании биоразнообразия важно с теоретической точки зрения. Полученные впервые данные разностороннего сравнительного изучения сообществ бурозубок урбанизированной среды позволяет лучше представлять процессы, протекающие в экотонах. Проведенная оценка разнообразия сообществ и

демографических параметров наиболее распространенного вида бурозубок дает возможность оценить механизмы адаптации землероек к урбанистическому стрессу.

Практическая ценность работы. Известно, что бурозубки принимают участие в поддержании некоторых природных эпизоотий, например, геморрагической лихорадки с почечным синдромом, вспышки которой в последнее время наблюдались в ряде районов страны, в том числе и на Урале (Информационный сборник статистических и аналитических материалов, 1997; Эпизоотологический мониторинг за природными очагами туляремии и ГЛПС на территории Свердловской области, 2004). Систематический мониторинг трансформированных и естественных экосистем позволяет представлять информацию для санитарно-эпидемиологического надзора за состоянием природно-очаговых инфекций в черте города.

Глава 1. Материал и методика

В соответствии с поставленными задачами проводили отловы землероек как на территории г. Екатеринбурга (в дендрарии Ботанического сада УрО РАН и Центральном парке культуры и отдыха (ЦПКиО)), так и на его периферии (в окраинных лесопарках: Калиновском, Шувакишском, Юго-западном, парке Лесоводов России) (рис. 1.). Участок естественного лесного насаждения в 50 километрах юго-восточнее города с относительно низкой рекреационной нарушенностью был выбран в качестве условного контроля. Исследования проводили с 2000 по 2006 год в середине лета – в период интенсивного размножения и высокой численности животных (конец июня – июль). В парке Лесоводов России животных отлавливали летом в 2002 г. и с 2004 по 2006 год. В Центральном парке культуры и отдыха отловы осуществляли в 2004-2006 г.г. С 2004 г. по 2006 г. год помимо летних проводили осенние отловы животных в тех же местообитаниях (конец августа – сентябрь). Для отлова использовали стандартный зоологический метод ловушко-линий. В каждом локалитете закладывали по три линии из 25 ловушек каждая, расставленных в пяти метрах друг от друга. Положение ловчих линий оставалось неизменным на протяжении всех лет исследования. Первые линии располагали в наиболее антропогенно измененных частях лесопарков. Остальные линии – в менее нарушенных местах.

Помимо обычных трапиковых давилок для отлова применяли ловушки особой конструкции, обладающие повышенной чувствительностью и по нашим наблюдениям хорошо отлавливающие землероек даже мелких размеров. Этот тип ловушек составлял две трети от общего числа давилок. В качестве приманки использовали ржаной хлеб, слегка обжаренный в нерафинированном подсолнечном масле. Продолжительность экспонирования ловушек была равной четырем суткам. Обход линий и смену приманки производили каждый день в первой половине дня.

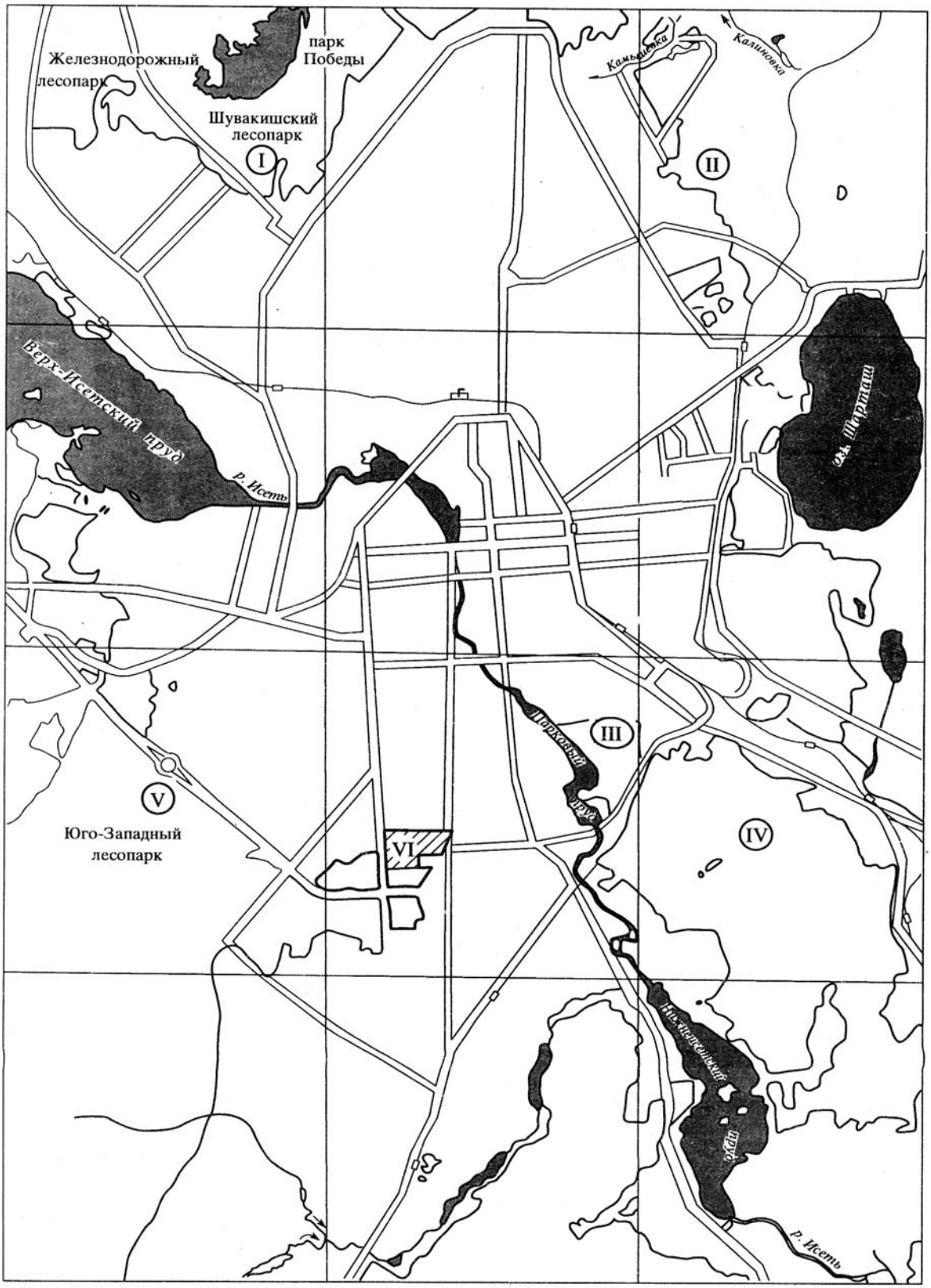


Рис. 1. Схема г. Екатеринбурга.

Условные обозначения: I – Шувакишский лесопарк, II – Калиновский лесопарк, III – ЦПКиО, IV – парк Лесоводов России, V – Юго-Западный лесопарк, VI – дендрарий.

Многие исследователи полагают, что наилучшим способом отлова землероек являются канавки или заборчики с цилиндрами или конусами. Например, по данным Э.В. Ивантера и А.М. Макарова доля землероек среди отловленных мелких млекопитающих при отлове канавками (заборчиками) обычно выше, чем при использовании давилок или живоловок (Ивантер, Макаров, 2001). Кроме того, давилки занижают обилие мелких видов бурозубок ("К вопросу о закономерностях…", 1972; Ивантер, Макаров, 2001). Однако недавние исследования выявили качественные различия бурозубок отлавливаемых разными способами ("Конуса и живоловки…", 2003; "Уральская хромосомная раса…", 2005). В Конуса (цилиндры) попадаются преимущественно мигрирующие бурозубки, которые не имеют индивидуальных участков. Тогда как давилки (живоловки) отлавливают особей-резидентов, постоянно обитающих на данной территории. Поскольку целью нашего исследования является выявление особенностей сообществ землероек, обитающих на территориях, подвергающихся антропогенному воздействию, для нас имеют особое значение данные о резидентных особях, так как именно резидентная часть сообществ бурозубок в определенной мере характеризует качество биотопа. Поэтому использование давилок в связи с целями нашего исследования представляется целесообразным.

Отловленных животных изучали в лабораторных условиях. Измеряли длину тела и хвоста с помощью штангенциркуля, взвешивали с использованием электронных весов Kern NM 200-1 (с точностью до одной десятой грамма), определяли вес печени и селезенки с помощью торсионных весов, отмечали развитость тимуса и генеративной системы, а так же присутствие эндопаразитов. При наличии эмбрионов определяли их количество, размер по условной шкале и вес. Диагностику видов землероек проводили по дентальным характеристикам верхней челюсти (Гуреев, 1971, 1979; Юдин, 1971) и по некоторым краниальным признакам – кондилобазальной длине черепа, соотношению размеров сочленованного и углового отростков нижней челюсти (Zaitsev, 1998).

В 2006 году мы провели дополнительное исследование. Для отлова животных мы применили конуса с заборчиками. В каждом местообитании одновременно с давилками заложили по одной пятидесятиметровой линии, включавшей пять конусов, которые устанавливали на значительном расстоянии от ловушко-линий.

В 2000-2006 годах в Екатеринбурге, его окрестностях и в контроле нами отработано 21900 ловушко-суток и 140 конусо-суток, отловлено 5704 мелких млекопитающих. Из них 1615 бурозубок трех видов: обыкновенная (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), средняя (*S. caecutiens* Laxmann, 1788), малая (*S. minutus* Linnaeus, 1766) и обыкновенная кутора (*Neomis fodiens* Pennant, 1771).

Изучение цветовых аберраций окраски зубов проводили, используя черепа сеголеток бурозубок, отловленных нами в период с 2000 г. по 2004 г. в Екатеринбурге, его окрестностях и в контроле. Общий объем изученного краниального материала составил 481 череп. Кроме того, была просмотрена часть коллекций музея лаборатории "Экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных" ИЭРиЖ УрО РАН из различных регионов: полуостров Ямал, Средний Урал, Оренбургская область (345 черепов).

При анализе материала рассчитывали коэффициенты видового разнообразия Симпсона, Шеннона и Животовского (1980) и для каждого сообщества и индексы выравненности Пиелу и Животовского.

Индекс разнообразия Симпсона получали по формуле:

$$D = 1 / \sum p_i^2, \quad (1)$$

а выравненность сообщества определяли как

$$E' = D/S, \text{ где } S \text{ – число видов.} \quad (2)$$

Индекс разнообразия Шеннона (H) рассчитывали по формуле:

$$H = -\sum p_i \ln p_i \quad (3)$$

Дисперсию индекса Шеннона (VarH) рассчитывали по формуле:

$$VarH = \sum p_i \ln(p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2/N + S-1/2N^2, \quad (4)$$

где m – число видов.

Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений использовали параметрический критерий Стьюдента:

$$t = (H_1 – H_2) / \sqrt{(VarH_1 - VarH_2)} \quad (5)$$

Число степеней свободы определяли следующим образом:

$$df = (VarH_1 - VarH_2)^2 / ((VarH_1)^2/N_1 + (VarH_2)^2/N_2), \quad (6)$$

где N_1 и N_2 – число видов в выборках 1 и 2.

На основе индекса разнообразия Шеннона вычисляли показатель выравненности Пиелу (*E)*:

$$E = H' / \ln S \quad (7)$$

По методике Животовского расчет индексов разнообразия (μ) и критериев значимости различий между сравниваемыми сообществами производили следующим образом:

$$\mu = (\sqrt{p_1}+\sqrt{p_2}+\ldots\sqrt{p_i})^2, \quad (8)$$

где p_i – отношение числа особей данного вида (n_i) к общему числу особей всех видов в выборке (N).

Выравненность долей видов (h’) подсчитывали по видоизмененной формуле Животовского:

$$h' = \mu/m, \quad (9)$$

где m – число видов.

Статистические ошибки введенных показателей (S_μ) и (S_h) вычисляли по формулам:

$$S_\mu = \sqrt{\mu(m-\mu)/N}, \quad (10)$$

где m – число видов;

$$S_{h'} = \sqrt{h'(1-h')/N} \quad (11)$$

Критерий значимости различий (U) рассчитывали по формулам:

$$U_\mu = |\mu_1-\mu_2| / \sqrt{S^2_{\mu1}+S^2_{\mu2}} \quad (12)$$

$$U_{h'} = |\mu_1-\mu_2| / \sqrt{S^2_{h'1}+S^2_{h'2}} \quad (13)$$

Для оценки бета разнообразия применяли коэффициент сходства сообществ по видовому составу, который вычисляли по формуле Чекановского-Съеренсена в форме b (Песенко, 1982):

$$I_{cs}=2\sum\min(p_{ij}, p_{ik}) \quad (14)$$

где p_{ij} - доля особей i-го вида на из выборки j, p_{ik} - доля особей i-го вида на из выборки k.

По индексам сходства были построены дендрограммы методом «ближайшего соседа» (одиночного присоединения).

Возрастную структуру популяций мы оценивали как отношение перезимовавших животных (с полностью стертыми зубами и отсутствующим тимусом) к сеголеткам разного возраста, которых объединили в одну группу.

Для обработки данных использовали программные пакеты Statistica 6.0 и Microsoft Office Excel.

Глава 2. Геоботаническая характеристика обследованных локалитетов

Метрические характеристики древостоев, в которых расположены линии отлова животных, даны с использованием методов инструментально-измерительной таксации Учет подроста и подлеска проводился методом глазомерной таксации. У подроста определялся видовой состав, высота, состояние по шкале А.В. Побединского (1966). Типы леса указаны по классификации Б.П. Колесникова. Травяно-кустарничковый покров описывался на маршрутах вдоль линий с указанием обилия по шкале Друде.

По лесорастительному районированию Б.П. Колесникова (1973) район исследований принадлежит к Зауральской предгорной провинции южно-таежного округа.

Дендрарий Ботанического сада УрО РАН

Первая линия. Линия расположена вдоль “дороги” шириной 7-10 м, разделяющей сосновый лес и полосу березового древостоя с примесью сосны. Рекреационная нагрузка практически отсутствует.

Состав: 10С, с др. стороны 10Б+С. Полнота - 0.4. Возраст древостоя 150 лет. *Тип леса* – сосняк высокотравно-травяной (С втр.). *Подрост* отсутствует. *Подлесок* местами средней густоты: обильна рябина, периодически встречаются боярышник, кизильник, бузина. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 90%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: крапива двудомная, таволга вязолистная, хвощ лесной, герань лесная, раковая шейка, сныть лесная, манжетка, одуванчик, лютик едкий, ежа сборная, лопух, медуница неясная, подорожник, земляника лесная, костяника, черника, незабудка, водосбор, вероника дубравная, гравилат речной, клевер, подмаренник, будра.

Вторая линия. Линия расположена в сосновом массиве. Проективное покрытие тропиночной сети 2 %. Рекреационная нагрузка практически отсутствует.

Состав: 10С ед. Б. Полнота - 0.4. Возраст древостоя 150 лет. *Тип леса* – сосняк высокотравно-травяной (С втр.). *Подрост* отсутствует. *Подлесок* местами средней густоты: обильно представлена рябина, периодически встречается черемуха, реже кизильник, ива, бузина. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 50-60%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: крапива двудомная, борец высокий, черника, сныть лесная, таволга вязолистная, вейник лесной, медуница неясная, папоротник кочедыжник женский, живучка ползучая, брусника, подмаренник северный, ожика волосистая, кипрей, лопух, земляника лесная, чина весенняя.

Третья линия. Линия проходит через редины, поляны, дорожки перемежающиеся с пологом. Рекреационная нагрузка выражена слабо.

Состав: 10С ед. Б, Ос. Полнота - 0.4. Возраст древостоя 150 лет. *Тип леса* – сосняк высокотравно-травяной (С втр.). *Подрост* редкий: сосна, ель. Тонкомер сосны. Присутствуют липа, ольха, яблоня. *Подлесок* густотой: рябина, черемуха, боярышник, шиповник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 99%. Представленность по степени убывания проективного покрытия следующая: крапива двудомная, злаки, таволга вязолистная, земляника лесная, горошек мышиный, вероника дубравная, одуванчик, гравилат речной, манжетка, лютик едкий, герань лесная, борщевик, звездчатка жестколистная, саранка лесная, купена лекарственная, борец высокий, подмаренник северный, медуница неясная.

Шувакишский лесопарк

Первая линия. Первая линия неоднородна по фитоценотическому составу: начало линии – березовые лесные культуры, затем лесная поляна. Конец линии - смешанный сосново-березовый низкополнотный молодняк. Степень рекреационной дегрессии – средняя. Участок замусорен, подвергается вытаптыванию при погоне и выпасе скота.

Состав: 10Б, смешение рядовое с акацией желтой, ед. осина. Полнота - 0.5. Возраст древостоя приблизительно 40-45 лет. *Тип леса* – сосняк разнотравный. *Подрост* отсутствует. *Подлесок* редкий. Состав подлеска: боярышник, рябина, ясень, черемуха, ива. *Травяно-кустарничковый покров* довольно бедный. Представленность по степени убывания его проективного покрытия следующая: злаки, крапива двудомная, земляника лесная, грушанка круглолистная, лопух, подорожник. На опушке поляны редкий подрост и тонкомер сосны, а так же сосновый 20 летний молодняк низкой полноты. Сама поляна задернена, травяно-кустарничковый покров значительно стравлен скотом, имеется березовый подрост 5-6 лет. Конец линии представлен сосново-березовым низкополнотным насаждением разных генераций. Первый ярус – 10Б, возраст 40 лет. Второй ярус – 10С, возраст 20 лет. В подлеске, кроме перечисленных, добавляются рябина и ракитник русский, в травяно-кустарничковом покрове появляются мышиный горошек, тысячелистник обыкновенный. Задерненность участка около 70 %.

Вторая линия. Расположена на очень пологом склоне южной экспозиции. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 10С+Б. Полнота - 0.5. Возраст древостоя 100-110 лет. *Тип леса* – сосняк разнотравный. *Подрост:* березовый тонкомер. *Подлесок* средней густоты, неравномерный, местами густой. Преобладают: рябина, малина. Присутствуют: черемуха, ива, шиповник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 30-40%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: крапива двудомная, земляника лесная, мать-и-мачеха, манжетка, сныть, черноголовка, чина весенняя, медуница, линнея северная, ожика волосистая, герань лесная, фиалка собачья, буквица лекарственная, грушанка однобокая.

Третья линия. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 10С+Б. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 100-110 лет. *Тип леса* сосняк разнотравный**.** *Подрост* практически отсутствует. *Подлесок* средней

густоты, неравномерный. Преобладают: рябина (ее больше, чем на линии 2), малина. Присутствуют: черемуха, ива. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 25%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: сныть, крапива двудомная, земляника лесная, мать-и-мачеха, манжетка, черноголовка, чина весенняя, медуница, линнея северная, ожика волосистая, герань лесная, фиалка собачья, буквица лекарственная, грушанка однобокая, саранка лесная. В конце линии преобладает хвощ лесной, что характеризует увеличение влажности почвы.

Калиновский лесопарк

Первая линия. Расположена на склоне юго-восточной экспозиции, уклон 1°. Степень рекреационной дегрессии – сильная. Тропиночная сеть занимает 25 % площади.

Состав: 7С+3Б. Полнота - 0.7. Возраст: С - 60 лет и С, Б – 40-45 лет. *Тип леса* – сосняк разнотравный**.** *Подрост* 10Б, березовый тонкомер средней густоты, очень редкий сосновый подрост. *Подлесок* редкий: рябина, ракитник русский, черемуха. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками травяно-кустарничковым покровом 75-80%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: земляника лесная, клевер, костяника, майник, купена лекарственная, черника, таволга, лапчатка прямостоячая, подорожник, чина весенняя, грушанка однобокая, подмаренник северный, герань лесная, брусника.

Вторая линия. Расположена на склоне юго-восточной экспозиции, уклон 2-3°. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 8С+2Б. Полнота - 0.7. Возраст древостоя 75-80 лет. *Тип леса* – сосняк орляковый. *Подрост* 10Б, березовый тонкомер средней густоты, очень редкий сосновый подрост. *Подлесок* практически отсутствует. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 30%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 90%. Представленность

по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: папоротник орляк, крапива двудомная, земляника лесная, клевер, костяника, майник, купена лекарственная, черника, фиалка собачья, буквица лекарственная, чина весенняя, грушанка круглолистная, мышиный горошек, подмаренник северный, лапчатка прямостоячая, саранка лесная.

Третья линия. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 8С+2Б+Ос. Полнота - 0.7. Возраст древостоя 115 лет. *Тип леса* – сосняк орляковый. *Подрост* березовый тонкомер редкий. *Подлесок* средней густоты. Преобладают: рябина, малина. Присутствует шиповник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 50%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: крапива двудомная, земляника лесная, медуница, живучка ползучая, костяника, купена лекарственная, грушанка однобокая, ожика волосистая. В конце линии преобладает хвощ лесной, что характеризует увеличение влажности почвы.

Юго-Западный лесопарк

Первая линия. Находится между автострадами. Проективное покрытие тропиночной сети 25%. Степень рекреационной дегрессии – сильная.

Состав: 10С+Б. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 47-50 лет. *Тип леса* сосняк разнотравный. *Подрост* сосновый, густой около дорог, жизнеспособный, вдоль дорог густо растущий тонкомер березы, возраст 15-20 лет. *Подлесок* редкий, местами средней густоты: ива, рябина, кизил, шиповник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 40%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 70%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: костяника, клевера, подорожник, подмаренник северный, грушанка однобокая, земляника лесная, крапива двудомная, одуванчик, лапчатка прямостоячая, брусника, полынь, мышиный

горошек. В конце линии в травяном покрове преобладает иван-чай, а в подросте появляется осина.

Вторая линия. Проективное покрытие тропиночной сети 10%. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 10С ед. Б. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 150-170, 40-50 лет. *Тип леса* – сосняк травяно-липняковый. *Подрост* редкий – береза. *Подлесок* густой, местами средней густоты: обильно рябина, шиповник, жимолость, ирга, малина, ракитник, калина. Около половины линии покрыто сплошными зарослями малины. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 30%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 80%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: костяника, купена, черника, грушанка однобокая, земляника лесная, фиалка собачья, буквица лекарственная, чина весенняя, герань лесная, медуница. В конце линии происходит изменение древостоя: полнота 0,7, возраст 150-170 лет.

Третья линия Проективное покрытие тропиночной сети 5%. Степень рекреационной дегрессии – слабая.

Состав: 10С ед. Б. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 80 лет. *Тип леса* сосняк травяной. *Подрост* редкий – береза, сосна. *Подлесок* густой, местами средней густоты. Представлен рябиной (обильно в первой половине линии), шиповником, малиной, ракитником, калиной, можжевельником, обнаружена одна яблоня. Около половины линии покрыто сплошными зарослями малины. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие злаками 25%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 70%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: линнея северная, земляника лесная, грушанка круглолистная, майник двулистный, черника, костяника, манжетка, герань лесная, медуница, купена лекарственная. В конце линии происходит изменение древостоя: полнота 0,7, возраст 150-170 лет.

Участок естественного лесного насаждения

Первая – вторая линии. Линии расположены вдоль ручья. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1%. Рекреационная дегрессия – отсутствует.

Состав: 9С1Б. Полнота - 0.5. Возраст древостоя 80 лет. *Тип леса* – сосняк-ельник высокотравно-травяной. *Подрост* средней густоты, местами густой. Жизнеспособный, местами угнетенный, состав подроста – 10С+Б, изредка встречается осина. *Подлесок* редкий, местами средней густоты: рябина, ива, ольха. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 80%, мхами 15%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: хвощ лесной, таволга вязолистная, папоротник орляк, щитовник, черника, костяника, вейник лесной, земляника лесная, брусника, грушанка однобокая, грушанка круглолистная, дудник лесной, тысячелистник обыкновенный, зимолюбка зонтичная, линнея северная, ожика волосистая, мышиный горошек, василистник, осот ед.

Третья линия. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1 %. Рекреационная дегрессия – отсутствует.

Состав: 10С. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 130 лет. *Тип леса* – ельник-сосняк зеленомошно-ягодниковый. *Подрост* средней густоты. В составе сосна (жизнеспособная), береза. *Подлесок* редкий: черемуха, ива, шиповник, ракитник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 95%, мхами 15%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: черника, костяника, вейник лесной, земляника лесная, брусника, грушанка однобокая, дудник лесной, зимолюбка зонтичная, линнея северная, мышиный горошек, медуница, чина, подмаренник северный, кровохлебка лекарственная, лапчатка прямостоячая, чина весенняя, кочедыжник, буквица лекарственная, майник двулистный, наперстянка, герань лесная, купена лекарственная, плаун. В конце линии

несколько меняется характеристика насаждения. В подлеске преобладает малина. Возраст древостоя 45-55 лет.

Четвертая линяя. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1%. Рекреационная дегрессия – отсутствует.

Состав: 10С ед. Б. Полнота - 0.5. Возраст древостоя 130 лет. *Тип леса* – сосняк ягодниковый. *Подрост* средней густоты (ближе к густому). В составе сосна (жизнеспособная) высотой до 1 м и до 1.5 м и береза. *Подлесок* редкий: черемуха, ракитник. *Травяно-кустарничковый покров*. Проективное покрытие травяно-кустарничковым покровом 40-50%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: черника, вейник лесной, брусника sp, грушанка однобокая, дудник лесной, зимолюбка зонтичная, лапчатка прямостоячая, буквица лекарственная, купена лекарственная, плаун, клевера, фиалка собачья, толокнянка, хвощ.

Центральный парк культуры и отдыха

Первая линия Расположена в нижней части склона юго-западной экспозиции, мезо- и микрорельеф волнистый. Проективное покрытие тропиночной сети 1-2 %. Проективное покрытие тропиночной сети 1-2 %. Степень рекреационной дегрессии – средняя.

Состав: 7С1Лп1Т+Яс. Полнота - 0.6. Возраст древостоя 110-115 лет. *Тип леса* сосняк ягодниковый. *Подрост* липа, сосна, ясень. *Подлесок* обильный малина и рябинник рябинолистный; единичный - акация, кизильник, клен ясенелистный, рябина обыкновенная.

Травяно-кустарничковый покров. Проективное покрытие злаками 40%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 70%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: злаки, сныть, клевер белый, клевер луговой, крапива двудомная, полынь горькая, будра плющевидная, земляника, костер безостый, лопух, одуванчик, осот, дрок красильный, манжетка, герань

лесная, колокольчик персиколистный, мать и мачеха, пустырник, тимофеевка, чистотел.

Вторая линия. Проективное покрытие тропиночной сети 1-2 %. Степень рекреационной дегрессии – средняя. Расположена в средней части склона западной экспозиции. Мезо- и микрорельеф волнистый.

Состав: 5С3Б2Д+Лп. Полнота – 0,5. Возраст древостоя 178 лет. *Тип леса* – сосняк ягодниковый. *Подрост* редкий – дуб. *Подлесок* средней густоты - малина, рябина обыкновенная. Подлесок редкий - кизильник, клен ясенелистный, крыжовник, липа мелколистная, черемуха, яблоня.

Травяно-кустарничковый покров. Проективное покрытие злаками 30%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 80%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: сныть, будра плющевидная, клевер белый, крапива двудомная, лопух, подорожник большой, подмаренник северный, гравилат лесной, дрок красильный, земляника, клевер луговой, манжетка, полынь горькая, герань лесная, ежа сборная, злаки, лапчатка прямостоячая, лютик едкий, мятлик луговой, звездчатка. Моховое покрытие 5%.

Третья линия Расположена в средней части склона западной экспозиции, с микрозападинами. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1%. Степень рекреационной дегрессии – слабая.

Состав: 8С1Б1Лп+Яб. Полнота - 0.56. Возраст древостоя 103 года. *Тип леса* сосняк ягодниковый. *Подрост* отсутствует. *Подлесок* густой – рябина обыкновенная; средний – малина и черемуха; единичный – ива козья, ирга круглолистная, калина трехлопастная, клен ясенелистный, липа мелколистная, шиповник, яблоня.

Травяно-кустарничковый покров. Проективное покрытие злаками 25%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 70%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: сныть лесная, хвощ лесной, крапива двудомная, будра плющевидная, герань лесная, гравилат лесной, ежа сборная, земляника,

лопух, грушанка круглолистная, злаки, кипрей узколистный, костяника, майник двулистный, манжетка, мать и мачеха, медуница, ожига волосистая, подмаренник северный, чина лесная, черника, щитовник мужской, мятлик луговой, саранка лесная.

Парк Лесоводов России

Первая линия. Расположена в нижней части склона. Мезо и микро рельеф выровнен. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1%. Степень рекреационной дегрессии – отсутствует.

Состав: 3С2Б2Яб1Чм1Ос1Т+Д. Полнота - 0.5. Возраст древостоя 25 лет (лесные культуры). *Тип леса* - сосняк разнотравный. *Подрост* редкий – дуб, орех маньчжурский. *Подлесок* густой, образует полог – яблоня; густой – боярышник; средний – черемуха, липа мелколистная, осина; редкий – дерен белый, ива козья, ирга круглолистная, кизильник, клен Гиннала, крыжовник, малина, пузыреплодник калинолистный, рябина обыкновенная, сирень обыкновенная; единичный – жимолость татарская.

Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: сныть лесная, будра плющевидная, гравилат лесной, земляника, клевер люпиновидный, манжетка, подорожник ланцетовидный, подорожник обыкновенный, грушанка круглолистная, ежа сборная, злаки, колокольчик крапиволистный, костяника, крапива двудомная, медуница, мышиный горошек, одуванчик, подмаренник северный, пустырник, чина луговая, щавель конский, борщевик Сосновского, герань лесная, дрок красильный, звездчатка, лютик едкий, моховое покрытие, мятлик луговой, осот, полынь горькая, фиалка красивая, черника.

Вторая линия. Расположена в верхней части склона западной экспозиции. Мезо и микро рельеф выровнен. Проективное покрытие тропиночной сети менее 1%. Степень рекреационной дегрессии – слабая

Состав: 10С+Д+Ос+Б ед. Е. Полнота – 0,3. Возраст древостоя 150 лет. *Тип леса* – сосняк разнотравный. *Подрост* редкий –дуб, сосна, ель. *Подлесок* густой – состоит из малины; реже встречается – жимолость татарская, ива

козья, калина трехлопастная, рябина обыкновенная, черемуха; единично – липа мелколистная.

Травяно-кустарничковый покров. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: злаки, папоротник орляк, гравилат лесной, дудник, крапива двудомная, сныть, кипрей узколистный, подорожник большой, будра плющевидная, костер безостый, борщевик Сосновского, ежа сборная, лопух, мышиный горошек, мятлик луговой, саранка лесная, фиалка красивая, черноголовка Рюйша, чина лесная, бескильница, герань лесная, звездчатка, пырей, щитовник мужской.

Третья линия. Расположена в верхней части склона западной экспозиции. Проективное покрытие тропиночной сети 0%. Степень рекреационной дегрессии – слабая.

Состав: 10С+Ря+Б+Чер+Ос. Полнота – 0,4. Возраст древостоя 150 лет. *Тип леса* сосняк разнотравный. *Подрост* редкий – дуб. *Подлесок:* очень густой – малина; редкий – бузина, ива козья, ирга круглолистная, калина трехлопастная, клен ясенелистный, осина, черемуха; единично – жимолость татарская.

Травяно-кустарничковый покров. Проективное покрытие злаками 4-5%, общее покрытие травяно-кустарничковым покровом 70%. Представленность по степени убывания проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова следующая: папоротник орляк, хвощ лесной, сныть лесная, крапива двудомная, будра плющевидная, вейник лесной, земляника, майник двулистный, манжетка, мышиный горошек, подмаренник северный, чина лесная, буквица лекарственная, борец высокий, гравилат лесной, дудник, злаки, кипрей узколистный, костяника, моховое покрытие, незабудка лесная, саранка лесная, фиалка собачья, герань лесная, звездчатка, купальница европейская.

Лесопарки г. Екатеринбурга – это лесные экотоны, испытывающие два основных фактора воздействия. Первый – аэротехногенное загрязнение, не имеющее ярко выраженных визуальных признаков в пределах участков

исследования. Второй – рекреационное воздействие, следствием которого является нарушение лесной подстилки, почвенного и живого напочвенного покрова, проникновение под лесной полог синантропных видов растений. Разрушается подстилка и уплотняется почва. Образуется тропиночная сеть, составляющая на разных участках от 5 до 25% площади. В лесопарках, под пологом леса, идет процесс задернения почвы, составляющий местами 30-70 % площади. В естественном лесном насаждении образование дернины не наблюдается. Эти и другие факторы значительно ухудшают лесовозобновительные процессы, идущие в лесопарках и парках г. Екатеринбурга, где сосновый подрост, как правило, нежизнеспособный, отсутствует или заменяется березовым. На контрольном участке сосновый подрост густой или средней густоты, жизнеспособный, с небольшой примесью березы. В Дендрарии – участке леса внутри города, окруженном забором и практически лишенном рекреации – подрост сосново-еловый, редкий, жизнеспособный. За счет интродукции ряда видов кустарников, подлесок в окраинных лесопарках города оказался разнообразнее по видовому составу, но более редким, чем в естественном лесном насаждении. Травяно-кустарничковый покров, напротив, был самым богатым в контроле (~45 видов), и бедным в лесопарках (22-30 видов). Дендрарий, и по подлеску, и по травяно-кустарничковому ярусу (37 видов) занимает промежуточное положение.

Эдификатором в лесопарках, в основном, являются сосновые древостои. Производительность почв соответствует I-II бонитету насаждений. В Шувакишском и Калиновском лесопарках, парке Лесоводов России и в Дендрарии линии отлова расположены в насаждениях с одним типом лесорастительных условий: на пологих склонах с суглинистыми дерново-подзолистыми почвами на суглинистом элювии-делювии горных пород. По режиму увлажнения почвы относятся к свежим, периодически влажным. Это разнотравная группа типов леса. Тип леса во всех насаждениях, кроме Калиновского лесопарка – сосняк разнотравный ($С_{ртр}$). В Калиновском

лесопарке линии отлова находятся в сосняке орляковом (С орл) Самые низкополнотные насаждения в этой группе участков в парке Лесоводов России. Полнота здесь составляет 0,3-0,4. На втором месте по этому показателю стоит Дендрарий - 0,4, затем Шувакишский лесопарк – полнота 0,5-0,6 и наибольшая - 0,6-0,7 в лесном насаждении Калиновского лесопарка. В последнем находится и наиболее молодой в данной группе древостой 80-110 лет, несколько старше его 100-110 лет сосняк в Дендрарии и самые старые древостои 150 лет в Шувакишском лесопарке и парке Лесоводов России. Возобновление лесных насаждений в Дендрарии отсутствует, в парке Лесоводов России крайне малочисленно, а в Калиновском и Шувакишском лесопарках представлено только березовым подростом. Подлесок в С ртр представлен малиной, жимолостью татарской, калиной трехлопастной, рябиной обыкновенной, черемухой, ивой козьей, бузиной, иргой круглолистной, кизильником, шиповником, боярышником. В отличие от характерных видов для данного типа леса («Лесорастительные условия…») мы фиксируем появление жимолости татарской, калины трехлопастной, черемухи, ивы козьей, бузины, ирги круглолистной, кизильника, боярышника. В количественном отношении наиболее густой подлесок наблюдается в парке Лесоводов России, средней густоты в Дендрарии и Шувакишском лесопарке, в Калиновском лесопарке подлесок либо отсутствует, либо густота его средняя. Степень регрессионной дегрессии на всех участках, кроме Дендрария, была средняя или слабая. В дендрарии она была слабая, или отсутствовала.

Вторая группа участков отлова (Юго-Западный лесопарк, контроль) приурочена к пологим склонам с щебнистыми горно-лесными дерново-подзолистыми суглинистыми почвами и к надпойменным террасам (ЦПКиО). По режиму увлажнения эти почвы относятся к устойчиво свежим. Это ягодниковая группа типов леса. Типы леса в характеризуемых насаждениях следующие: сосняк ягодниковый, ельник-сосняк зеленомошниково-ягодниковый. По полноте древостоев участки практически индентичны

(полнота 0,6). В возрастном плане в Юго-западном лесопарке наблюдается чередование перестойных насаждений (150-170 лет) с более молодыми (80 лет), аналогичная картина в контроле -132 и 53 года соответственно. Возраст древостоя в ЦПКиО состовляет 103-178 лет. Возобновительная способность данной группы типов леса должна быть очень хорошая, но в условиях лесопарков подрост очень редкий, часто не жизнеспособный или полностью отсутствует. В контроле же наблюдается густой, иногда средней густоты жизнеспособный подрост.

В данной группе местообитаний бросается в глаза различие по густоте подлеска – он очень густой в лесопарках и редкий на контроле. Подлесочные виды лесопарков: малина, жимолость татарская, калина трехлопастная, рябина обыкновенная, ракитник русский, черемуха, ива козья, ирга круглолистная, кизильник, шиповником, можжевельник, яблоня, крыжовник. В контроле подлесок на много беднее. В нем присутствуют: черемуха, ива козья, шиповник, ракитник русский, рябина. Степень регрессионной дегрессии на всех участках, кроме контроля, была средняя или слабая. В контроле она была слабая, или отсутствовала.

Таким образом, отличительной особенностью лесных экотонов является снижение возобновительной способности насаждений, увеличение густоты подлеска и обогащение его видового состава.

Глава 3. Литературный обзор

3.1. Проблема урбанизации

Человек принадлежит к общественным видам, поэтому существование и рост поселений неизбежны. Город является ведущей формой территориальной и социально-экономической организации современного общества. В пределах городов, занимающих около 1% суши, проживает по разным оценкам от половины (Кавтарадзе, 2000) до трех четвертей (Природный комплекс большого города, 2000) населения мира, поэтому здесь концентрируется и используется огромное количество вещества и энергии. Город – наиболее комфортная экологическая ниша для человека, снабжающая одновременно большое число людей ресурсами жизнеобеспечения, выдерживающая сверхвысокую плотность популяции с помощью современных технологий и средств. Кроме очевидных плюсов совместного проживания многих людей есть и негативные последствия. Города полностью преобразуют ландшафты, на которых зарождаются. Помимо непосредственного изъятия земель под застройку происходит постепенное поднятие городских территорий над уровнем моря, как и уровня грунтовых вод. Изменяется геохимический состав почвы, и образуются так называемые «техноземы» (Емлин, 1997). Урбанизация, являясь мощнейшим экологическим фактором, существенно преобразует атмосферный воздух, земельные, водные и растительные ресурсы, животный мир, создает новую – социально-экономическую – среду обитания для человека (Скупинова, Кац, 2000). Крупные города формируют собственный микроклимат, заметно отличающийся от характерного для данной местности. При этом значительная часть видов и даже таксонов более высокого ранга исключаются из городских экосистем, которые одновременно обогащаются интродуцентами. Учитывая все вышесказанное, с экологической точки зрения городские системы следует считать весьма далекими от естественных ландшафтов.

Хотя природа пытается приспособиться к новым урбанистическим условиям, между темпами, содержанием и направлением естественной и техногенной эволюции наблюдается несоответствие, которое составляет глубинную и трагическую сущность современной индустриальной цивилизации (Емлин, 1997).

Трансформация естественной природной среды в урбанизированных районах достигла таких масштабов и глубины, что стала неблагоприятной для самого человека. Города стали глобальными факторами риска и основной средой жизни людей. Практически все региональные и глобальные проблемы охраны окружающей среды имеют общий источник – урбанизированные территории, собственно города (Кавтарадзе, 2000).

Учитывая продолжающуюся вот уже сотни лет урбанизацию, очень важным представляется изучение города, как глобального фактора, влияющего на окружающую среду. Задача усложняется тем, что город не просто внедряется в биосферу как чужеродное тело, а происходит их взаимопроникновение. Природа оказывается довольно пластичной, происходит ее трансформация под воздействием человека. Необходимо выяснить пределы этой пластичности и достаточно точно прогнозировать результаты изменений.

На первый взгляд отношения между естественными и урбанизированными территориями могут показаться антагонистическими. В этом свете можно несколько по-иному трактовать популярный термин «окружающая природная среда». В применении к человеческим поселениям природная среда действительно представляется «окружающей». Однако работы, успевшие стать классическими (например, Клаустнитцер, 1990) свидетельствуют о формировании в городах своеобразных экосистем, пусть и ущербных по некоторым параметрам, таким как разнообразие или биомасса. Однако, наиболее интересные и важные процессы, происходящие под влиянием урбанизации, наблюдаются на периферии городских агломераций, которые вклиниваются в естественные экосистемы. В полосе контакта между

природными и урбанизированными ландшафтами возникает чрезвычайно специфическая гетерогенная среда – урбаноэкотон (Неронов, 2001). При этом свойства урбаноэкотонов как экосистем не сводятся к простому градиенту между урбанизированными и естественными. Они обладают чертами нехарактерными ни для тех, ни для других экосистем.

Изучение роли урбаноэкотонов в поддержании биоразнообразия важно с теоретической точки зрения. Кроме того, знание того, что происходит в непосредственной близости от человеческих поселений, несомненно, представляет и практический интерес. Систематический мониторинг буферных зон между трансформированными и естественными экосистемами отвечает обеим задачам.

Актуальность исследований, связанных с изучением различных аспектов человеческой деятельности, именно в нашем регионе имеет первостепенное значение, поскольку Урал сейчас занимает малопочетное первое место в России по уровню промышленных выбросов (Емлин, 1997). Екатеринбург является крупнейшим промышленным центром Урала с полуторамиллионным населением, поэтому природа города и окружающей его местности подвержена мощному антропогенному прессу. Изучение влияния урбанизации на природные сообщества в Уральском регионе осложняется наличием меридианально протяженных гор, которые с одной стороны являются барьером для расселения животных в западно-восточном направлении (и наоборот), а с другой выполняют коммуникативную функцию в направлении север-юг (Большаков, Бердюгин, 1997).

3.2. Экологическая роль бурозубок

В последние десятилетия активно ведутся исследования в области экологического мониторинга на различных группах организмов. Как известно, мелкие млекопитающие, благодаря их быстрой реакции на изменения среды, являются одними из лучших индикаторов состояния экосистем. Грызуны – обычный и наиболее изученный компонент сообщества мелких млекопитающих, обитающих в городской черте. Однако бурозубки не менее интересная, но гораздо менее исследованная в условиях урбанизации группа мелких млекопитающих. В отличие от грызунов, бурозубки занимают более высокий трофический уровень, являясь консументами второго порядка. Поэтому состояние популяций и сообществ бурозубок представляется интегральным показателем, поскольку положение консументов высокого порядка напрямую зависит от благополучия нижележащих трофических уровней.

Существует немного систематических групп наземных позвоночных животных, которые были бы в той же степени удобны для изучения принципов организации сообществ животных как землеройки. (Шварц и др., 1992). Они, несомненно, играют важную роль в экосистемах, являясь неотъемлемой частью трофических сетей любого биоценоза.

Сообщества бурозубок обычно включают 3-5 морфологически и экологически близких видов. При этом на большей части подзоны средней тайги Евразии доминирует обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). В этом случае следующими по обилию как правило бывают малая (*S. minutus*) и средняя (*S. caecutiens*), причем из последних двух видов преобладать может любой в зависимости от региона и конкретного биотопа (Юдин, 1962; Воронов и др., 1972; Лукьянова, 1972; Перминов, 1972; "К вопросу о закономерностях…", 1972; Стадухин, 1972; Куликова, Шарова, 1981; Шарова, 1981; Шарова, 1985; Загороднюк, 1996; Pachinger Karol, Haferkorn Jorg, 1998; Ивантер, Макаров, 2001; Телегин, 2002; Мишта, 2003; Шедогоева,

2003; "Мелкие млекопитающие северной периферии…", 2004; наши исследования).

Население бурозубок имеет особую систему регуляции доминирования. При выпадении наиболее многочисленного элемента из числа обитающих совместно видов землероек его биоценотическая роль может компенсироваться за счет других видов. Короткое время компенсация будет осуществляться за счет повышения плотности других «видов–дублеров», а в течение длительного времени – за счет сдвига размеров челюстей (смещение признаков) и изменения размерного спектра питания при неизменных параметрах кормовой базы (Шварц и др., 1992).

Принципы организации населения землероек, по-видимому, в значительной степени отличны оттого, что наблюдается у мышевидных грызунов. Хотя практически все виды семейства землеройковых отличаются единством морфоэкологического облика, что в теории должно затруднять сосуществование видов, именно население землероек среди всех биологических типов мелких млекопитающих отличается наибольшим видовым богатством. Если количество сосуществующих видов мышей и полевок в лесах умеренного пояса Евразии не превышает четырех-пяти видов, то для землероек известны случаи сосуществования 9-11 видов (Шварц и др., 1992). По мнению Э.В. Ивантера и А.М. Макарова (2001), устойчивость смешанного населения землероек, и в частности бурозубок, обеспечивается сложными территориальными отношениями между видами, меняющимися в зависимости как от внешних факторов, так и от плотности популяций (Ивантер, Макаров, 2001).

Е.А. Шварц с соавторами (1992) предположил, что симпатрическое сосуществование большого числа землероек оказывается возможным не только за счет биотопической дифференциации видов, но и за счет расхождения синтопических видов по размерам предпочитаемых кормовых объектов. Последнее практически не наблюдается у мышевидных грызунов.

Говоря об экологической роли землероек нельзя не упомянуть о значении этой группы в поддержании природно-очаговых инфекций. Известно, что представители семейства *Soricidae* являются носителями таких опасных заболеваний как клещевой энцефалит, геморрагическая лихорадка с почечным синдромом, туляремия, чума (Дунаева и др., 1949; "К экологии насекомоядных Крыма…", 1992; Демяшев, Гражданов, 1992; "Фауна мелких млекопитающих…", 2000; "Эпизоотическое значение землероек…", 2001), являются хозяевами разнообразных гельминтов (Юдин, 1962; Корниенко, 2001; Аниканова и др., 2004; Костюнин, 2005) и прокормителями эктопаразитов (Юдин и др., 1976; Lundqvist et al., 1990; Хиттерман, 1999; Назарова, 2001; Кириллова, 2003 а, б; Murrell Brian P., 2003; Юшков, 2003). Известно так же, что бурозубки, как и грызуны, участвуют в распространении микромицетов, в том числе и патогенных (Щипанов и др., 2003).

Виды бурозубок мало различаются по предпочитаемым биотопам, и как правило, в большинстве обследуемых местообитаний встречаются все виды. Конечно, из-за гораздо большей подвижности землероек приуроченность их к определенным наборам биотопов менее заметна, чем у мышевидных грызунов. Тем не менее, вопрос о закономерностях пространственной, и в частности биотопической, структуры популяций различных видов землероек представляет значительный интерес в связи с их экологической близостью и симпатричностью обитания, что приводит к возникновению конкурентных отношений (Юдин,1962; Докучаев, 1990). Раскрытие механизмов ослабления конкуренции за ресурсы, используемые совместно экологически близкими видами благодаря сопряженной эволюции, что подтверждается и морфологическим единообразием всей группы (Гуреев, 1971), возможно в результате детального изучения кормовых и биотопических предпочтений. Особенности биотопического распределения некоторых видов землероек будут нами рассмотрены далее. Однако прежде стоит отметить, что даже в пределах одного биотопа происходит частичное

пространственное разобщение видов землероек. Считается, например, что крупные формы бурозубок кормятся преимущественно на поверхности почвы, тогда как мелкие "ярусом выше" – на растительном опаде и в его толще (Юдин, 1962; .Dickman, 1988; Ивантер, Макаров, 2001). Известны и другие примеры сосуществования близких видов за счет различного характера освоения пространства. Например, жирнохвостые тушканчики, тушканчики Козлова и хомячки Роборовского, обитающие в Монголии в одних и тех же биотопах и очень с близкие по спектрам питания, расходятся по способам эксплуатации пространства на основании различных стратегий сбора корма и отчасти избегания хищников (Роговин, 1988).

Одно из главных свойств любого местообитания для населения землероек – наличие убежищ. Именно их наличие или отсутствие в значительной мере определяет сезонные перемещения зверьков (Юдин, 1962). Однако, большая часть биотопических предпочтений различных видов землероек сводится к свойствам кормовой базы местообитаний (Юдин, 1962; Шварц, 1992). Биотопическое распределение зверьков зависит от многих факторов и одним из важнейших служит наличие и доступность пищи (Ивантер, Макаров, 2001). Ведущую роль в питании землероек занимают беспозвоночные. При поисках пищи, по мнению разных исследователей, у бурозубок преобладает либо осязание (Тупикова, 1949; Юдин, 1962), либо обоняние (Межжерин, 1958). Основную часть рациона наземных представителей *Soricidae* составляют беспозвоночные, которые обитают в верхнем горизонте почвы или на ее поверхности, что подтверждается всеми работами, посвященными питанию землероек. Известно, что землеройки, благодаря высокому уровню метаболизма, потребляют корма 100-200% от собственной массы, поэтому их роль в регулировании численности беспозвоночных весьма велика. Например, они уничтожают до 56% всех беспозвоночных-фитофагов, обитающих в лесной подстилке (Булахов, 1992). Как правило, в желудках землероек обнаруживается большинство групп беспозвоночных, обитающих в почве или на ее поверхности, за исключением

тех, которые ядовиты и крупных жуков. Интересно отметить, что последних землеройки не поедают исключительно «по техническим причинам». Анатомия ротового аппарата не позволяет им достаточно широко раздвинуть челюсти, что бы захватить крупную добычу с твердыми покровами, однако в экспериментах землеройки предпринимают безуспешные попытки поедать крупных насекомых с твердыми покровами (Тупикова, 1949). Поэтому неудивительно, что строение ротового аппарата считается одним из факторов расхождения экологических ниш совместно обитающих бурозубок (Онищенко, Ильяшенко, 1997а). Результаты многих исследователей свидетельствуют о преимущественном потреблении землеройками жуков. Например, по обыкновенной и малой бурозубкам такие данные получены В.А. Межжериным в Украине (Межжерин, 1958), по обыкновенной, малой, средней бурозубкам в Западной Сибири Б.С. Юдиным (Юдин, 1962), по бурозубке Радде на Кавказе В.Е. Соколовым и А.К. Темботовым (Соколов, Темботов, 1989). Э.В. Ивантер и А.М. Макаров так же констатируют преобладание жесткокрылых в рационе четырех видов бурозубок, обитающих в Карелии, причем поедаются они в основном на стадии имаго (Ивантер, Макаров, 2001). Однако, состав рациона землероек подвержен значительным географическим вариациям. В Печоро-Илычском заповеднике (Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004) по многолетним данным встречаемость жуков в питании *S. araneus* данным составляет 3,7%, *S. caecutiens* – 11,9%, *S. isodon* – 3,4%. В питании тундряной бурозубки в Печоро-Илычском заповеднике вообще не было обнаружено жесткокрылых, которые могут доминировать в ее питании в других регионах. Кроме того, состав рациона может значительно колебаться по годам (Ивантер, Макаров, 2001). Некоторые исследователи полагают, что значение жесткокрылых в питании бурозубок может быть завышено как из-за методической трудности определения принадлежности пищевых остатков, так и в связи с тем, что жесткие надкрылья жуков лучше сохраняются в желудках (Юдин, 1962; Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004).

В рационе землероек так же присутствуют паукообразные, многоножки, моллюски, черви, земноводные, млекопитающие, растительные корма (Тупикова, 1949; Фолитарек, 1949; Докучаев,1990; Ивантер, Макаров, 2001; Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004). Растительную пищу отмечают в желудках бурозубок постоянно, но ее роль особенно возрастает в зимний период (Докучаев,1990; Ивантер, Макаров, 2001). Отмечено, что летом растительная часть рациона представлена в основном вегетативными частями, а в осеннее-зимний период – семенами (Ивантер, Макаров, 2001). Считается, что остатки млекопитающих в желудках землероек являются результатом поедания трупов и детенышей мышевидных грызунов. Однако наблюдения в неволе демонстрируют способность бурозубок справляться со взрослыми полевками, значительно превосходящими их по размеру (Юдин, 1962). Большинство исследователей отмечают трудность выявления кормовых предпочтений отдельных видов.

Считается, что одним из основных факторов при выборе жертвы землеройкой является размерный класс добычи (Тупикова, 1949; Юдин, 1962; Шварц и др., 1992; Churchfield, 1999). Чем больше размер жертвы, тем больше времени уходит на борьбу с ней (Dickman, 1988). В наилучшем положении оказывается вид, приспособленный к питанию беспозвоночными средних размеров. Такой вид находится в оптимуме с точки зрения соотношения энергетических затрат на поиск и захват добычи и выигрыша от ее поедания. Опыты английских этологов показали, что потенциально землеройки способны оценивать кормовую базу. Это позволяет им лабильно переключаться с одного класса жертв на другой (Юдин,1962). Точка переключения определялась как определенное число встреч одноразмерных объектов в минуту. Кроме того, они показали, что в присутствии других особей своего вида, землеройки начинают питаться менее селективно. Данные подтверждены экспериментами. При слишком большом отличии качества корма от оптимального, землеройка погибает даже при видимом обилии пищи (Шварц и др., 1992). Имеет значение не только размерный

класс жертв, но и их разнообразие. По данным В.Е. Сергеева, при содержании средней и малой бурозубок в неволе на однообразной пище они погибают в течение трех – четырех дней (Сергеев, 1973).

Сами землеройки являются кормом для хищных птиц (Соколов, 2002; Petty, 1999; "Changes in the food…", 2000). Отмечаются в питании хищных млекопитающих: песца, соболя, ласки, горностая (Фауна позвоночных животных плато Путорана, 2004), земноводных, и рыб (Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004). Вся жизнь представителей этой группы насекомоядных млекопитающих проходит в пределах верхнего почвенного горизонта (слой растительного опада, подстилка), поэтому они как активно, так и пассивно формируют эдафотоп (Юдин, 1962).

Какие же причины помимо кормовых и биотопических предпочтений определяют численное доминирование тех или иных видов землероек в определенном регионе? Некоторые авторы объясняют это с позиций конкуренции, выражающейся в прямом физическом подавлении более крупными видами более мелких, другие – существованием энергетически обусловленных оптимальных размеров тела биологического типа землероек (Пучковский, 1969). Но по мнению Е.А. Шварца с соавторами (1992), вряд ли эти гипотезы могут претендовать на действительное объяснение причин смены численно доминирующих видов или просто изменения доли вида в населении землероек территориально близких растительных сообществ. Действительно предположение о подавлении мелких видов крупными не выдерживает критики. Например, на некоторых территориях средняя бурозубка преобладает по численности над более крупной обыкновенной (Буйдалина, 1992; Однокурцев, 1998), последняя может доминировать над еще более крупной – равнозубой (Бойченко, 1998). А в некоторых случаях средняя бурозубка многочисленнее равнозубой (Тиунов, 2003). Предположение о доминировании того или иного вида в связи с энергетически обусловленными размерами тела так же не подтверждается наблюдениями в природе. В этом случае, в соответствии с правилом

Бергмана, в северных сообществах бурозубок мы наблюдали бы преобладание крупных видов. Если для *S. minutus* эта гипотеза могла бы быть верна – ее обилие увеличивается с севера на юг (Шарова, 1981), то для *S. caecutiens* – нет, поскольку обилие этой среднеразмерной землеройки увеличивается к северу с постепенным вытеснением более крупных видов, включая обыкновенную бурозубку**.** На Северо-востоке Азии в суровых климатических условиях средняя бурозубка численно превалирует над значительно более крупной – равнозубой, а *S. araneus* вовсе отсутствует (Докучаев, 1990; Фауна позвоночных животных плато Путорана, 2004).

Популяционный цикл бурозубок занимает 3-4 года. При этом могут наблюдаться значительные по амплитуде колебания численности.

3.3. Обзор теорий о поддержании и колебаниях численности

Весьма важным представляется изучение динамики популяционных параметров в сообществах бурозубок. Колебания численности – особенно сложный вопрос.

Цикл включает фазы дисперсии, подъема и спада численности. Однако популяционные циклы млекопитающих различаются в зависимости от географической широты. С севера на юг период демографических колебаний уменьшается. От побережий к центру материков выраженность циклов усиливается (Лидикер, 1999). Так же к северу растет выраженность репродуктивных циклов, а длина репродуктивного периода сокращается (Штайнлехнер, Пухальский,1999; Tkadlec, Zejda,1998).

Каковы механизмы регуляции численности? Исторически самым старым является подход, при котором популяционная плотность представлялась игрой между рождаемостью и смертностью (Лидикер, 1999). Позже было выявлено возможное значение физиологических и социальных факторов в регуляции. Выяснилось, что различные индивидуумы не идентичны между собой и не статичны, что, по крайней мере, разные возрастные и половые когорты исполняют свою роль в популяции и по-разному влияют на общую популяционную траекторию (там же).

Большое значение во внутрипопуляционной регуляции численности животных имеет уровень иммунитета, поскольку этот параметр непосредственно влияет на величину смертности. Понятно, что уровень иммунитета может регулироваться посредством физиологических механизмов как эндогенными, так и внешними факторами. Например, температура среды, особенно сильные ее перепады, могут влиять на количество и соотношение клеток крови у мелких млекопитающих (Черноусова, 1990). Однако существуют и более сложные нелинейные механизмы, изменяющие иммунный статус организмов. В получившей большой резонанс статье Гамильтона и Зук высказано предположение о том,

что генетически детерминированная потенциальная устойчивость животных к паразитам коррелирует с развитием у них вторичных половых признаков, благодаря чему брачные партнеры получают достоверную информацию о резистентности своих избранников (Лохмиллер, Мошкин, 1999). Согласно предсказаниям гипотезы, развитие вторичных половых признаков, вовлеченных в половой отбор, должно коррелировать со степенью паразитарной нагрузки. Однако возможны и альтернативные объяснения данной взаимозависимости. Так, если развитие вторичных половых признаков (например, орнамента) нарушается инфекционной болезнью, то самки могут использовать эти фенотипические изменения самцов как индикатор приспособленности (там же). Гипотетические предположения получили дальнейшее развитие в рамках теоретической модели, известной как гипотеза "иммунного гандикапа" (Лохмиллер, Мошкин, 1999). В ней общие представления о "стартовой форе" (гандикапе), которые носители "хороших генов" используют для демонстрации своей конкурентоспособности, конкретизируется в приложении к иммунитету самцов. Суть сводится к тому, что временное подавление иммунитета служит необходимой платой за андрогензависимое развитие вторичных половых признаков. Гипотеза опирается на хорошо обоснованные представления об иммуносупрессивном действии мужских половых гормонов, повышающем риск заболевания.

Для бурозубок характерно сезонное размножение. При наличии "суровых" сезонов размножение происходит не круглый год, так как это энергетически невыгодно (увеличение смертности во взрослых когортах и малый репродуктивный успех). Кроме того, снижение воспроизводства при ограничении запасов пищи выгодно для популяции в целом. Малая популяция имеет больше шансов выжить при недостатке корма. Многие мелкие млекопитающие теряют в весе перед зимой. С одной стороны повышая относительную поверхность тела, что компенсируется понижением теплопроводности (мех). С другой стороны уменьшение массы тела снижает

абсолютное потребление пищи, чем можно объяснить мелкие размеры бурозубок и явление Деннеля (Churchfield, 2002). Для ограничения размножения в неблагоприятный период существуют физиологические механизмы. Например, для джунгарских хомячков показана регрессия гонад зимой (Штайнлехнер, Пухальский, 1999г.). Задержка сезонного увеличения массы семенников в плохих кормовых условиях показана для кроликов (Bousses P., Chapuis J.-L., 1998). Для полевок так же показана зависимость скорости созревания самок от плотности популяции (Prevot-Julliard Anne-Caorline и др., 1999). Сезонность размножения синхронизирует его, что выгодно для популяции, так как при этом существует больший выбор партнеров, а так же происходит удержание пресса хищников в определенных рамках. Индивидуальная регуляция сезонности размножения осуществляется двумя механизмами. Во-первых, существуют эндогенные циркануальные физиологические часы, которые могут работать автономно. Во-вторых, сигналы окружающей среды могут служить индукторами размножения и действовать самостоятельно или совместно с циркануальными физиологическими часами. В качестве внешнего индуктора чаще всего выступает фотопериод (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Время начала размножения и его сезонный пик не совпадают у различных видов бурозубок, что может быть одним из механизмов, которые позволяют сосуществовать на одной территории нескольким близким видам (Ильяшенко, Онищенко, 1997б).

Годовые различия в интенсивности размножения у землероек большинством исследователей объясняются внутрипопуляционной регуляцией. Один из наиболее существенных факторов, определяющих интенсивность размножения в популяциях бурозубок – это исходная весенняя численность (Юдин, 1962). При низкой весенней численности увеличивается плодовитость зимовавших самок, и вступают в размножение самки-сеголетки. Высокая численность, напротив, снижает плодовитость самок и тормозит половое развитие прибылых зверьков. В популяциях

бурозубок, где сеголетки не принимают участия в размножении, различия в численности по годам могут быть весьма значительными (Докучаев, 1990).

Многие исследователи отмечают высокую смертность землероек в зимний период. Н.Е. Докучаев (1990) считает, что это связано с тремя основными причинами. Во-первых, это неблагоприятные климатические условия зимы, затрудняющие бурозубкам добычу корма, а также действующие на самих зверьков. Вторая причина – это обеспеченность зверьков кормами, и, наконец, действие паразитов. В комплексе неблагоприятных факторов зимы хотелось бы особо подчеркнуть действие низких температур на землероек. Как известно, при увеличении размеров животных поверхность тела растет пропорционально квадрату, а его объем – пропорционально кубу. Поэтому поверхность тела землероек велика по отношению к объему, что резко повышает теплопотери организма. Считается, что размеры животных этой группы являются предельными для млекопитающих. В этой связи большое значение для землероек играет мех, позволяющий им сохранять тепло и обитать даже в условиях Заполярья.

Особенности меха подробно изучены Э.В. Ивантером на примере обыкновенной бурозубки (Ивантер, 1985). Волосяной покров бурозубки включает четыре категории волос: направляющие, остевые двух типов и пуховые. Редкие направляющие волосы по мнению Э.В. Ивантера выполняют осязательную функцию. Волосы имеют особое строение, позволяющее им легко сгибаться в разные стороны и не свойлачиваться. Тем самым обеспечивается легкость передвижения в подстилке и норах не только головой вперед, но и пятясь назад. Структура волос видоспецифична (Соколов, Чернова, 1998). У бурозубок различают летний и зимний мех. Вопросы, связанные с порядком его смены и количеством линек, до конца не разрешены. Одни исследователи выделяют четыре линьки: две последовательных весенних, осеннюю и старческую (Докучаев, 1990), другие только две: весеннюю и старческую (Ивантер, 1985). По нашим наблюдениям, в результате линек меняется не только густота меха, но и его

окраска. Шкурка зимовавших зверьков почти черная, а у сеголеток светлее, с оттенком «какао».

Кроме механизмов регуляции численности, действующих на индивидуальном уровне, существуют весьма сложные процессы на популяционном. Особое значение имеет расселение животных. Существует несколько моделей этого процесса. Первая и самая простая из них - идеальное независимое распределение, суть которого заключается в том, что животные расселяются абсолютно случайно без каких-либо предпочтений.

Более сложна модель "источник-сток", рассмотренная в работе Кисинга и Остфельда (1999). Ее следует обсудить подробнее. Для понимания ландшафтной экологии и популяционной регуляции очень важно принимать во внимание схожесть основных черт динамики популяций. Степень, с которой природные популяции согласуются с этой моделью, является решающей для характеристики динамики популяций, эволюции структуры занимаемых ниш и сохранения видов и ландшафтов. Более того, современная теория предполагает, что различные местообитания со временем могут менять свой статус от "источника" к "стоку" и наоборот, со значительными последствиями для эволюции выбора местообитаний и структуры ниш (Кисинг, Остфельд, 1999). Однако, несмотря на теоретическую и практическую значимость модели "источник-сток", лишь в немногих исследованиях точно определено, соответствуют ли ей популяции, особенно в сравнении с другими моделями расселения и пространственного размещения в гетерогенной среде, таким как идеальное независимое распределение. Еще меньше работ посвящено изучению временных изменений популяционного статуса ("источник" или "сток") внутри отдельных типов местообитаний. Несомненных подтверждений наличия "источник-сток" динамики почти нет (Кисинг, Остфельд, 1999).

Популяции - "источники" можно определить как популяции, в которых при равных условиях относительная приспособленность индивидуумов >1, результатом чего является положительная скорость популяционного роста.

Основной вывод, вытекающий из этого определения, состоит в том, что эти популяции являются источниками мигрантов. "Сток"- популяции, по определению, составляют индивидуумы, относительная приспособленность которых при равных условиях меньше единицы, результатом чего является отрицательная скорость популяционного роста. Таким образом, предполагается, что они могут поглощать иммигрантов из популяций - "источников". Подобные популяции неспособны поддерживать себя в отсутствие иммиграции. Организмы попадают туда или пассивно, примером чего является перенос планктона, или они активно вытесняются резидентами из местообитаний - "источников".

Существует так же балансовая модель расселения. В ней, напротив, средняя приспособленность организмов внутри локального местообитания всегда больше единицы, даже когда местообитания различаются по качеству. Согласно этой модели, хотя некоторые местообитания и имеют меньшую емкость по сравнению с другими, реально "сток" биотопов не существует, поскольку даже в местообитаниях низкого качества популяции всегда "самоподдерживаются". Эта модель описывает пространственную динамику, допуская идеальное независимое распределение. Так как увеличение численности популяции в местообитаниях низкого качества будет оказывать более существенное негативное влияние на среднюю приспособленность, чем такое же увеличение популяционной численности в местообитаниях более высокого качества, то согласно данной модели большая часть индивидуумов должна покидать более бедные местообитания при достижении насыщения емкости среды. Таким образом, в противовес предыдущей модели, балансовая модель расселения предсказывает, что число индивидуумов, перемещающихся между двумя типами местообитаний разного качества, одинаково (сбалансировано), и нет одностороннего потока переселенцев из местообитаний высокого качества в местообитания более низкого качества (Кисинг, Остфельд, 1999).

Вышеописанные теории расселения тесно связаны с проблемой выделения, дифференцирования биотопов из естественного биогеоценотического континуума, что осложняется взаимопроникновением различных биотопов. Здесь мы должны упомянуть учение об экотонах, которое претерпевало значительные изменения по мере развития науки. Термин экотон долгое время трактовался в своем исходном понимании для обозначения контактных “микрозон” между соседними растительными сообществами, то есть именно узких переходных полос, а не самостоятельных целостных систем (Соловьева, Розенберг, 2006). По мере накопления фактических материалов о строении растительного покрова данное понятие прочно утвердилось в геоботанике, а затем перекочевало из нее в близкородственные науки – общую экологию и биогеоценологию, имеющие дело с природными биологическими системами (Неронов, 2001).

Позже этот термин стал использоваться применительно к географическим объектам и получил новое содержание, основанное на подходе к переходным территориальным единицам как своеобразным целостным геосистемам, имеющим особую структурно-функциональную организацию. Исследователями было обосновано возникновение особого экотонного эффекта как результата интеграции признаков контактирующих геосистем и развития самобытных качеств переходной полосы, определяющих высокий уровень природного разнообразия таких территорий.

По мнению большинства исследователей, общим физиономическим признаком экотонов, представленных в различных природных регионах, является “краевой эффект”, выражающийся в увеличении разнообразия, обилия и общей продуктивности населяющих их живых организмов по сравнению со смежными “целостными биоценозами”. Более универсальное свойство экотонов – высокая интенсивность протекания в них различных физических, химических и биологических процессов, что соответствует дословному переводу термина “экотон” как “зона напряжения”. Для экотонов характерно повышенное видовое разнообразие не только благодаря краевому

эффекту, но и за счет формирующейся здесь особой экологической среды, создающей условия для существования специфических форм организмов (Неронов, 2001). Экотоны понимаются не только как переходные полосы между сообществами, но и как “переменная мозаика” островных фрагментов, которая пульсирует в соответствии с изменяющимися внешними условиями. Э. Одум (Одум, 1975) сформулировал представление об экотонах как своеобразных экологических рефугиумах для различных видов растений и животных. Экотоны подчинены особой иерархии. Существуют различные классификации (Неронов, 2001). В соответствии с самой простой и очевидной из них можно выделить микро-, мезо-, макро- и мегаэкотоны. Микроэкотоны, возникающие между синузиями и парцеллами в пределах одной ландшафтной фации, по-видимому, могут рассматриваться в исходном понимании экотона, как переходной полосы. Полночленная переходная геосистема в данном случае не формируется. На уровне мезоэкотона (опушка леса, окраина болотного массива и т.п.) происходит обособление экотона в целостную геосистему, обладающую набором самостоятельных характеристик и функционирующую как единое целое (Неронов, 2001).

Динамика численности бурозубок находится в тесной связи с колебаниями популяционных параметров в сообществах грызунов. До сих пор этот вопрос слабо разработан (Докучаев, 1990). Некоторыми исследователями было показано, что у грызунов популяционная авторегуляция присуща в основном доминирующим видам. Плотность второстепенных по численности видов обычно не бывает высокой и лимитируется преимущественно внешними факторами и конкурентными отношениями с видами-доминантами. Это относится и к бурозубкам, у которых рост численности соподчиненных видов обычно наблюдается при низкой численности господствующего вида (Ивантер, 1975; Докучаев, 1980). Такая асинхронность позволяет рассматривать межвидовые отношения в качестве одного из ведущих факторов в популяционной регуляции

второстепенных видов бурозубок. Обратного же воздействия на доминирующий вид, по мнению Н.Е. Докучаева (1990), не оказывается.

Конкурентные отношения между бурозубками и мышевидными грызунами могут развиваться, прежде всего, на почве территориальных отношений. При высокой численности тех и других возрастает беспокойство беременных и кормящих самок. Это может приводить к гибели детенышей, вследствие чего репродуктивный успех у бурозубок будет снижаться. Но, несмотря на возможное угнетающее действие грызунов, численность землероек может превышать 50% относительно конкурентов. Например, в Екатеринбурге доля бурозубок в отдельные годы достигает 57% (Черноусова, 1992). Более того, во многих сообществах мелких млекопитающих отдельные виды бурозубок могут быть доминантными или содоминантными (Докучаев, 1990; Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004). В некоторых случаях динамика численности грызунов и землероек может быть синхронной (Алексеев, 1992; Huitu et al., 2004). Но может и не совпадать ("Изучение динамики численности…", 1997).

К механизмам эндогенной регуляции численности можно отнести перестройки в половой структуре популяций. Соотношение полов определяется генетически и постепенно изменяется условиями среды (Бекетов, 2001). Отклонение соотношения полов в сторону самок может указывать на то, что популяция находится в фазе подъема численности. Преобладание самцов может свидетельствовать о неблагополучном периоде в жизни популяции (Бердюгин, 1997). Н.Е. Докучаевым у средней бурозубки были выявлены достоверные различия в соотношении полов в группе перезимовавших зверьков. При низкой численности производителей перезимовавшие самцы дольше сохранялись в популяции. Это обеспечивало более полное и длительное участие в размножении как перезимовавших, так и молодых половозрелых самок.

В отличие от летнего периода, в другие сезоны и особенно зимой заметно возрастает роль экзогенных факторов. Их можно подразделить на

климатические, кормовые, влияние хищников, а также болезней и паразитов. Некоторым исследователям удается обнаружить корреляции между численностью землероек и каким-либо из этих факторов (Ивантер, 1975; "Роль абиотических факторов…", 1998; Катаев, 1999б; Попов, 2000; Карчагина, Беляев, 2002; Балакирев, 2003; Балакирев и др., 2004). В природе факторы, влияющие на численность животных, никогда не действуют изолированно. Поэтому и рассматривать их следует в комплексе (Докучаев, 1990).

Таким образом, численность мелких млекопитающих в природных популяциях изменяется под влиянием сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Действуют они в неразрывной связи и, как считает Н.Е. Докучаев (1990), выделить из них главное зачастую бывает невозможно. К тому же результат их действия не всегда однозначен, зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от особенностей биоценоза. Однако это не исключает возможности выделения в конкретных географических условиях и на определенных фазах цикла одного или нескольких ведущих факторов, определяющих динамику численности в популяциях.

3.4 Особенности некоторых видов землероек

Почти на всей огромной территории лесов умеренного пояса Евразии доминируют всего три вида землероек: *S. araneus, S. minutus, S. caecutiens* (Шварц и др., 1992). Обследованные нами территории так же включают эти виды, и кроме того, малую белозубку. Поэтому на характеристике их биотопического распределения, питания и других особенностях мы остановимся подробнее.

Видовая специфика биотопического распределения у бурозубок выражена слабо (Сергеев, Панов, 1999; Дубровский, 2002, 2003; Leszek, 2000). Однако некоторым исследователям, и в том числе Э.В. Ивантеру и А.М. Макарову (2001), удается выявить определенную биотопическую приуроченность некоторых землероек. Все изученные вышеуказанными авторами виды бурозубок Карелии отличаются значительной политопностью, населяют разнообразные лесные биотопы, внутри которых выбирают захламленные влажные участки с развитой рыхлой подстилкой, предоставляющей как обилие корма, так и многочисленные укрытия. Именно кормовые условия и защитные свойства местообитания определяют обилие землероек. А соотношение видов, по мнению авторов, обусловлено конкурентными отношениями и зависит от численности вида-доминанта.

При общей политопности обыкновенная бурозубка тяготеет к лиственным, преимущественно березовым лесам с примесью ели, смешанным хвойно-лиственным лесам, травяно-зеленомошниковым ельникам и к богатым кормом и убежищами участкам возобновляющихся вырубок. *S. caecutiens* – к соснякам и ельникам, малая бурозубка сравнительно равномерно заселяет все вышеперечисленные биотопы, равнозубая бурозубка предпочитает смешанные и спелые лиственные леса, а крошечная бурозубка – смешанные леса, зеленомошные сосняки и ельники. Но и этот не очень четко выраженный комплекс биотопических предпочтений подвержен сезонным и годовым изменениям, связанным с

динамикой численности популяций бурозубок. Э.В. Ивантер и А.М. Макаров (2001) отмечают, что в годы высокой численности бурозубки широко расселяются по всем типам местообитаний, а в периоды депрессии концентрируются в наиболее благоприятных биотопах, которые служат стациями переживания. То же явление описано Н.Е. Докучаевым (1990) для *S. caecutiens* в Северо-Восточной Азии, где эта бурозубка наиболее обильна в пойменных лиственичниках, в том числе и в годы низкой численности. По мнению автора настоящего обзора, указанные выше особенности изменения численности и миграционной активности бурозубок более всего соответствуют модели источник-сток.

А.В. Бобрецов так же указывает на политопность бурозубок, обитающих в Печоро-Илычском заповеднике (1992а; 1992б; Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004). Стациальные предпочтения отдельных видов в целом не противоречат данным по Карелии, приведенным выше. Однако, среди стаций, предпочитаемых обыкновенной, средней и крошечной бурозубками, отсутствуют сосняки, доля которых в равнинной части заповедника превышает 80%. Малая бурозубка менее эвритопна, чем в Карелии и тяготеет к травянистым пойменным лесам и лугам.

Подробные данные по биотопическим предпочтениям различных видов бурозубок, обитающих в Западной Сибири, собраны Б.С. Юдиным (1962). Численность Обыкновенной бурозубки наиболее высока в кедровниках, сосновых борах и березово-осиновых колках. В целом этот вид наименее влаголюбив по сравнению с другими западносибирскими бурозубками. Средняя бурозубка в Западной Сибири заселяет те же биотопы, что и *S. araneus*, но предпочитает участки с более влажной почвой, покрытой мощным слоем подстилки или мха, не избегает участков заболоченного леса. На Чукотке средняя бурозубка наиболее обильна в мохово-осоковой тундре среди зарослей кедрового стланика (Юдин и др., 1976). Биотопические предпочтения малой бурозубки в Западной Сибири сходны с таковыми S.caecutiens, но этот вид избегает местообитаний со сплошным слоем мха,

поскольку охотится, как мы отмечали выше, в основном на поверхности подстилки или мха. Наибольшее обилие этой бурозубки было зарегистрировано в пойме реки Оби.

Е.А. Шварцу с коллегами (1992) так же удалось выявить некоторые предпочтения разных групп бурозубок. Анализ данных по учетам давилками показал существование группы видов, характерных для богатых и влажных травянистых сообществ и сообществ с растительностью, характерной для европейских широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. К этой группе относятся равнозубая, малая и обыкновенная бурозубки. Наиболее сходными по своему стациальному распределению являются сильно отличающиеся по размерам равнозубая и малая бурозубки. Более других обособлены средняя и крошечная бурозубки.

На основе анализа стациального распределения землероек можно выделить две группы биотопически связанных видов: группу видов богатых влажных травянистых местообитаний и европейских широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, куда входят обыкновенная и малая бурозубки, равнозубая бурозубка; и группу видов местообитаний таежного облика – средняя и крошечная бурозубки. В обеих группах наблюдается биотопическое сосуществование видов, заметно различающихся по размерам, а сходные по размерам виды бурозубок эколого-типологически пространственно разобщены, т.е. ценотические оптимумы их пространственных ниш не совпадают (Шварц и др., 1992).

Как мы уже отмечали выше, те или иные биотопические предпочтения землероек, прежде всего, подразумевают различия в спектрах питания. Поэтому и трудности, связанные с выявлением территориальных особенностей разных видов землероек отражаются в проблематичности дифференциации спектров питания. К примеру, исследования по питанию бурозубок указывают на значительное перекрывание рационов различных видов этой группы насекомоядных млекопитающих (Тупикова, 1949; Межжерин, 1962; Юдин, 1962; Ивантер, Макаров, 2001). Однако

определенное своеобразие в питании представителей семейства *Soricidae* все-таки есть.

Обыкновенная бурозубка является ярко выраженным полифагом. Суточная потребность в пище в два раза превышает массу тела (Тупикова, 1949). Наибольшее значение в ее питании имеют насекомые. По данным А.В. Бобрецова (Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004) встречаемость насекомых в желудках землероек этого вида на территории Печоро-Илычского заповедника составляет в зависимости от района от 40,9 до 48,3%. При этом взрослые формы поедаются в два раза чаще, чем личинки. Вторым по значению кормом являются дождевые черви (36,6-49,5%). Так же встречаются многоножки (10,7-14,5%), паукообразные (4,8-18,0%) и растительные остатки (9,3-20,3). А.В. Бобрецов (Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004) указывает на существование значительных биотопических различий в питании обыкновенной бурозубки. Например, в пойменных местообитаниях основу ее питания могут составлять дождевые черви (до 64,6%). В условиях Карелии в питании *S. araneus* так же преобладают насекомые (встречаемость 87%) и дождевые черви (63%), но большую роль играют и пауки (37%) (Ивантер, Макаров, 2001). Личинки насекомых поедаются чаще, чем имаго. Кроме того, присутствуют многоножки, моллюски, земноводные, млекопитающие и растительный материал, встречаемость которого 3,3-17,5%. Рацион *S. araneus* в Западной Сибири состоит почти исключительно из насекомых (61,5-94,7%) (Юдин, 1962). Остальные корма весьма редки (0,0-7,6%). То же самое можно сказать в отношении малой и средней бурозубок из этого региона.

Малая бурозубка в Карелии, по данным вышеупомянутых авторов, так же как и обыкновенная чаще всего потребляет насекомых, однако, встречаемость этой группы кормов выше (91%). В отличие от *S. araneus*, имаго поедаются чаще личинок, а значение пауков выше – 71%. Остальные корма встречаются гораздо реже. Спектр питания *S. minutus* в Печоро-Илычском заповеднике в целом соответствует соотношению, характерному

для Карелии. Обращает на себя внимание тот факт, что в обоих регионах в рационе малой бурозубки встречаются редко или вовсе отсутствуют дождевые черви, которые играют заметную роль среди кормов *S. araneus*.

Пищевые предпочтения средней бурозубки, в общем, близки к таковым *S. minutus*. В Карелии встречаемость насекомых в желудках этого вида 91%, паукообразных – 61%. Взрослые формы насекомых встречаются чаще личиночных. Черви и остальные корма потребляются редко (Ивантер, Макаров, 2001). Почти такая же картина наблюдается в Печоро-Илычском заповеднике, но там значение паукообразных ниже (23,8%), а многоножек выше (21,6% против 4,4-17,0% в Карелии) (Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, 2004). Весьма своеобразно питание средней бурозубки в Северо-Восточной Азии (Докучаев, 1990). Высока встречаемость многоножек (42,2%) и семян (37,5%), от урожая которых в этом регионе зависит выживание S.caecutiens зимой.

Данные по питанию малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) весьма отрывочны. Считается, что эта землеройка – более специализированный хищник, чем бурозубки (Тупикова, 1949; Охотина, 1972). В отношении ее биотопических предпочтений известно, что она как и бурозубки, политопна, но предпочитает местообитания степного и лесостепного типа, не избегает и урбанизированных территорий (Алексеев и др., 1992; Булахов и др., 1992; Демяшев, Гражданов, 1992).

Надо отметить, что спектры питания, получаемые по животным из естественных условий, не вполне совпадают с экспериментальными. Так, в результате опытов В.Е. Сергеева (1973) выяснилось, что в среди предпочитаемых пищевых объектов большое значение имеют чешуекрылые, а по данным Э.В. Ивантера и А.М. Макарова (2001) встречаемость *Lepidoptera* в желудках *S. araneus* составляет 0-3%. То же самое можно сказать в отношении рыбы, которую по наблюдениям Б.С. Юдина (1962) обыкновенная бурозубка в неволе поедает охотнее, чем насекомых. Вероятно, бурозубки не имеют кормовых предпочтений в привычном

понимании. Речь идет лишь о способности потреблять тот или иной корм и о его встречаемости в природных условиях.

Некоторые исследователи отмечают, что по биотопическим предпочтениям малая бурозубка ближе к обыкновенной, чем к средней. Возможность сосуществования *S. araneus* и *S. minutus* часто связывают с размерными отличиями ротовых аппаратов этих видов (Шварц и др., 1992; Churchfield et al., 1998). Малая бурозубка поедает в основном мелких беспозвоночных с мягкими покровами. Более крупные челюсти обыкновенной бурозубки позволяют ей питаться более крупной и жесткой добычей. Кроме того, скорость усвоения энергии возрастает асимптотически при увеличении размеров тела хищника (Forsman Anders, 1996). В рационе *S. araneus* меньше доля мелких беспозвоночных, но в целом спектр ее питания шире, чем у *S. minutus* (Юдин, 1962; Шварц и др., 1992; Rychlik, Jancewicz, 1998), т.к. при увеличении размера ротового аппарата бурозубки, верхний предел размерности добычи растет быстрее, чем подвигается нижний. Именно эта причина определяет доминирование обыкновенной бурозубки над малой. Таким образом, *S. araneus* и *S. minutus* расходятся в экологическом пространстве по размерам преимущественно потребляемой добычи, хотя спектры их питания перекрываются в значительной степени. Средняя бурозубка, которая часто обитает совместно обыкновенной и малой, по размерам челюстей занимает промежуточное положение между первыми двумя видами. Е.А. Шварц с коллегами (1992) считают этот вид вселенцем из другого фаунистического комплекса. Возможность такого внедрения авторы обосновывают со ссылкой на Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1984) (Цит. по: Шварц и др., 1992), которые высказали гипотезу о том, что значительная специализация видов может снижать целостность биотических сообществ, их устойчивость к внедрению новых видов в результате формирования экологических «лакун» между узкоспециализированными формами. Эти экологические «лакуны» начинают интенсивно осваиваться чужими для данных сообществ видами биоты, что, в свою очередь, приводит к

изменениям структуры и таксономического состава данных биотических сообществ. (Шварц и др., 1992). Действительно, оптимум ареала *S. caecutiens* лежит северо-восточнее оптимумов *S. araneus* и *S. minutus*, которые, в общем, совпадают. Поэтому средняя бурозубка возможно и в самом деле «вклинивается» между обыкновенной и малой там, где кормовая база достаточно богата.

Превалирование кормового фактора над прочими в сообществах землероек подтверждается и тем, что географическое распространение видов рода Sorex противоречит правилу Бергмана. Выше мы уже упомянули о том, что средняя бурозубка наиболее многочисленна на северо-востоке Евразии, где она доминирует над более крупным видом – *S. araneus*, который может вовсе отсутствовать (Докучаев, 1990). Уменьшение размеров тела внутри отдельных видов бурозубок с юга на север, и "неправильное" географическое распространение видов, как правило, связывают с необходимостью понижать абсолютное потребление корма в условиях его нехватки в высоких широтах (Ochocinska, Taylor, 2003; Yom-Tov Yoram, Yom-Tov Jonathan, 2005)

Таким образом, мы убедились, что организация населения землероек весьма сложна и изучена неполно. Остается открытым вопрос о том, как воздействие человека, и в частности урбанизация, влияет на видовое разнообразие в природных сообществах землероек. Потенциально возможны два противоположных варианта. Первый - человеческая деятельность создает новые биотопы, несвойственные раньше данной территории. В результате повышается биотопическое разнообразие, и происходит вселение новых видов, а видовое разнообразие соответственно повышается, как, например, это было показано в случае вселения малой белозубки (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) в г. Озерске (Толкачев, 2004б; Большаков и др., 2005; Черноусова и др., 2005, 2006д; Черноусова, Толкачев, 2006в). Кроме того, вблизи человеческих поселений видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих может увеличиваться за счет синантропных видов (например, Петров, 2000). Вторая точка зрения заключается в том, что

антропогенное воздействие изменяет естественные биотопы, снижая тем самым приспособленность видов, обитающих в данном локалитете, и приводя к выпадению из сообществ части аутохтонной биоты, так как она не может достаточно быстро вырабатывать механизмы, обеспечивающие ее существование в новых экстремальных условиях ("Структура населения…", 1998, "Распределение и численность…" 2001). Деятельность человека изменяет природно-территориальные комплексы и способствует образованию специфических ландшафтов, которые можно назвать антропогенными экотонами. Возрастающее расчленение ландшафта – одно из главных последствий хозяйственной деятельности. Основная опасность данного процесса заключается в том, что возникающая сеть экотонов еще не обладает сформированными адаптивными механизмами поддержания устойчивости. Поэтому большинство из вновь появившихся природно-территориальных комплексов подвержено быстро протекающим дегрессиям, сопровождающимся утратой потенциала биоразнообразия и другими негативными последствиями (Неронов, 2001).

Закономерности формирования сообществ мелких млекопитающих не находятся в простой зависимости от антропогенной нарушенности территорий. Обусловливающий их комплекс причин сложен и связан не только с антропогенной трансформированностью растительного сообщества, но и процессами внутри сообществ (Chernousova, Tolkach, 2002).

Видовое разнообразие сообщества землероек, как и грызунов (Черноусова, 1996, 2001), должно отражать условия существования и степень антропогенной нарушенности биотопа: при усилении пресса антропогенного воздействия исчезают наиболее чувствительные к изменениям среды виды. Необходимо выяснить, как изменяется видовой состав и структура доминирования в сообществах землероек в пределах урбаноэкотона, а также за счет каких именно механизмов происходит поддержание численности отдельных популяций в этих необычных условиях.

Глава 4. Результаты и их обсуждение

4.1. Численность

По результатам семилетних исследований (2000 – 2006) мы провели оценку динамики численности, индексов разнообразия и выравненности видового состава в сообществах городских (ЦПКиО и дендрарий Ботанического сада УрО РАН) и пригородных (Шувакишский, Калиновский, Юго-Западный лесопарки и парк Лесоводов России) территорий в сравнении с относительно ненарушенным естественным лесным насаждением, рассматриваемом нами в качестве условного контроля.

За годы исследования максимальное обилие бурозубок отмечено в Шувакишском лесопарке (табл. 1). Высокая относительная численность наблюдалась также и в Калиновском лесопарке, а наименьшая – в дендрарии Ботанического сада УрО РАН.

Таблица 1. Количество особей разных видов бурозубок, отловленных в различных местообитаниях в летний период 2000-2006 г.г.

Вид \ Локалитет	Контроль	Юго-Западный лесопарк	Калиновский лесопарк	Шувакишский лесопарк	Парк Лесоводов России	ЦПКиО	Дендрарий
S. araneus	156	114	148	196	62	3	38
S. caecutiens	28	3	3	0	0	0	0
S. minutus	10	9	9	5	6	1	2
всего в локалитете	194	126	160	201	68	4	40

По характеру динамики численности сообщества бурозубок различных локалитетов разделились на три группы. **Первая группа** – с наибольшей численностью в 2000 и 2006 г.г.: контроль и Юго-западный лесопарк (Рис. 2). Характер динамики численности в контроле отличался от динамики в городских локалитетах. Хотя ее направление в контроле и Юго-западном лесопарке совпадало, но перепад в контроле от максимума в 2000 г. к

депрессии 2002 г. был более резким. Затем численность колебалась около этого уровня до 2005 года. В 2006 г. произошел ее резкий подъем. В Юго-Западном лесопарке обилие землероек снижалась постепенно до депрессии 2005 года. В 2006 г. в этом местообитании обилие землероек достигло максимума за весь период наблюдений. **Вторая группа** включает Калиновский и Шувакишский лесопарки, в которых мы наблюдали синхронные колебания численности бурозубок в период 2000 – 2005 (Рис. 2). В 2002 году в обоих местообитаниях, как и в контроле, была зафиксирована депрессия численности. В сообществах Калиновского и Шувакишского лесопарков мы наблюдали два выраженных пика численности в 2001 и 2004 годах. В 2005 году в обоих лесопарках индекс обилия населения бурозубок снизился, достигнув в Шувакишском абсолютного минимума за весь период наблюдений. В 2006 году в Калиновском продолжилось снижение численности, и обилие землероек достигло рекордно низкой для этого локалитета отметки, тогда как в Шувакишском лесопарке произошло резкое повышение индекса численности. Хотя ход динамики в Шувакишском и Калиновском лесопарках практически совпадал, наблюдались различия в выраженности пиков численности. В первый год максимума (2001) относительная численность в Шувакишском лесопарке была в два раза выше, чем в Калиновском (и самой высокой среди всех локалитетов за период исследования), а во второй (2004) – наоборот. **Третья группа** – это один локалитет со стабильно низкой численностью бурозубок и слабо выраженной динамикой – дендрарий Ботанического сада УрО РАН.

В парке Лесоводов России и ЦПКиО исследования проводили только в течение трех лет (2004 – 2006 г.г.). Индекс обилия населения бурозубок в парке Лесоводов России постепенно увеличивался от 2004 к 2006 году (Рис. 3), что отличает его от остальных локалитетов при сравнении за тот же период. В Центральном парке культуры и отдыха (ЦПКиО) численность бурозубок была крайне низкой, лишь незначительно отличаясь от нуля (Рис. 3).

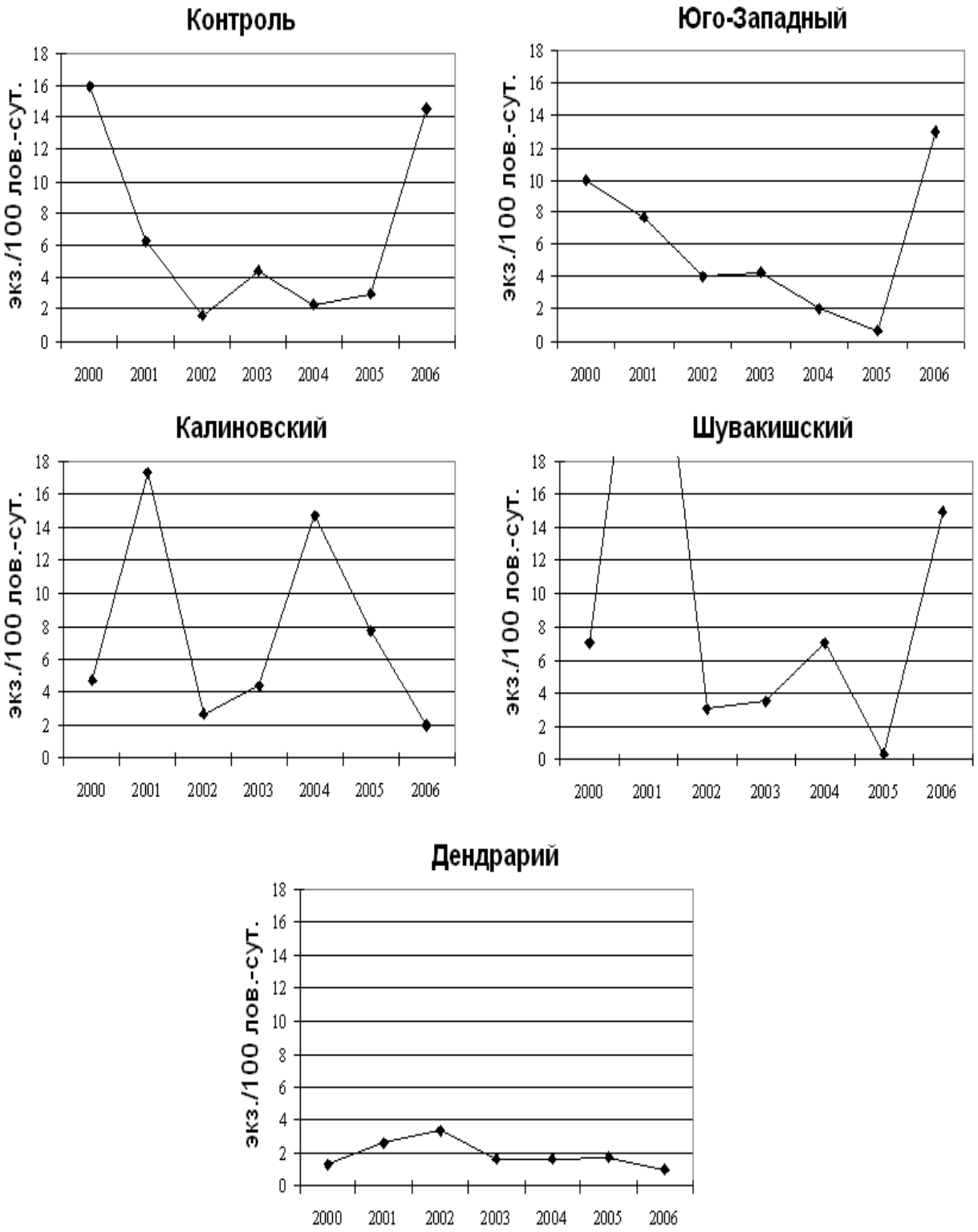


Рис. 2. Численность бурозубок в различных местообитаниях по данным 2000-2006 г.г.

Условные обозначения: экз. / 100 лов.-сут. – численность на сто ловушко-суток.

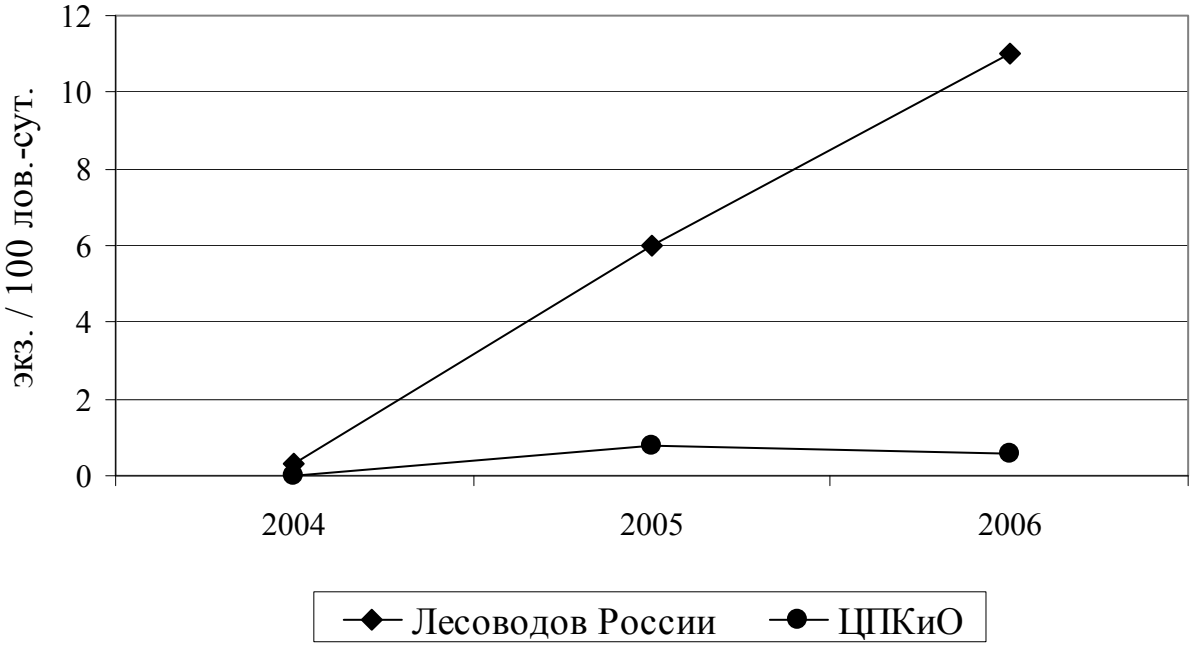


Рис. 3. Численность бурозубок в парке Лесоводов России и ЦПКиО в 2004 –2006 г.г.

Условные обозначения: экз. / 100 лов.-сут. – численность на сто ловушко-суток.

Таким образом, общая численность изученных сообществ бурозубок варьировала по годам и была неодинакова в различных местообитаниях. В лесопарках города и в естественном лесном насаждении обилие землероек практически не различалось. Однако, в Калиновском и Шувакишском лесопарках этот показатель был выше, чем в контроле и Юго-Западном лесопарке. Наименьшую численность сообщества бурозубок мы зафиксировали в местообитаниях, расположенных в городской черте – в дендрарии Ботанического сада УрО РАН и ЦПКиО. Возможно, низкое обилие землероек в этих местообитаниях объясняется их небольшими размерами и изолированностью от притока мигрантов. Известно, что размер местообитания влияет на плотность популяции землероек (Клауснитцер, 1990; Klok Chris, De Roos Andre M., 1998).

4.2. Видовое разнообразие сообществ бурозубок.

В ходе исследований на участке естественного лесного насаждения нам удалось выявить три вида бурозубок *Sorex araneus*, *S. minutus* и *S. caecutiens*. Преобладала обыкновенная бурозубка, а вторым по численности видом была средняя (табл. 1). В городе и его окрестностях все три вида присутствовали только в Юго-Западном и Калиновском лесопарках. При этом вторым по обилию видом после *S. araneus*, была малая, а не средняя бурозубка, как в контроле. В пределах города (в дендрарии Ботанического сада УрО РАН и Центральном парке культуры и отдыха), и в двух из четырех окраинных лесопарков (Шувакишском лесопарке и парке Лесоводов России) мы обнаружили только два вида – обыкновенную и малую бурозубку. Численность средней и малой бурозубок была повсеместно низка, но эти виды в небольших количествах отлавливались нами даже в периоды низкого обилия землероек на фоне снижения общей численности бурозубок, происходящего почти исключительно за счет обыкновенной бурозубки. Именно этим объясняются случаи повышения индекса видового разнообразия в годы низкой численности землероек.

В литературе есть многочисленные, но отрывочные указания на повышенную по сравнению со многими другими видами бурозубок толерантность *S. araneus* и *S. minutus* к антропогенному воздействию. Например, по данным Е.З. Ермолаевой (2003) обыкновенная и малая бурозубки – единственные представители сем. Soricidae, которые встречаются на трансформированных территориях г. Москвы. Эти виды были обнаружены указанным автором на большинстве незастроенных территорий города. При этом обыкновенная бурозубка была более обильна, и по-видимому, заселяла большее число местообитаний, чем малая.

Необходимо отметить, что предположение о том, что обыкновенная и малая бурозубки более толерантны к антропогенному воздействию чем средняя бурозубка, неочевидно и неоднозначно. Например, Б. Шефтель

(Sheftel, 2002) протестировал и подтвердил верность модели, которая предсказывает, что структура сообществ мелких млекопитающих, в том числе и бурозубок, должна сдвигаться от доминирования мелких видов в непродуктивных местообитаниях к доминированию крупных видов в продуктивных местообитаниях. В таком случае, в лесопарках и парках г. Екатеринбурга, которые явно менее продуктивны, чем контрольный участок естественного лесного насаждения, мы наблюдали бы преобладание мелких видов – S. minutus и S. caecutiens, над более крупным – S. araneus, чего мы не обнаружили. Однако, Г.Д. Катаев (1999а) описал именно такую ситуацию на Кольском полуострове.

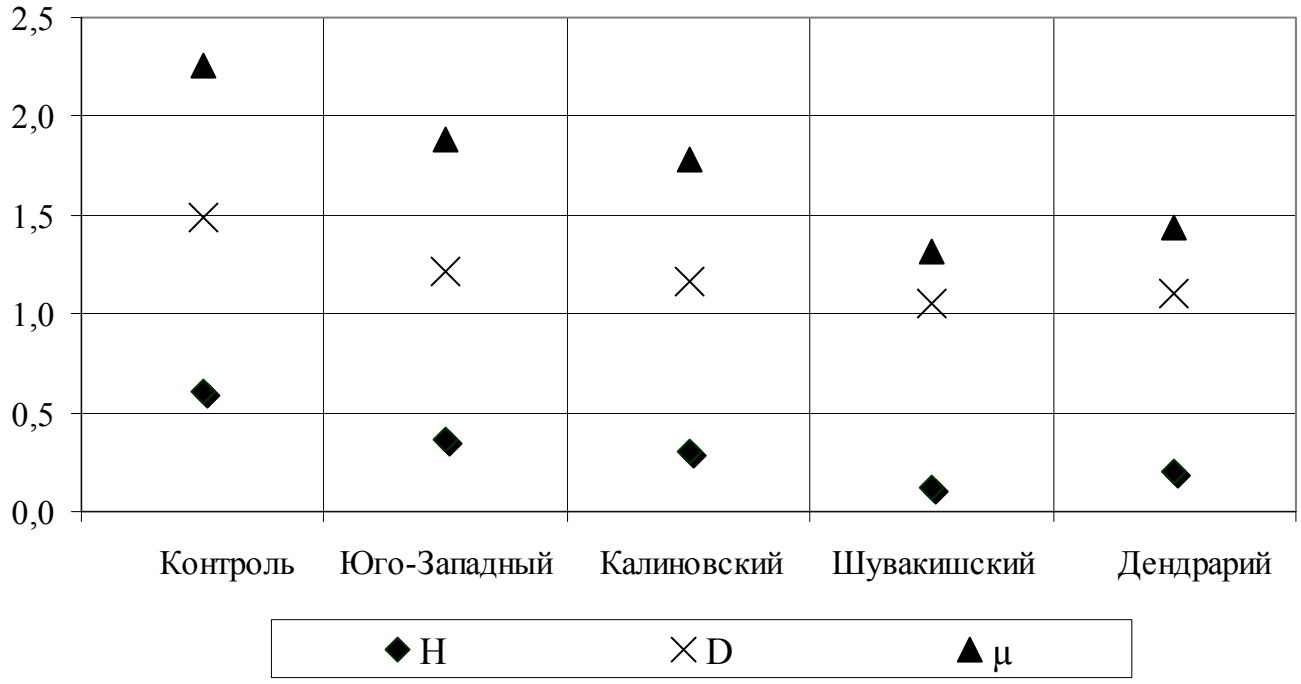
Оценку видового разнообразия и выравненности сообществ по данным за период 2000-2006 г.г. провели, исключив парк Лесоводов России и Центральный парк культуры и отдыха, отловы в которых проводились только в 2004-2006 г.г. Использовали индексы Симпсона, Шеннона и Животовского (Рис. 4а), рассчитанные по формулам 1, 3, 8. Все три показателя демонстрируют одни и те же тенденции. Для статистического анализа мы выбрали только индексы Шеннона и Животовского, рассчитав для них значимость различий по формулам 5, 12.

В населении бурозубок мы не выявили зависимости между их общей численностью и индексом видового разнообразия (рис. 5). Коэффициент корреляции оказался отрицательным и незначимым ($R = -0,08$ $P = 0,0547$).

Как видно из представленного Рис. 4а, индекс разнообразия в контроле был самым высоким и значительно отличался от индексов остальных местообитаний по Животовскому и Шеннону (табл. 2, 3).

Вследствие относительно низкой численности бурозубок в дендрарии Ботанического сада, присутствие в выборке всего двух особей *S. minutus* заметно сказалось на значении индексов (табл. 1, Рис. 4а, 5). Показатель видового разнообразия в дендрарии оказался довольно высоким, и достоверно отличался только от контроля и Юго-Западного лесопарка. Самое низкое разнообразие отмечено в Шувакишском лесопарке, хотя численность

А



Б

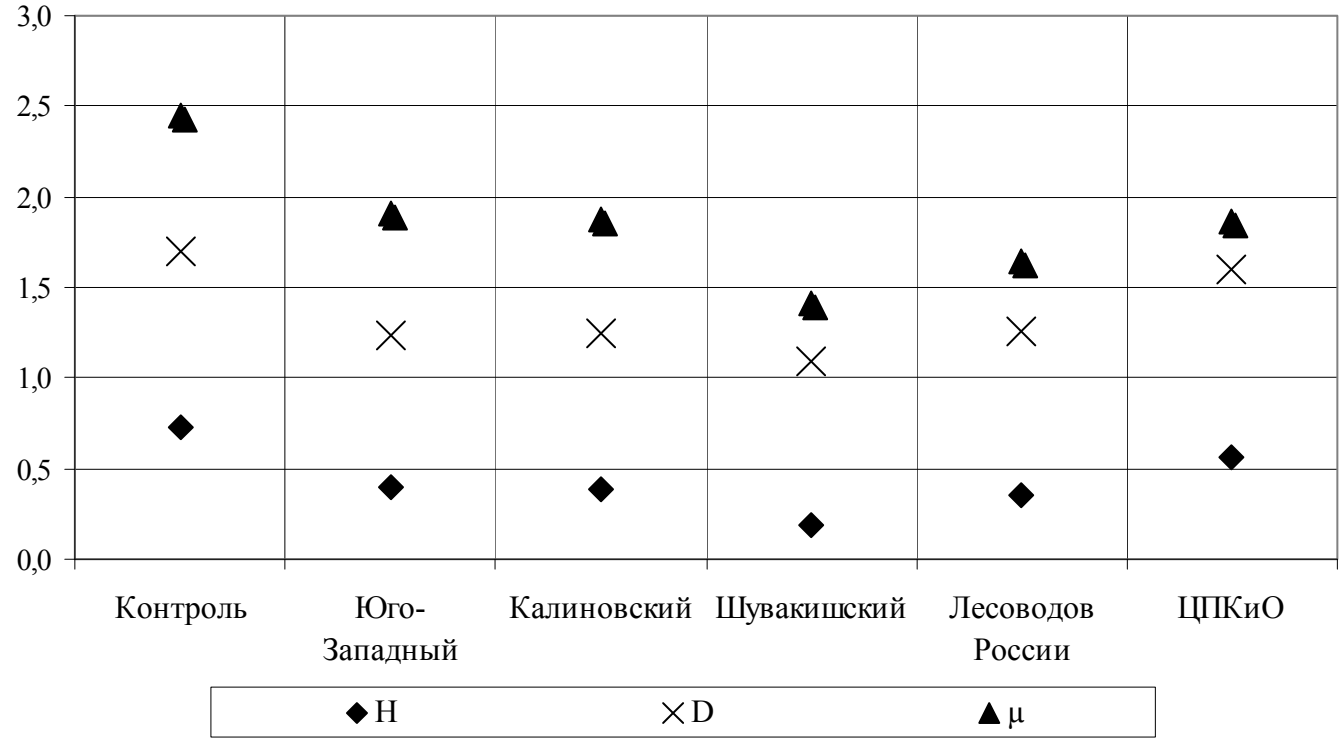


Рис. 4. Индексы видового разнообразия для различных локалитетов по данным **А** – 2000-2006г.г., **Б** – 2004 –2006 г.г.

Условные обозначения: D – индекс Симпсона, H – индекс Шеннона, μ – индекс Животовского.

Таблица 2. Значимость различий индексов разнообразия по Животовскому за период 2000-2006 г.г.

объекты сравнения	**критерий значимости**
Контроль - Дендрарий	4,86**
Контроль - Калиновский	3,20**
Контроль - Шувакишский	8,29**
Контроль - Юго-Западный	2,37**
Дендрарий - Калиновский	1,90
Дендрарий - Шувакишский	0,79
Дендрарий - Юго-Западный	2,33*
Калиновский - Шувакишский	3,52*
Калиновский - Юго-Западный	0,57
Шувакишский - Юго-Западный	3,94**

* - уровень значимости 0,05. ** - уровень значимости 0,01

Таблица 3. Значимость различий индексов разнообразия по Шеннону за период 2000-2006 г.г.

объекты сравнения	**критерий значимости**
Контроль - Юго-Западный	5,102**
Контроль - Калиновский	10,575**
Контроль - Шувакишский	11,548**
Калиновский - Юго-Западный	1,588
Калиновский - Шувакишский	3,762**
Шувакишский - Юго-Западный	3,973**
Дендрарий - Юго-Западный	2,407*
Контроль - Дендрарий	4,833**
Дендрарий - Калиновский	1,379
Дендрарий - Шувакишский	0,866

- - уровень значимости 0,05. ** - уровень значимости 0,01

землероек была там самой высокой.

Выравненность сообществ оценивали, используя индекс Пиелу (формула 7). Наиболее выравненным оказалось сообщество бурозубок в естественном лесном насаждении (Рис. 6а). Вторым по этому показателю был Юго-Западный лесопарк. Меньшая выравненность долей видов наблюдалась в Калиновском лесопарке. И наименьшая – в Шувакишском. Относительно высокая выравненность видового состава в дендрарии обусловлена той же

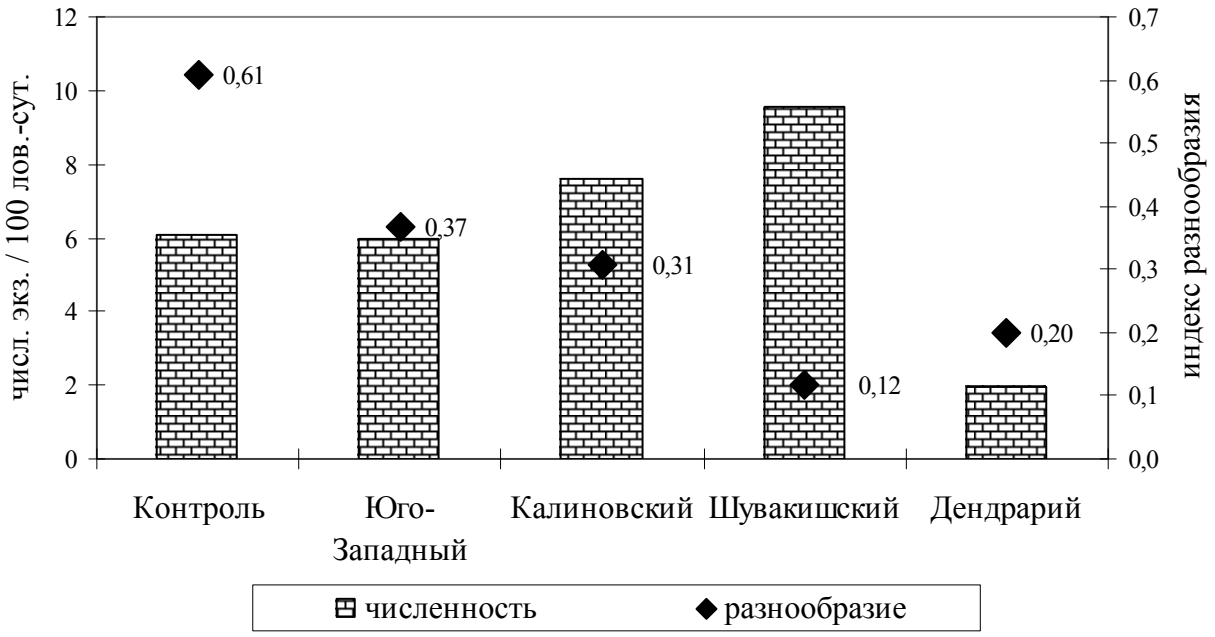


Рис. 5. Индекс разнообразия Шеннона и численность бурозубок в различных локалитетах за период 2000 – 20006 г.г.

причиной, что и высокий индекс разнообразия.

Проанализировав показатели альфа разнообразия сообществ бурозубок различных местообитаний, мы провели оценку бета разнообразия, применив для этого индекс сходства Чекановского-Съеренсена (формула 14). Отличие дендрария от остальных рассматриваемых локалитетов хорошо иллюстрируется денрограммой, построенной нами по индексам сходства (Рис. 7). Наиболее сходными оказались сообщества бурозубок естественного лесного насаждения и Юго-Западного лесопарка. Следующую несколько отличающуюся группу формируют сходные между собой Калиновский и Шувакишский лесопарки. Дендрарий значительно отстоит от всех остальных локалитетов.

Для сравнительной оценки видового разнообразия в парках Лесоводов России и ЦПКиО с другими местообитаниями, мы рассчитали и проанализировали индексы для всех местообитаний по данным за период 2004-2006 г.г. Величина выборок из различных местообитаний представлена в таблице 4.

Таблица 4. Количество особей разных видов бурозубок, отловленных в различных местообитаниях в летний период 2004 - 2006 г.г.

Вид \ Локалитет	Контроль	Юго-Западный лесопарк	Калиновский лесопарк	Шувакишский лесопарк	Лесоводов России	ЦПКиО	Дендрарий
S. araneus	57	42	65	64	46	3	13
S. caecutiens	14	1	1	0	0	0	0
S. minutus	6	4	7	3	6	1	0
всего в локалитете	77	47	73	67	52	4	13

По данным за три года (2004-2006) наибольшие индексы видового разнообразия мы наблюдали в сообществе бурозубок естественного лесного насаждения (Рис. 4б). Значимо меньшие индексы разнообразия были в Юго-Западном, Калиновском лесопарках и парке Лесоводов России (табл. 5, 6). Еще более низкое разнообразие отмечено в Шувакишском лесопарке. За период 2004 -2006 г.г. в дендрарии был отловлен только один вид – обыкновенная бурозубка, поэтому индекс разнообразия равен нулю. Относительно высокие значения индексов видового разнообразия в ЦПКиО обусловлены величиной выборки, состоящей из четырех зверьков, три из которых – *S. araneus* и один – *S. minutus*.

По той же причине в этом местообитании завышено значение индекса выравненности (Рис. 6б). Среди остальных локалитетов максимальная выравненность сообщества наблюдалась в контроле. Следующим по значению этого показателя был парк Лесоводов России, хотя в нем мы обнаружили только два вида бурозубок. Индексы выравненности в трехвидовых сообществах Калиновского и Юго-Западного лесопарков оказались ниже. Наименьшую выравненность сообщества в рассматриваемый период мы наблюдали в Шувакишском лесопарке (Рис. 6б).

При анализе дендрограммы, построенной по индексам сходства Чекановского-Съеренсена (Рис. 8), видно, что по данным за 2004-2006 г.г. наиболее сходны сообщества Калиновского и Юго-Западного лесопарков.

Таблица 5. Значимость различий индексов разнообразия по Животовскому за период 2004-2006 г.г.

объекты сравнения	критерий сравнения
Контроль - Дендрарий	4,73**
Контроль - Калиновский	2,67**
Контроль - Лесоводов	4,79**
Контроль - Шувакишский	6,01**
Контроль - Юго-Западный	2,17*
Контроль - ЦПКиО	2,07*
Дендрарий - Калиновский	2,70**
Дендрарий - Лесоводов	2,15*
Дендрарий - Шувакишский	1,38
Дендрарий - Юго-Западный	2,62**
Дендрарий - ЦПКиО	2,32*
Калиновский - Лесоводов	1,19
Калиновский - Шувакишский	2,29*
Калиновский - Юго-Западный	0,13
Калиновский - ЦПКиО	0,04
Лесоводов - Шувакишский	1,46
Лесоводов - Юго-Западный	1,16
Лесоводов - ЦПКиО	0,84
Шувакишский - Юго-Западный	2,10*
Шувакишский - ЦПКиО	1,65

* - уровень значимости 0,05

** - уровень значимости 0,01

Близок к ним парк Лесоводов России. Дендрарий и Шувакишский лесопарк образуют отдельный кластер. Контроль отличается от всех остальных локалитетов. В целом сгруппированные кластеры совпадают с теми группами, которые образуются при рассмотрении индексов разнообразия за указанный период. Вероятно, наблюдаемые нами различия в индексах разнообразия и выравненности видового состава в сообществах бурозубок во многом обусловлены рекреационной нарушенностью лесопарков. Исключением является дендрарий, где рекреация самая минимальная. Этот локалитет занимает в нашем исследовании особое место в связи с уникальностью его положения и режима использования.

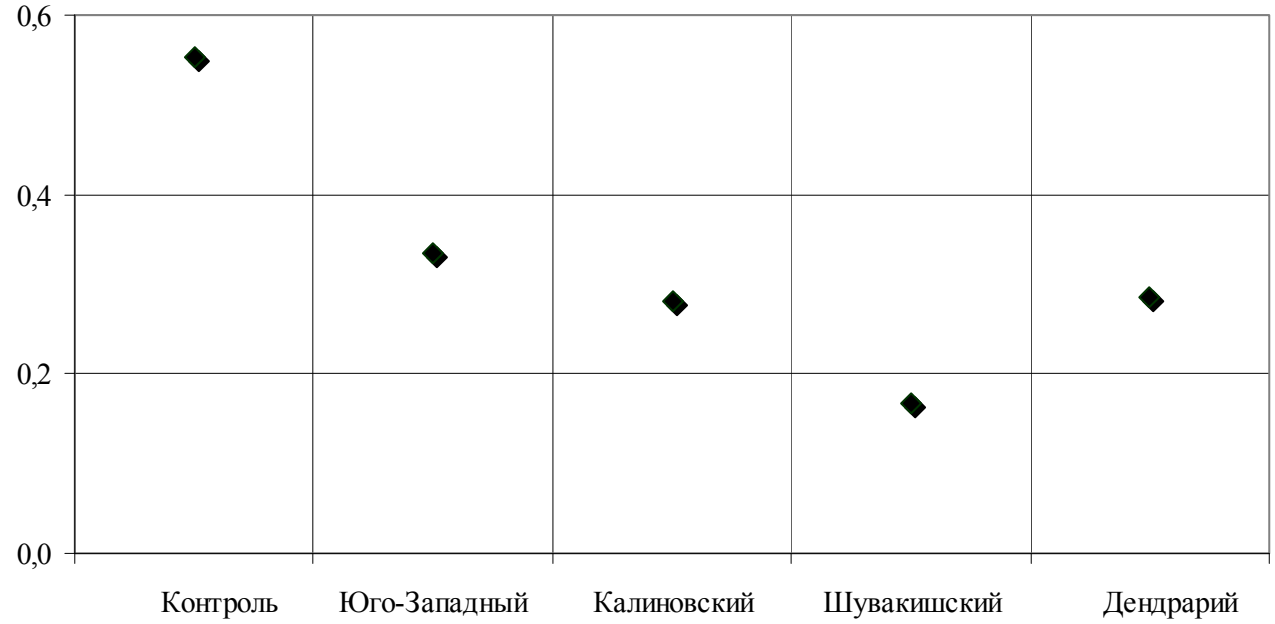
Таблица 6. Значимость различий индексов разнообразия по Шеннону за период 2004-2006 г.г.

объекты сравнения	**критерий значимости**
Контроль - Юго-Западный	3,897**
Контроль - Калиновский	9,102**
Контроль - Шувакишский	14,392**
Контроль - ЦПКиО	0,597
Контроль - Лесоводов	13,337**
Контроль - Дендрарий	10,803**
Дендрарий - Калиновский	4,988**
Дендрарий - Лесоводов	4,880**
Дендрарий - Шувакишский	3,267*
Дендрарий - Юго-Западный	3,555*
Дендрарий - ЦПКиО	1,930
Калиновский - Лесоводов	1,153
Калиновский - Шувакишский	3,799**
Калиновский – Юго-Западный	0,066
Калиновский - ЦПКиО	0,625
Лесоводов - Шувакишский	3,694**
Лесоводов - Юго-Западный	0,418
Лесоводов - ЦПКиО	0,726
Шувакишский – Юго-Западный	2,202
Шувакишский - ЦПКиО	1,327

- *- уровень значимости 0,05.
- ** - уровень значимости 0,01

Он находится внутри города, но закрыт для посещения и в значительной степени изолирован от лесопарковой зоны. По состоянию подлеска, и травяно-кустарничкового яруса дендрарий занимает промежуточное положение между лесопарками и естественным лесным насаждением. Отсутствие пресса рекреации благоприятно для мелких млекопитающих, обитающих в дендрарии, но его небольшие размеры (около 50 га) и фактическая изолированность от лесов, видимо, и послужили причиной очень низкой численности бурозубок. При этом индекс видового разнообразия в дендрарии не самый низкий, но его значение, как мы уже упоминали, может быть статистическим артефактом.

А



Б

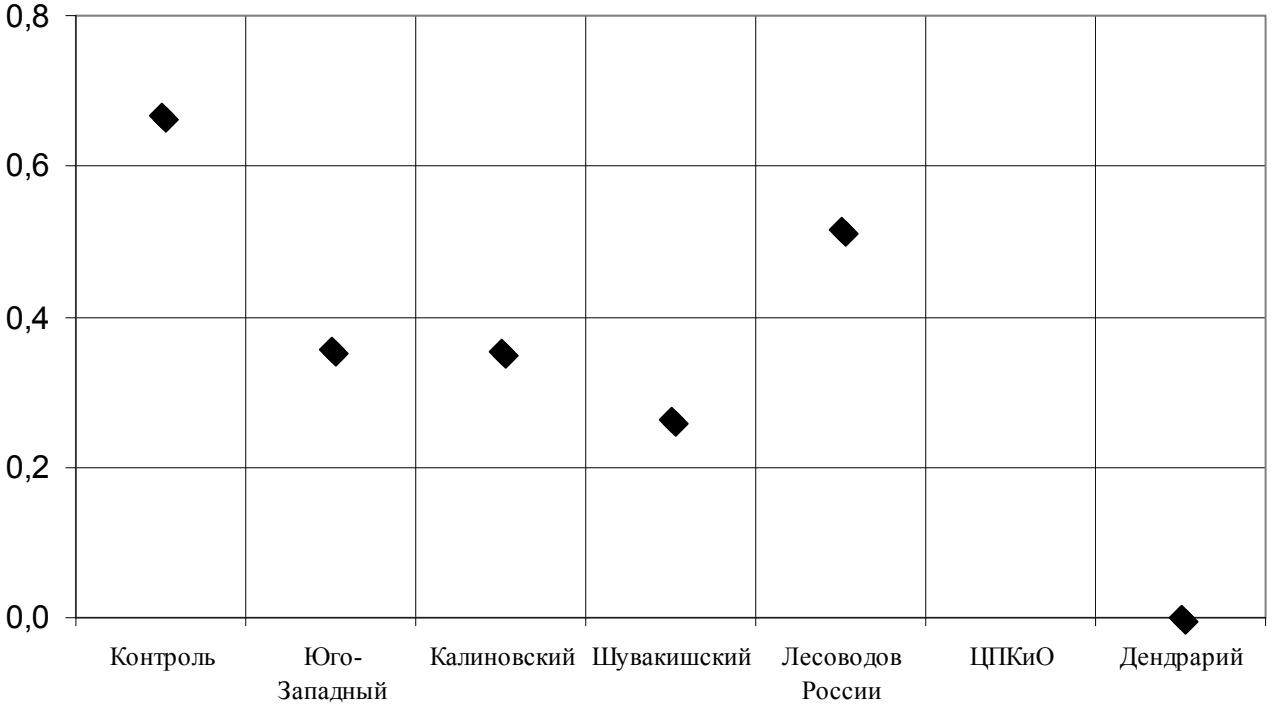


Рис. 6. Выравненность видового состава сообществ бурозубок различных локалитетов по индексу Пиелу. **А** – по данным 2000-2006 г.г., **Б** – по данным 2004-2006 г.г.

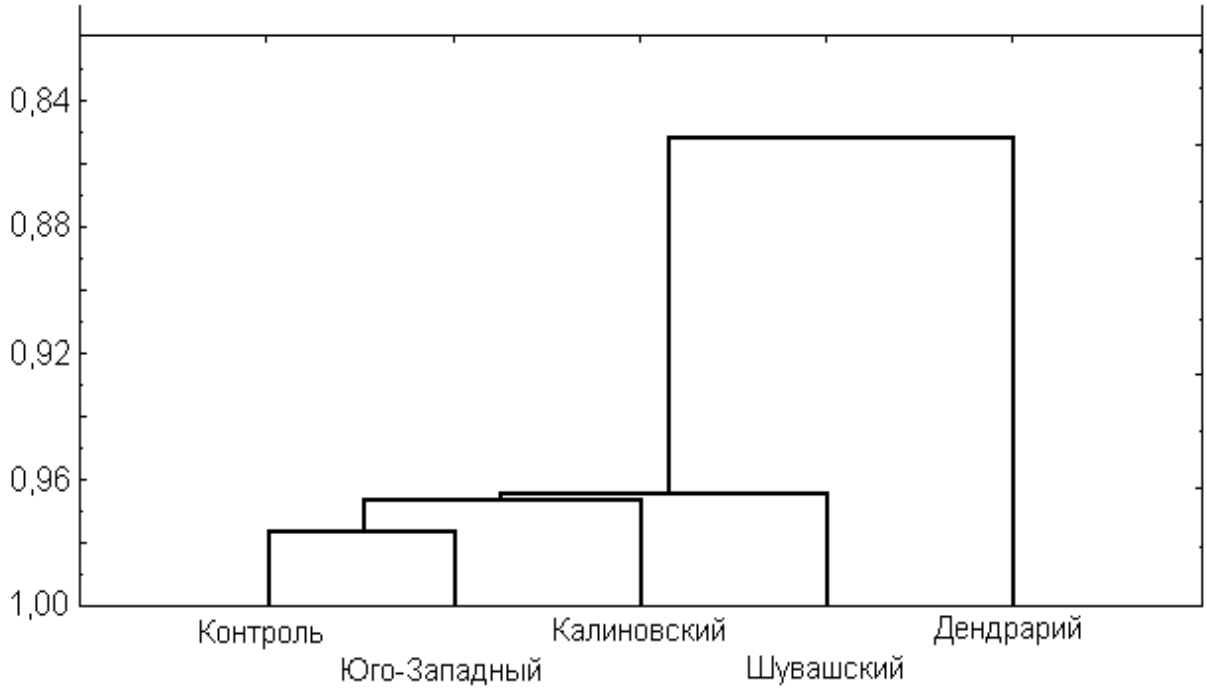


Рис. 7. Денрограмма по индексам сходства Чекановского-Съеренсена по данным 2000-2006 г.г.

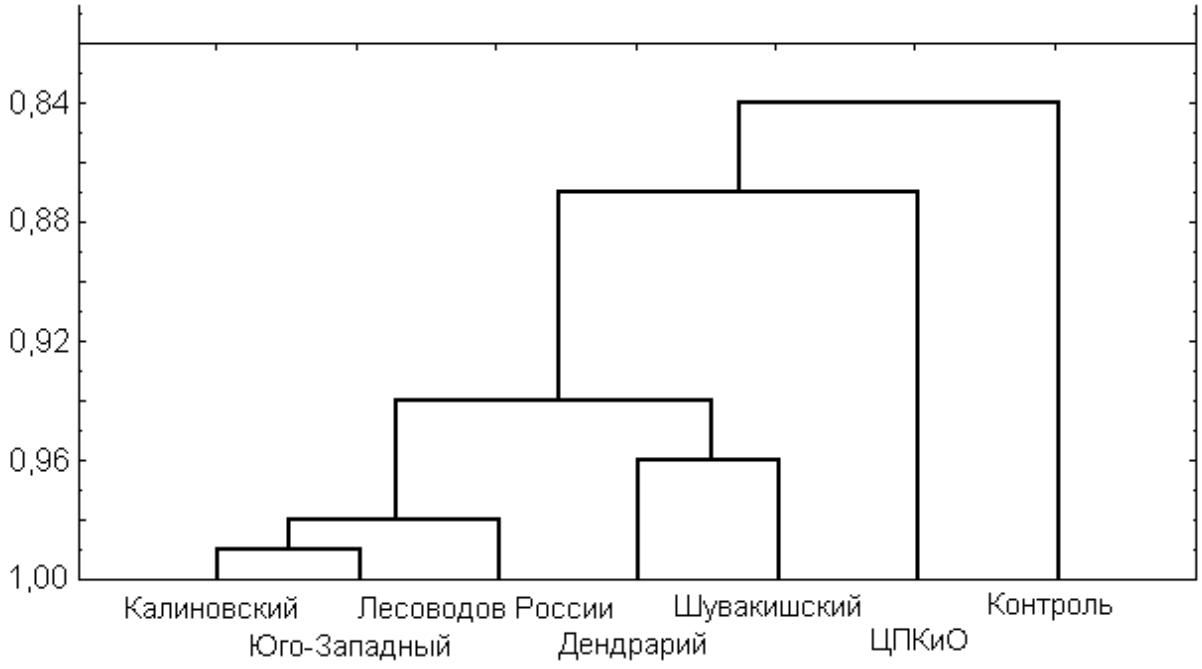


Рис. 8. Денрограмма по индексам сходства Чекановского-Съеренсена по данным 2004-2006 г.г.

Окраинные лесопарки превосходят дендрарий по размерам и спектру биотопов, поэтому индексы разнообразия и выравненность видового состава в них в основном выше, чем в дендрарии, но ниже, чем в контроле, т.к. менее эвритопные и экологически пластичные виды оказываются более чувствительными к антропогенному воздействию.

Таким образом, на урбанизированных территориях видовое разнообразие бурозубок снижается, и распределение видов в сообществах становится менее равномерным, смещаясь в сторону доминирования наиболее экологически пластичного вида – *Sorex araneus*. На высокую степень экологической пластичности этого вида, обеспечивающую в том числе и существование на антропогенно-трансформированных ландшафтах, указывают и другие авторы (Денисова, 1997; Карасева, 1998; Петров, Быховец, 1999; Колегова, 1999; Nesvadbova Jirina et all, 2002; Minkova Teodora V., Popov Vasil V., 2002; Ladurner Eva, Muller Jurg Paul, 2001).

4.3. Демографические параметры популяций обыкновенной бурозубки.

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – самый распространенный вид рода *Sorex*, в лесной зоне Евразии и, в частности на Среднем Урале (Большаков, 1996; Млекопитающие Свердловской области, 2000). Поэтому мы выбрали его для анализа популяционных механизмов адаптации к условиям урбанизации, изучив динамику численности и динамику демографических параметров в разных популяциях города в сравнении с популяцией обыкновенной бурозубки неподверженной влиянию урбанизации.

Ранее нами было установлено (Толкачев, 2002, 2003; Черноусова, Толкачев 2005, 2006б, 2006г; Черноусова и др., 2006а), что *S. araneus* – супердоминант в сообществах бурозубок всех локалитетов, как естественных, так и трансформированных (Рис. 9). Поэтому по динамике численности изученные популяции обыкновенной бурозубки естественно распадаются на те же три группы, что и сообщества бурозубок, включающие и другие виды.

Мы проанализировали демографические параметры (возрастную и половую структуру) популяций наиболее многочисленного по нашим данным вида бурозубок – *S. araneus*.

4.3.1. Возрастной состав.

Возрастной состав в населении обыкновенной бурозубки естественного лесного насаждения практически не менялся по годам и оказался не связанным с динамикой численности (R=0,3 P=0,53) (Рис. 10). Численность обыкновенной бурозубки в естественном природном сообществе в большинство лет исследования была ниже, чем в городских популяциях (за исключением дендрария Ботанического сада УрО РАН). Относительная доля сеголеток оставалась примерно на одном, довольно высоком, уровне всегда превышая 50%. Так как известно (Ивантер, 1985), что основной вклад в

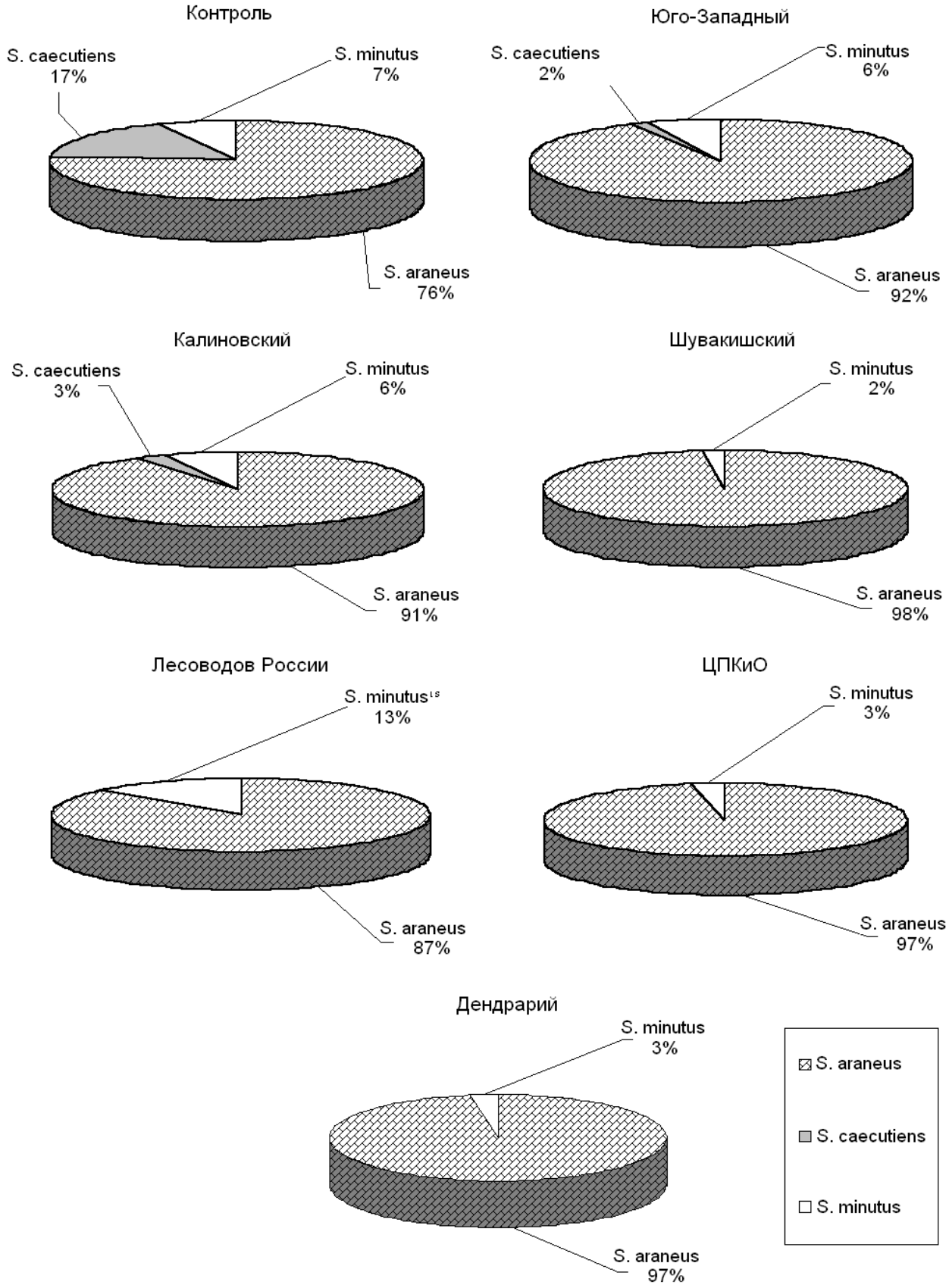


Рис. 9. Доли трех видов бурозубок в сообществах различных местообитаний.

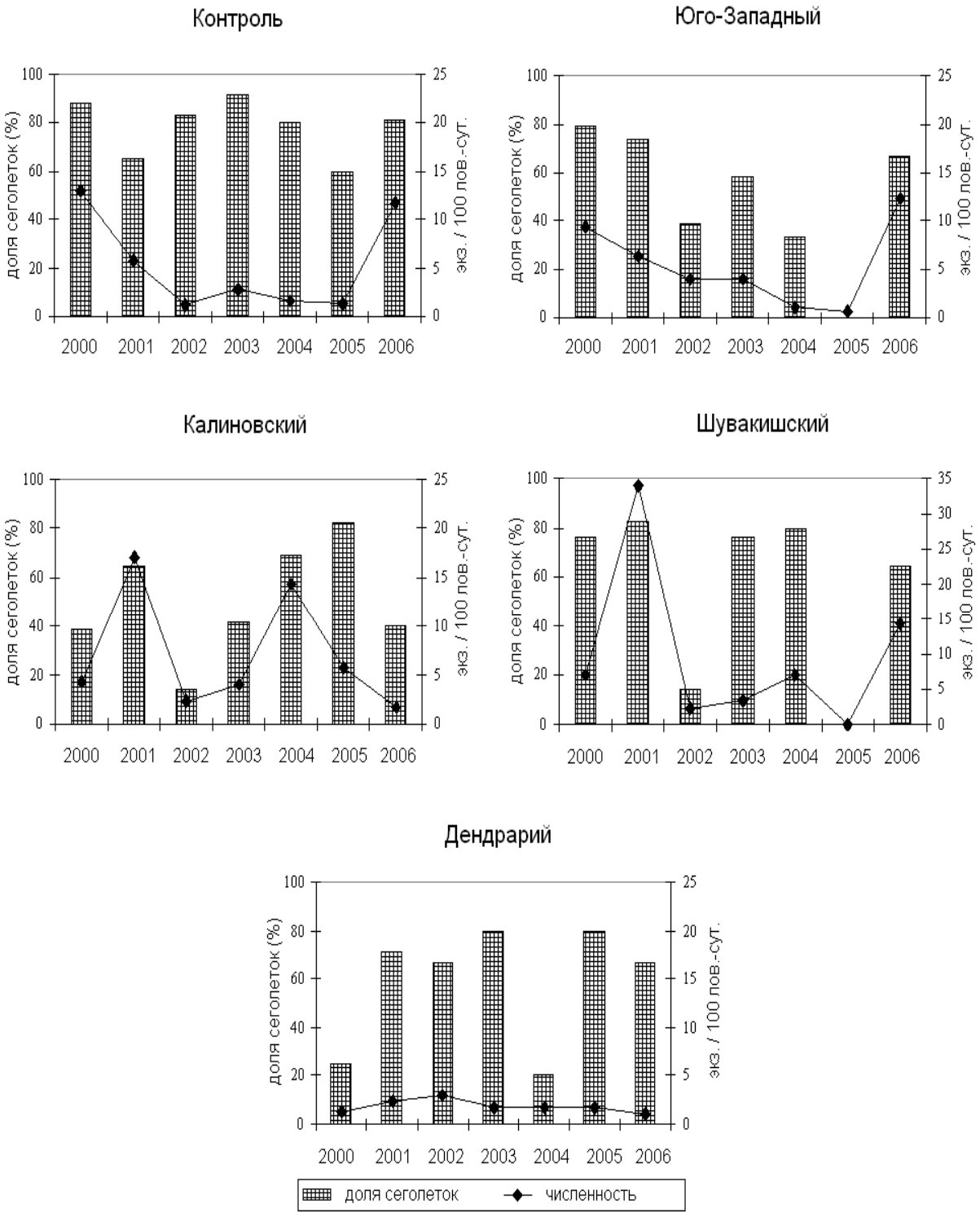


Рис. 10. Доля сеголеток и численность обыкновенной бурозубки в различных локалитетах в 2000 – 2006 г. г.

прирост численности у бурозубок вносят перезимовавшие животные, то, возможно, именно потому, что доля перезимовавших в контроле мала, численность бурозубок здесь почти всегда ниже, чем в окраинных лесопарках.

Для городских популяций отмечено заметное колебание возрастного состава в разные годы (Рис. 10). Причем, доля сеголеток в популяциях коррелирует с динамикой общей численности, что вполне естественно, т.к. популяция животных в годы высокой численности в середине лета, когда происходит ее резкое нарастание, и должна складываться главным образом из животных текущего года рождения ($R=0,58$ $P=0,006$). В годы депрессии численности городские популяции обыкновенной бурозубки были представлены в основном зимовавшими зверьками. В дендрарии, в отличие от окраинных популяций, связь между общей численностью и долей сеголеток не выражена ($R=0,26$ $P=0,57$).

В парке Лесоводов России и ЦПКиО исследования проводили в 2004 – 2006 г.г. Выявили, что в сообществе бурозубок парка Лесоводов России на фоне неуклонно растущей численности доля сеголеток снижалась, но оставалась весьма значительной. Данные по летним отловам в ЦПКиО оказались слишком скудными для проведения демографического анализа.

В 2004 – 2006 годах мы проводили дополнительные отловы во всех местообитаниях в осенний период для того, что бы выявить особенности сезонных изменений в сообществах бурозубок. В летний период (июнь - июль) популяции обыкновенной бурозубки как в городских местообитаниях, так и на участке естественного лесного насаждения были представлены в основном животными текущего года рождения. Их доля, как правило, превышала 50% (Рис. 11-13). Исключениями являются Юго-Западный лесопарк и дендрарий в 2004 году, Юго-Западный и Шувакишский лесопарки в 2005 г. и Калиновский лесопарк в 2006 г. Во всех вышеперечисленных случаях летняя численность *S. araneus* была очень низкой, а в упомянутых лесопарках в эти периоды мы наблюдали минимальные показатели обилия землероек за весь период исследований (2000-2006).

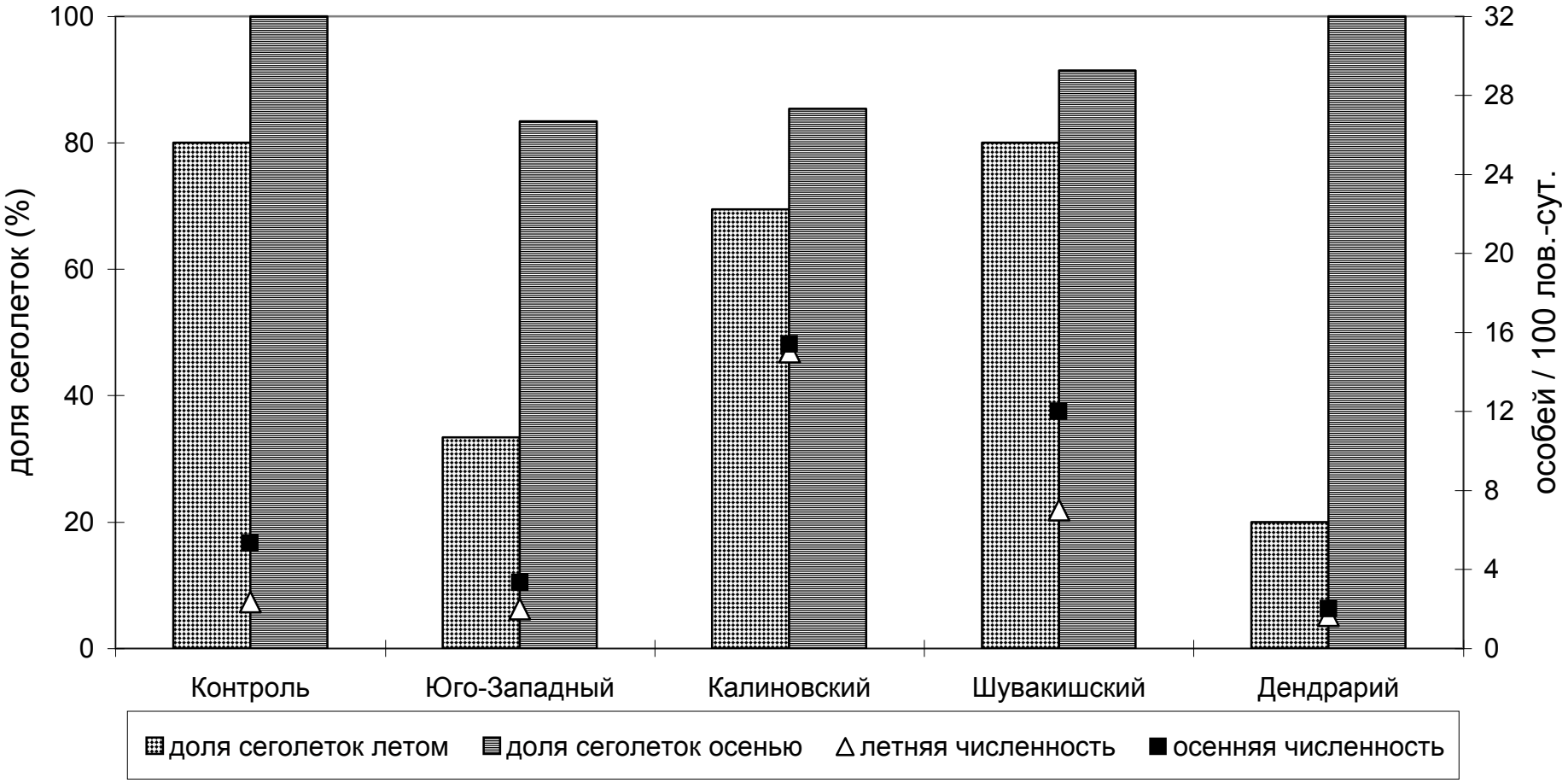


Рис. 11. Доля сеголеток и численность S.araneus летом и осенью 2004 года

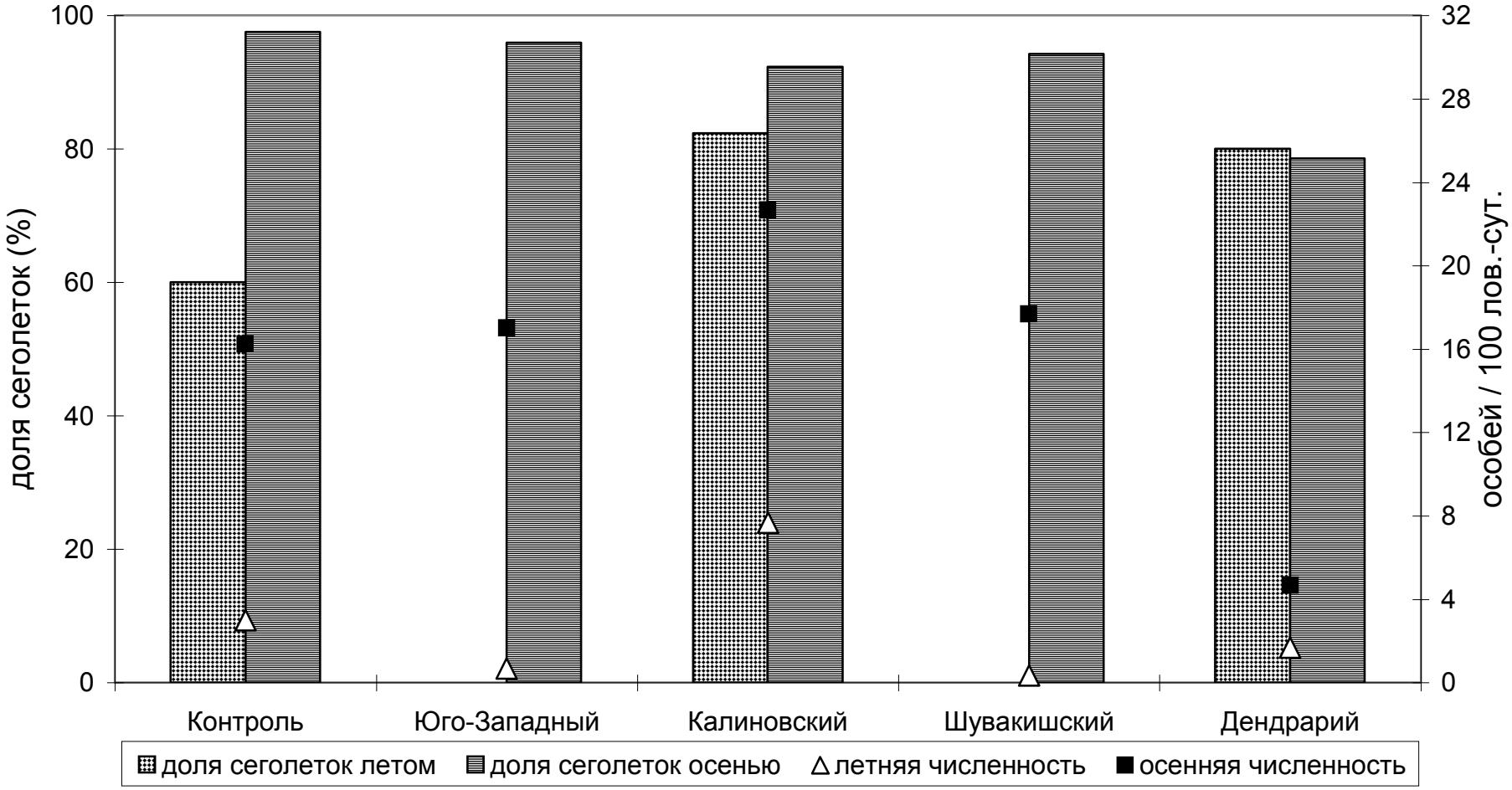


Рис. 12. Доля сеголеток и численность S.araneus летом и осенью 2005 года

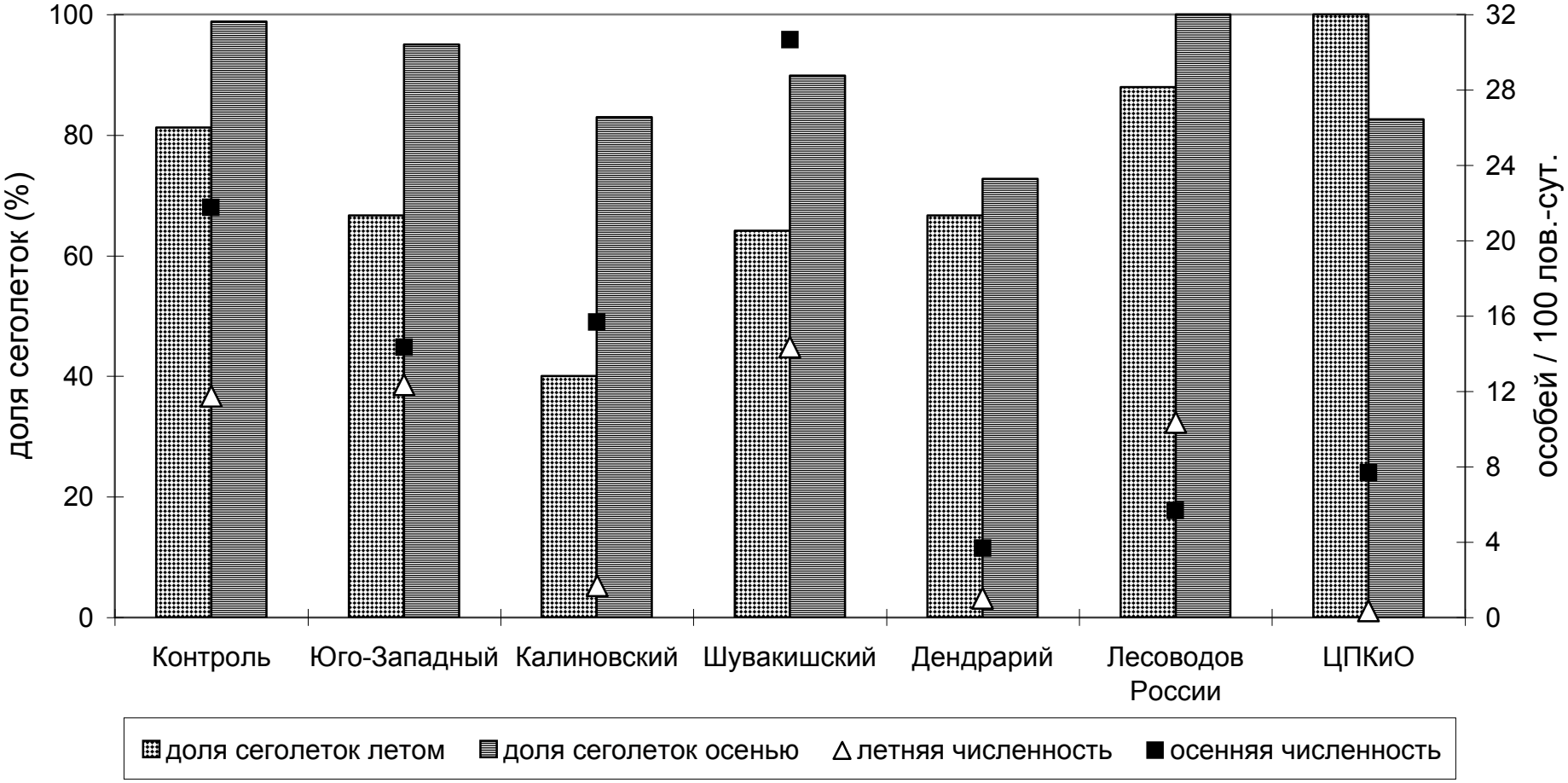


Рис. 13. Доля сеголеток и численность S.araneus летом и осенью 2006 года

Известно, что сезонный пик численности бурозубок приходится на конец лета – начало осени (Пузаченко, 1997; "Использование пространства…", 2001;). Полученные нами результаты согласуются с литературными данными. В 2004 -2006 гг. мы наблюдали увеличение численности зверьков к осени во всех исследуемых локалитетах за исключением парка Лесоводов России в 2006 году. Однако, несмотря на совпадение сроков отловов, темпы увеличения численности зверьков заметно различались по годам. В 2004 г. увеличение обилия бурозубок к осени повсеместно было крайне незначительным (Рис. 11), тогда как в 2005 г. осеннее обилие обыкновенной бурозубки кратно превышало летнее во всех обследованных местообитаниях (Рис. 12). В 2006 году осенний подъем численности был значительным только в ЦПКиО, Калиновском и Шувакишском лесопарках и в контроле (Рис. 13).

Во всех случаях доля сеголеток осенью либо увеличивается по сравнению с летом, либо практически не меняется. Увеличение доли сеголеток в населении мелких млекопитающих, в том числе и бурозубок, осенью является естественным процессом и не раз отмечалось исследователями (Большаков, 1996). Вслед за выраженным осенним пиком численности бурозубок во всех местообитаниях в 2005 году, мы наблюдали увеличение летнего обилия зверьков в 2006 г. по сравнению с аналогичным показателем в 2005 г. в большинстве локалитетов (Рис. 12-13). Исключениями были дендрарий, где численность бурозубок была низка в течение всего периода исследований, и Калиновский лесопарк, где летнее обилие *S. araneus* в 2006 г. было ниже, чем в 2005 г.

Таким образом, в пригородных лесопарках удалось обнаружить зависимость доли сеголеток и общей численности землероек, в отличие от контроля, где доля животных текущего года рождения всегда превышала 50%. Указанные отличия могут свидетельствовать о различном способе функционирования популяционных группировок, обитающих в городских и естественных местообитаниях. В изолированных городских локалитетах

(дендрарий и ЦПКиО) обилие *S. araneus* было крайне низко в течение всего периода исследований, поэтому анализ возрастной структуры населения обыкновенной бурозубки в этих местообитаниях затруднен. Однако, можно предположить, что там могут наблюдаться изменения соотношения животных разных возрастов сходные с таковыми в лесопарках. Различий в летнее-осенней динамике возрастной структуры между трансформированными и естественным местообитанием выявить не удалось.

4.3.2. Соотношение полов.

Очевидно, что соотношение самок и самцов в популяции создает предпосылки для формирования ее последующей численности. Именно поэтому мы рассмотрели половую структуру, исследуемых нами локалитетов.

Почти во все годы в изучаемых нами популяциях *S. araneus* – если соотношение полов не было близко 1:1, то преобладали самцы (Рис. 14). Этот факт отмечался многими авторами (Большаков и др., 1996; Кыдыралиев 1969; Юдин, 1962).

Для населения обыкновенной бурозубки всех местообитаний обнаружена связь между общей численностью и долей самок (Рис. 14). Фактически во всех популяциях максимальная доля самок приходилась на годы высокой численности. В популяциях дендрария и парка Лесоводов России между численностью и долей самок связь выявить не удалось, что, скорее всего, является следствием низкого обилия бурозубок. В 2005 и 2006 г.г. в дендрарии местообитании на фоне низкой численности самки отсутствовали.

Принято считать, что основной вклад в прирост численности бурозубок вносят перезимовавшие самки (Ивантер, 1985). По нашим данным их доля от общего количества бурозубок в среднем в различных местообитаниях составляет от 3,5% до 15,9%. При этом между численностью перезимовавших самок и общей численностью *S. araneus* существует положительная связь (Рис. 15). Коэффициент корреляции суммарно для всех местообитаний и по всем годам равен 0,78 (P=0,01). Как мы уже упоминали ранее, в изучаемых нами популяциях обыкновенной бурозубки в летний период соотношение полов было близко 1:1 с незначительным преобладанием самцов в некоторые годы. К осени в большинстве местообитаний мы наблюдали увеличение доли самок (Рис. 16-18). Однако на фоне высокой численности доля самок могла сокращаться от лета к осени.

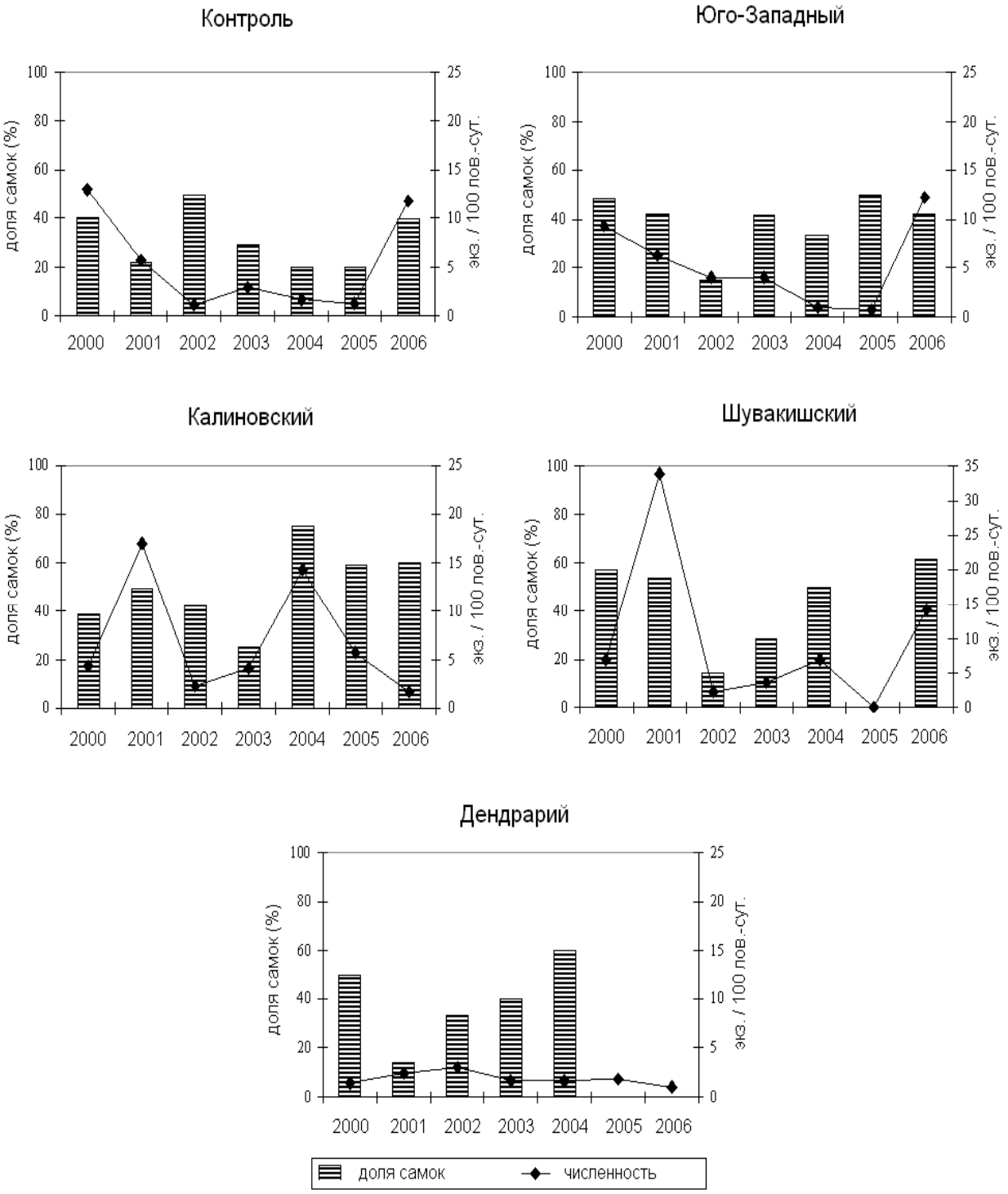


Рис. 14. Доля самок и численность обыкновенной бурозубки в различных локалитетах в 2000 – 2006 г. г.

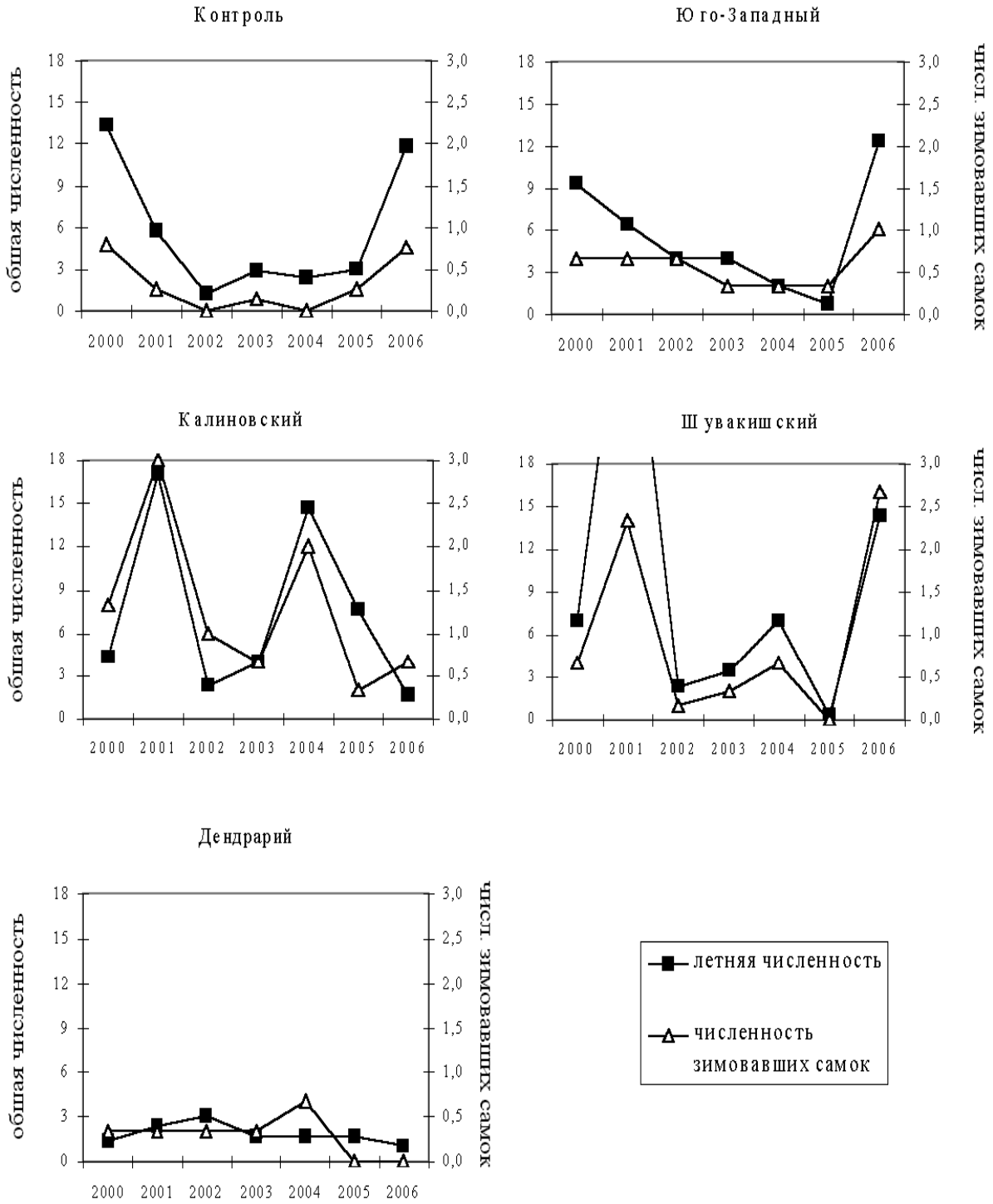


Рис. 15. Общая летняя численность *S. araneus* и обилие зимовавших самок.

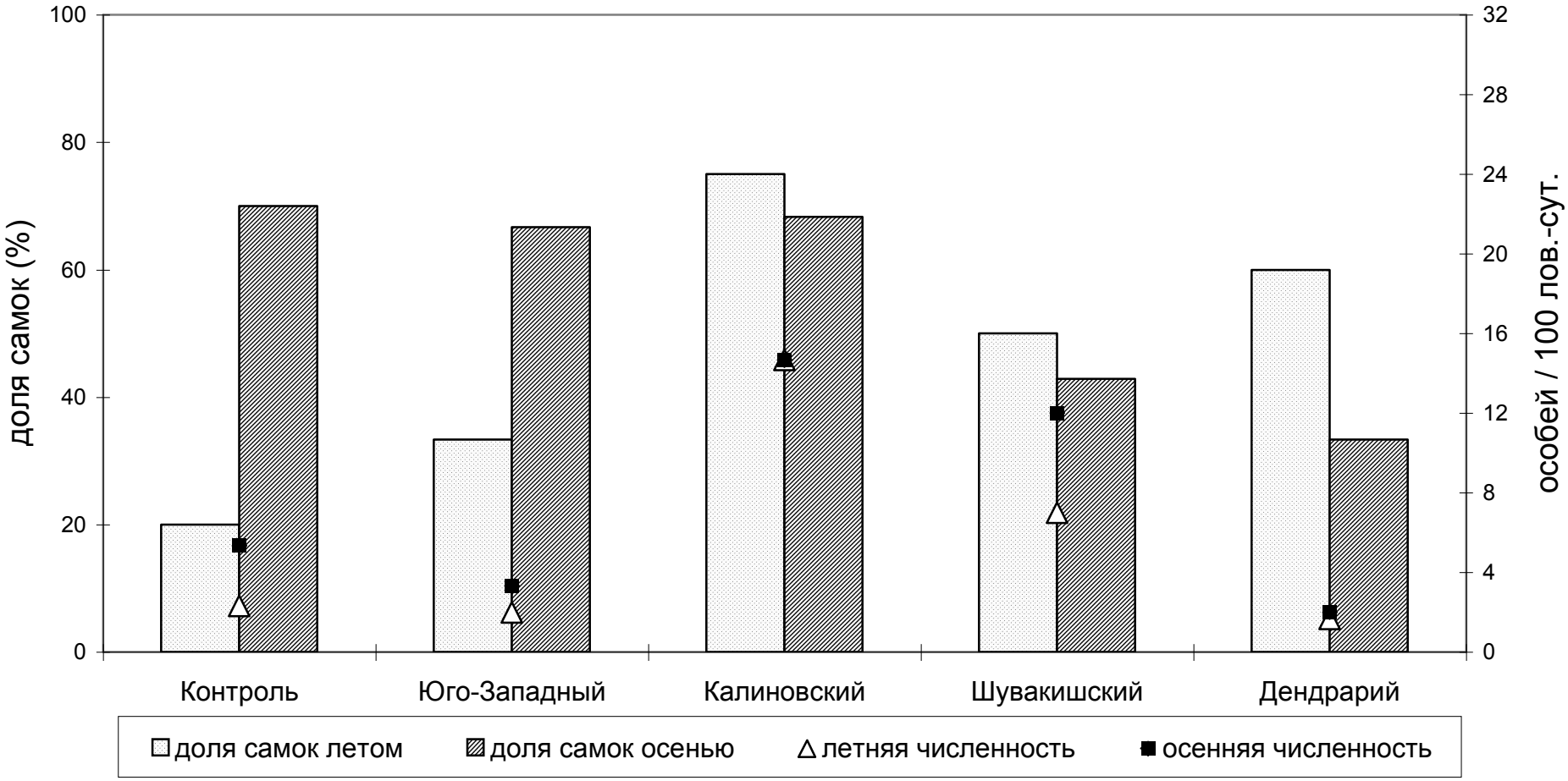


Рис. 16. Доля самок и численность S.araneus летом и осенью 2004 года

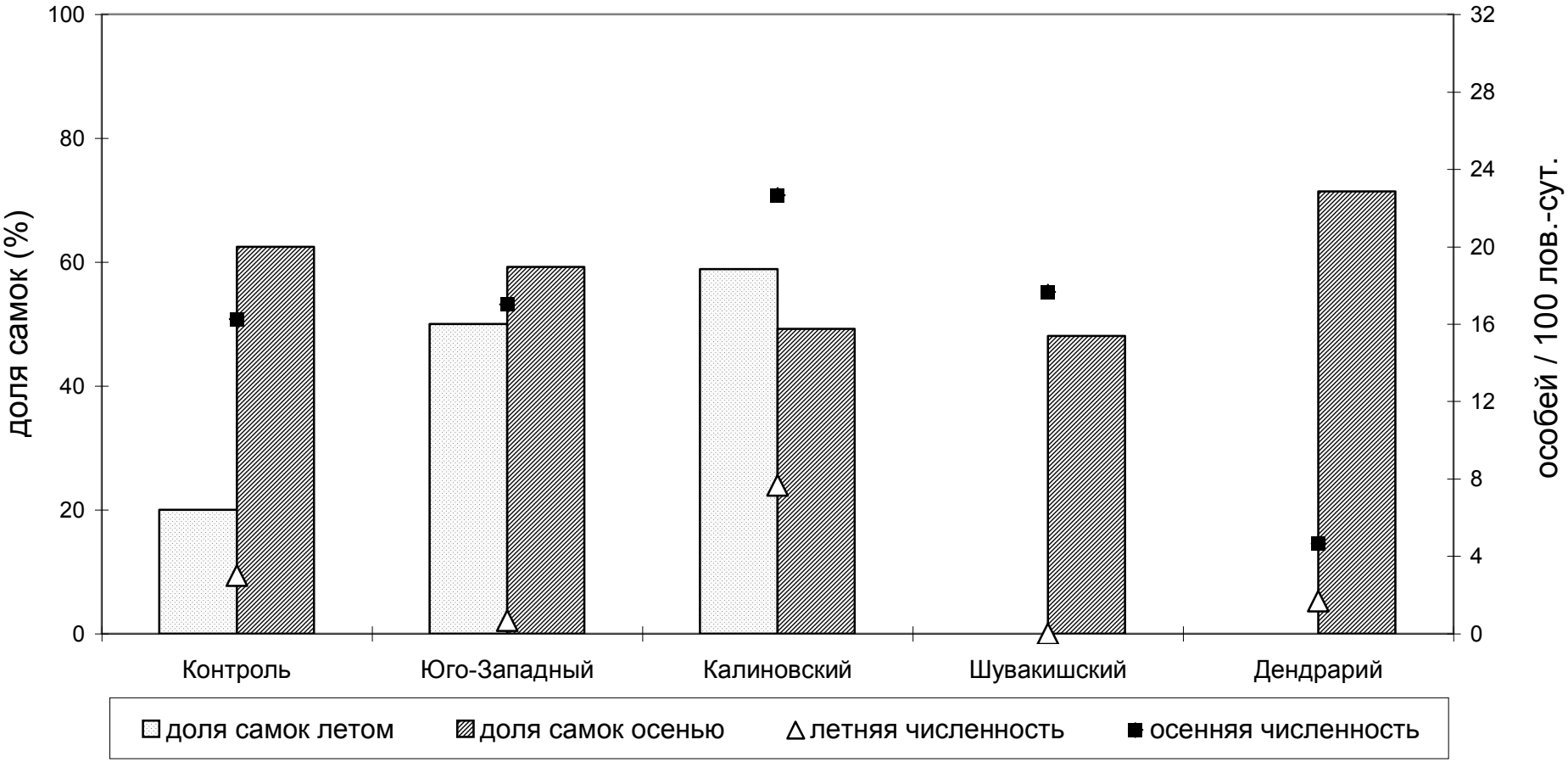


Рис. 17. Доля самок и численность S.araneus летом и осенью 2005 года

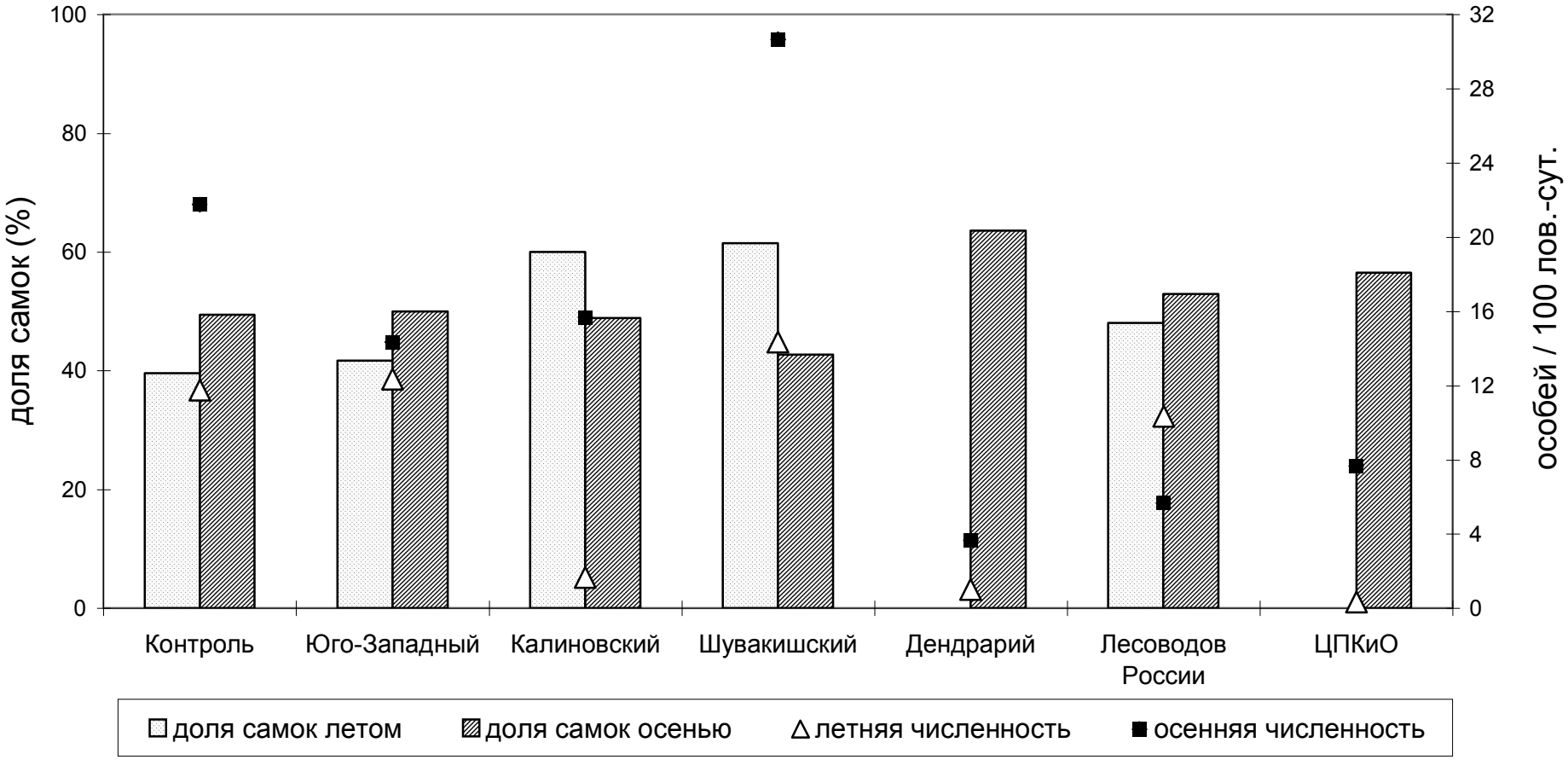


Рис. 18. Доля самок и численность S.araneus летом и осенью 2006 года

При этом на следующий год мы отмечали снижение летней численности землероек. Именно такой случай мы наблюдали в Шувакишском лесопарке в 2004 году и в Калиновском в 2004 - 2005 г.г. Напротив, повышения летней численности в текущий год в связи с увеличением доли самок предшествующей осенью, выявить не удалось.

В.Н. Большаков с соавторами (1996) отмечают преобладание самцов в группе зимовавших животных. Преобладание самцов в группе зимовавших отмечено так же Б.С. Юдиным (1962) для обыкновенной и средней бурозубок. По нашим данным соотношение полов среди зимовавших бурозубок по многолетним данным летних отловов смещено в пользу самцов или равно 1:1, что, учитывая осенний тренд в сторону самок, может свидетельствовать либо о повышенной смертности самок в зимний период, либо о большей подвижности взрослых самцов. Большинство исследователей придерживаются мнения о существовании этологических различий между полами в группе зимовавших зверьков обыкновенной бурозубки (Пучковский, 1969; Ивантер и др, 1992; Большаков, 1996; Щипанов, Купцов, 2004). Тот же факт известен для *S. caecutiens* ("Использование пространства…", 2001).

Таким образом, в изученных нами популяциях обыкновенной бурозубки, как в подвергающихся воздействию урбанизации, так и в контрольной, мы обнаружили связь между общей численностью и долей самок. Этот факт свидетельствует о том, что изучаемые нами популяции *S. araneus* способны поддерживать сами себя, а локалитеты, в которых они обитают не являются «местообитаниями-стоками» согласно концепции «источник-сток».

4.4. Оценка состояния животных

4.4.1. Упитанность

Индекс упитанности (отношение веса тела к его длине) может служить одним из косвенных показателей общего состояния животных. Очевидно, что степень упитанности может характеризовать как доступную в данном местообитании кормовую базу, так и комплекс воздействий, вызывающих физиологический стресс, одной из причин проявления которого может быть высокая плотность населения. Поэтому мы сравнили среднюю упитанность бурозубок во всех изученных локалитетах города и естественного лесного насаждения, а также на разных фазах динамики численности этих популяций. Рассматривали наиболее многочисленный вид землероек – *S. araneus*, используя данные только летних отловов. Поскольку, проведя предварительные расчеты, мы не выявили значимых различий между полами по среднему индексу упитанности, самцов и самок рассматривали как единую выборку.

Для статистической обработки мы использовали дисперсионный анализ. В расчеты не были включены бурозубки ЦПКиО, так как в этом местообитании исследования проводились только три года (с 2004 г. по 2006 г.), и величина выборки была недостаточной (n=3).

Проведенный анализ показал, что наиболее упитанными были землеройки дендрария Ботанического сада (рис. 19), и именно в этом местообитании мы наблюдали самую низкую численность обыкновенной бурозубки в течение всех лет исследования. Средний индекс упитанности животных в дендрарии отличался значимо только от аналогичных показателей естественного лесного насаждения, Шувакишского лесопарка и парка Лесоводов России. Хотя средний индекс упитанности бурозубок дендрария отличался от индексов контроля и Калиновского лесопарка, в этих случаях различия были незначимы. Отличия по среднему индексу

упитанности землероек при сравнениях между всеми лесопарками и контролем, оказались незначимыми.

Для того чтобы изучить зависимость индекса упитанности от фазы

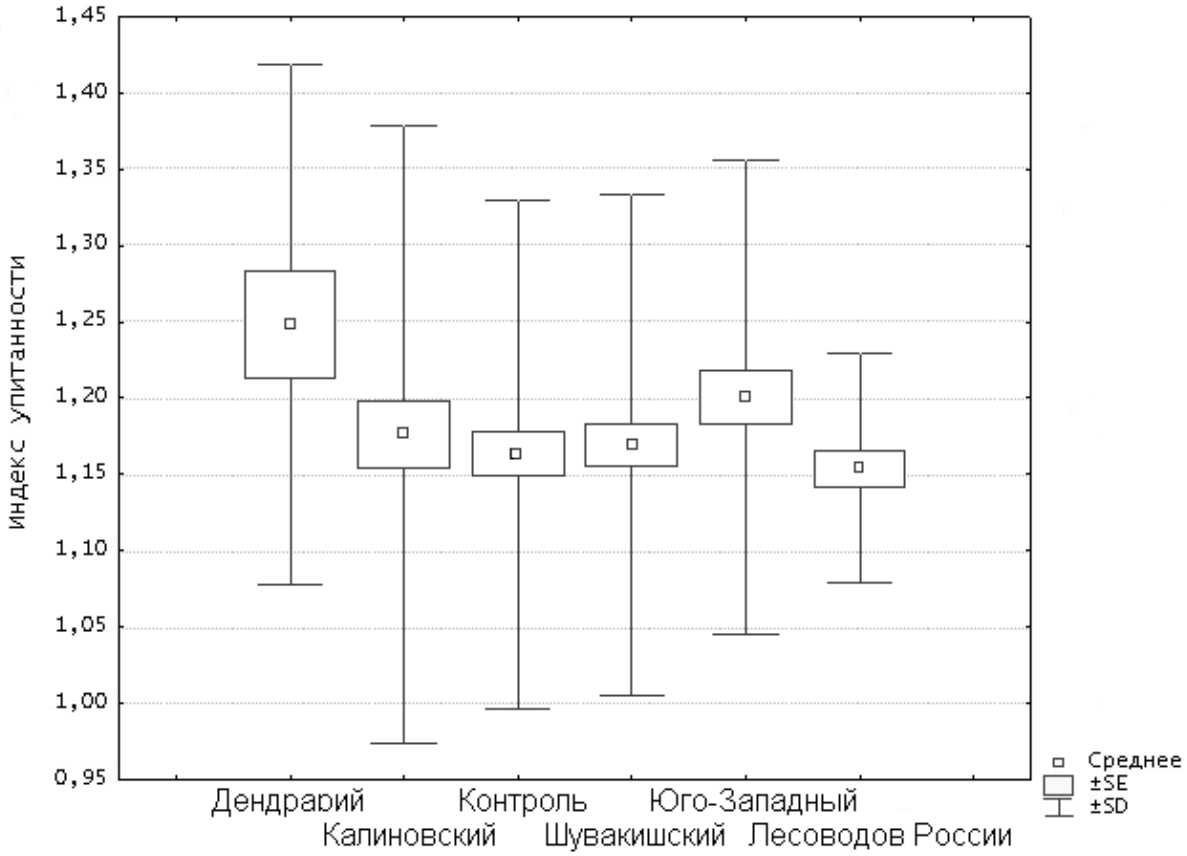


Рис. 19. Средние индексы упитанности обыкновенной бурозубки в различных местообитаниях.

Условные обозначения: SE – стандартная ошибка, SD – стандартное отклонение.

численности, с учетом взаимодействия двух факторов (фазы численности и местообитания), мы применили двухфакторный дисперсионный анализ. Рассматривали популяции только тех местообитаний, в которых динамика численности *S. araneus* четко выражена: Калиновского, Шувакишского, Юго-Западного лесопарков и естественного лесного насаждения. В зависимости от фазы численности, на которой находилась каждая популяция

в период обследования, был сформирован ряд значений этого фактора, каждое с двумя возможными вариантами: высокий или низкий показатель обилия.

Расчеты показали, что в периоды низкой численности индекс упитанности бурозубок был в среднем значимо выше, чем в периоды высокой. Можно предположить, что большая упитанность животных при их низкой численности является результатом более спокойной жизни, т.е. меньшим проявлением эффекта стресса при низкой плотности их населения (рис. 20).

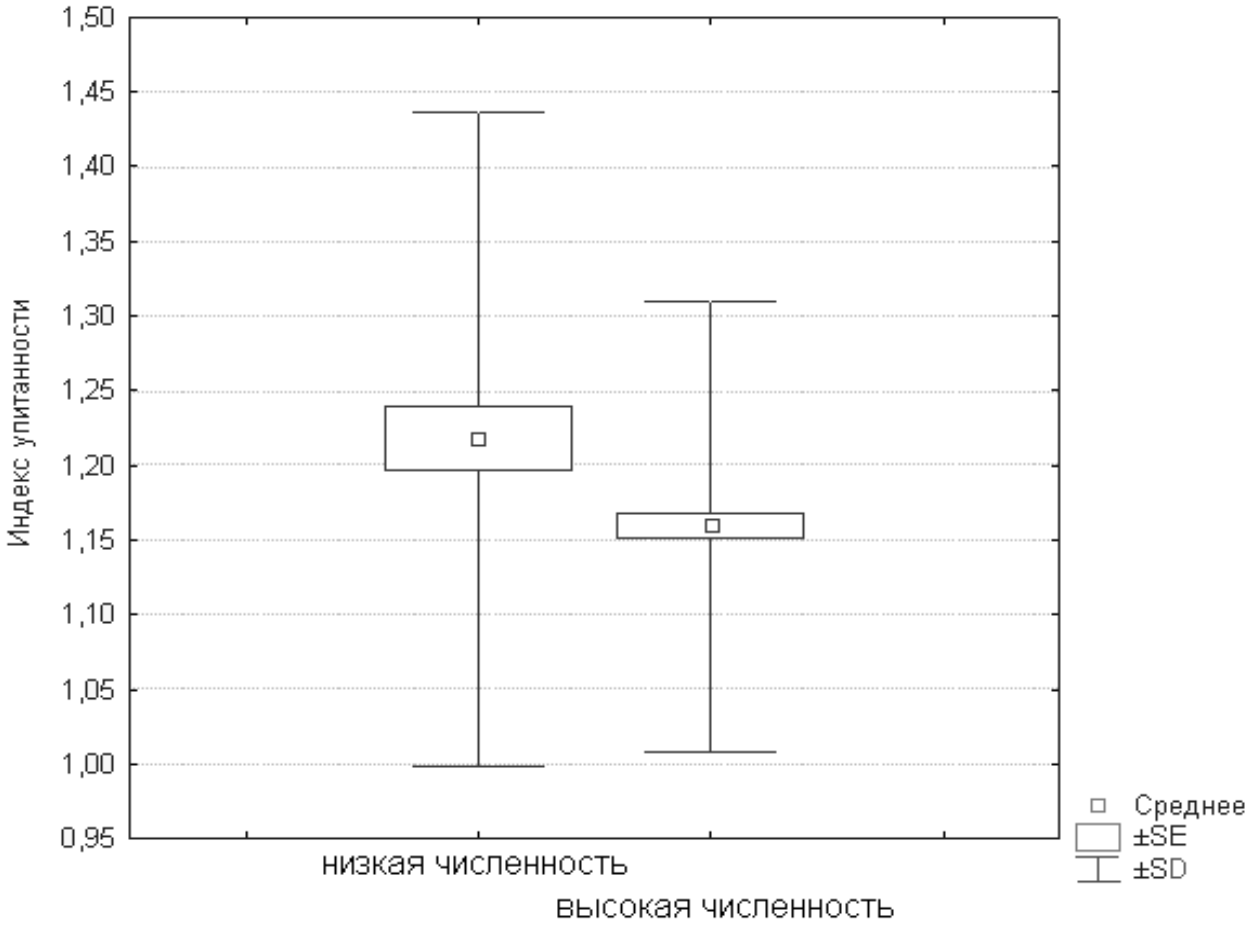


Рис. 20. Средние индексы упитанности обыкновенной бурозубки на разных этапах динамики численности.

Условные обозначения: SE – стандартная ошибка, SD – стандартное отклонение.

Взаимодействие факторов фазы численности и местообитания, оцененное с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, оказалось статистически значимым. Как мы показали выше, среди обследованных популяций *S. araneus* в среднем наиболее упитанными оказались животные из дендрария Ботанического сада, где обилие бурозубок было низким в течение всех лет исследования. И так как мы обнаружили обратнопропорциональную зависимость упитанности бурозубок от их обилия, вероятно, в данном случае именно невысокая численность, а не свойства местообитания (главным образом, кормовой базы), послужили причиной более высокого среднего индекса упитанности землероек в этом локалитете, по сравнению с другими.

Таким образом, основным фактором, влияющим на упитанность обыкновенной бурозубки, в нашем случае оказалась фаза численности, на которой находится популяция. Кормовая база обследованных местообитаний, вероятно, не влияет заметно ни на численность бурозубок, ни на их упитанность.

4.4.2. Цветовые аберрации окраски зубов бурозубок

Животные, обитающие вблизи крупного промышленного города, находятся в условиях по ряду параметров отличающихся от естественных. Одним из важнейших компонентов антропогенного воздействия для мелких млекопитающих является повышение химической гетерогенности среды.

Изучение зубной системы млекопитающих имеет большое значение в микроэволюционных исследованиях (Polly, 2005; Большаков и др., 1980). Дентальные характеристики широко применяются в популяционных исследованиях в связи с морфологической сложностью и разнообразием зубов млекопитающих. При изучении зубной системы бурозубок, как и других млекопитающих, обычно пользуются метрическими характеристиками зубного ряда или формой отдельных зубов (например: Долгов, 1985; Левых, 2001; Павлинов, 2004; Polly, 2001, 2005). При этом обычно остается вне поля зрения такая общая для всего рода бурозубок характеристика, как пигментация зубов. Нам известны только две работы, в которых упоминаются нарушения окраски эмали, в частности, наличие депигментированных участков (Онищенко и др., 2004; Онищенко и др., 2005).

Целью этой части нашего исследования было изучение особенностей пигментации зубов бурозубок, обитающих в лесопарках Екатеринбурга в сравнении с бурозубками из естественных местообитаний. Мы предполагали, что под воздействием урбанизации у землероек могут появиться различия по окраске зубов в городских и естественных местообитаниях. Кроме того, подобные отличия возможны между животными, обитающими в любых различных биотопах (Карзенкова, Пьянков, 1999). Например, А.Ю. Левых (2001) показал, что разные половозрастные группы обыкновенной бурозубки, приуроченные к разным биотопам, могут значимо различаться по частотам разных типов соотношения промежуточных зубов. Так же мы предполагали описать характер изменчивости пигментации зубов представителей рода *Sorex* на примере обыкновенной бурозубки и оценить возможности

применения этого признака при оценке флуктуирующей асимметрии у зверьков из разных популяций.

Как правило, зубы представителей рода *Sorex* имеют красно-коричневую окраску (Гуреев, 1971, 1979). Окраска зубов бурозубок обусловлена, скорее всего, присутствием меланина, поскольку «за исключением гемоглобина крови, меланины являются единственными пигментами, которые синтезируются и широко используются млекопитающими …» (Бриттон, 1986 с. 266). Выделяют две группы меланинов: феомеланины, придающие окраску желтых и красных тонов, и более темно-окрашенные эумеланины. Обычная красно-коричневая окраска эмали зубов бурозубок обусловлена присутствием феомеланина.

Однако, несмотря на то, что зубы всех без исключения представителей рода *Sorex* – одного из древнейших среди млекопитающих – окрашены (т.е. признак должен быть устойчивым), а сам пигмент очень стойкое соединение (Барабой, 2001), мы обнаружили, что окраска зубов бурозубок может отличаться от обычной красно-коричневой, характерной для всех бурозубок.

У бурозубок из окрестностей г. Екатеринбурга нами были выявлены необычные изменения в пигментации зубов. Мы обнаружили (Толкачев, 2004 а, в; 2005), что некоторые зубы верхней и нижней челюсти, или только отдельные их вершины могут быть окрашены значительно темнее, чем остальные и при этом имеют не красно-коричневый, а желто-коричневый оттенок. Такие отклонения в окраске в дальнейшем мы будем называть "цветовые аберрации" или просто "аберрации". Животные с необычной пигментацией зубов были отловлены во всех локалитетах, однако их доля варьировала в различных местообитаниях и по годам (табл. 7). Доля особей, у которых были обнаружены цветовые аберрации окраски зубной эмали, изменялась от 0 до 100%, а в среднем составляла ~75%. В просмотренных коллекциях музея подобные аберрации в окраске зубов удалось обнаружить только на материале добытом в поселке Палкино (материал из коллекций музея лаборатории "Экологических основ изменчивости и биоразнообразия

животных" Института экологии растений и животных УрО РАН, сбор 1977 г.), фактически примыкающем к городу.

Таблица 7. Доля особей (%), у которых обнаружены цветовые аберрации в пигментации эмали (в скобках приведено количество просмотренных черепов).

Год / Локалитет	Контроль	Шувакишский лесопарк	Калиновский лесопарк	Юго-Западный лесопарк	Дендрарий
2000	87,7 (57)	92,3 (13)	80,0 (5)	68,1 (22)	50,0 (2)
2001	85,7 (14)	100,0 (76)	100,0 (29)	100,0 (12)	80,0 (5)
2002	100,0 (5)	100,0 (1)	100,0 (1)	75,0 (4)	66,7 (6)
2003	56,5 (24)	47,3 (18)	0,0 (6)	0,0 (5)	25,0 (4)
2004	85,7 (14)	80,9 (47)	69,4 (62)	50,0 (8)	42,9 (7)
среднее	81,4 (113)	87,2 (156)	74,3 (103)	66,7 (51)	62,5 (24)

Появление более темной окраски, в отличие от обычной пигментации зубной эмали, вероятнее всего обусловленной феомеланином, возможно, не связано с простым увеличением концентрации пигмента. Необычная, более темная, окраска зубов бурозубок, с одной стороны, может быть связана с необычным залеганием пигмента. С другой стороны, она может быть результатом появления более темной разновидности меланинов – эумеланина. Известно, что эумеланин, в отличие от феомеланина, обесцвечивается под действием пероксида водорода. Поэтому, чтобы проверить наше предположение, был проведен простой опыт. Мы экспонировали нижнюю челюсть бурозубки в пероксиде водорода с нагреванием в течение нескольких часов, а затем, анализировали изменения пигментации. Опыт проводили в трех повторностях. В результате во всех случаях более темная окраска полностью исчезла. При этом обычная не потеряла своей интенсивности. Полученный результат, вероятно, является следствием того, что обычная и более темная окраски эмали обусловлены химически различными веществами и обесцветившимся компонентом, скорее всего, был эумеланин.

Подобные же цветовые аберрации мы обнаружили у средней и малой бурозубок из лесопарков г. Екатеринбурга, то есть этот признак не является видоспецифичным, присущими только обыкновенной бурозубке. Однако выборки по этим видам были малочисленны, поэтому развернутый анализ мы провели только для *S. araneus*.

Анализ материала выявил, что вероятность появления необычной окраски неодинакова для различных вершин и зубов. Частоты распределения аберраций в зубном ряду на правой и левой половине нижней челюсти, взятые по всей выборке в совокупности, практически совпадают, что говорит о не случайности именно такого частотного распределения (рис. 21).

Первая и вторая вершины первого резца нижней челюсти в норме окрашены несколько темнее, чем остальные зубы, поэтому чтобы избежать ошибок, мы их не рассматривали. Для остальных вершин зубов темная окраска является аберрантным признаком. Третья вершина первого резца окрашена темнее чаще, чем четвертая, аномалии окраски второго резца и премоляра встречаются еще реже. Подавляющая часть аберраций в окраске моляров приходится на вторые (меньшие) вершины. Различия в вероятностях окраски отдельных вершин и зубов достигают десятков раз (рис. 21). Таким образом, появление цветовой аберрации не равновероятно для всех вершин или зубов и, по-видимому, обусловлено морфологическими или физиологическими причинами. В некоторых случаях вершина зуба может быть окрашена частично. Иногда граница более темной окраски может совпадать с трещиной в эмали зуба. В остальных случаях неполного проявления аберраций переход от одной окраски к другой тоже происходит резко и, вероятно, приурочен к структурным неоднородностям эмали. По нашему мнению это может свидетельствовать о вторичности более темной окраски эмали.

Мы проанализировали изменение доли особей с цветовыми аберрациями в окраске зубов в зависимости от динамики численности

Рис. 21. Суммарные по всей выборке абсолютные частоты аномальной окраски различных вершин и зубов в правой и левой половинах челюсти Sorex araneus.

Условные обозначения: I1 третья – третья вершина первого резца, I1 четвертая – четвертая вершина первого резца, I2 – второй резец, Pm – премоляр, M1, M2, M3 – первый, второй и третий моляры с двумя окрашенными вершинами.

S. araneus. Доля особей с аберрациями изменялась по годам. Однако мы не обнаружили четкой корреляции между колебаниями численности бурозубок и долей особей с необычной пигментацией зубов. В 2000 – 2001 гг. в большинстве рассматриваемых локалитетов мы фиксировали сравнительно высокую численность обыкновенной бурозубки. При этом доля аберрантных особей в эти годы всегда была значительной (табл. 7). В 2001 г. во всех городских лесопарках она составила 100%. В 2002 году численность землероек во всех обследованных точках резко снизилась по сравнению с предыдущими годами, при этом доля аберрантных особей оставалась на столь же высоком уровне, как и в предыдущие два года и составляла в среднем 86%. В 2003 г., на второй год депрессии, доля особей с необычной окраской зубов повсеместно значительно снизилась, что противоречит статистическому предположению, согласно которому при неизбирательной элиминации доля доминирующей по численности "морфы" (в нашем случае это особи с необычной окраской зубов) должна была увеличиться (Шварц, 1980). В 2004 г. численность обыкновенной бурозубки заметно возросла в Калиновском и Шувакишском лесопарках, а в остальных локалитетах практически не изменилась по сравнению с 2003г. Однако, доля аберрантных особей значительно увеличилась во всех локалитетах. Вероятно, наблюдаемая картина обусловлена внутрипопуляционными процессами, или какими-то внешними факторами. У нас нет оснований предполагать, что обычная или необычная пигментация зубов сама по себе имеет адаптивное значение, но она может быть показателем стабильности развития, подобно флуктуирующей асимметрии.

Чаще всего проявление аберраций на правой и левой половинах челюсти отдельных бурозубок не совпадало. В тоже время, частоты аберрантной окраски отдельных вершин и зубов на правой и левой половине челюсти суммарно по всей выборке почти совпадают и взаимопогашаются (рис. 21), что говорит о ненаправленности наблюдаемых различий относительно сторон тела (Захаров, 1987).

Для того чтобы оценить доли направленной и флуктуирующей компонент асимметрии не только по отдельным признакам, но и по особям, мы применили методику, предложенную А.Г. Васильевым (2006 а, б). Метод заключается в вычислении и сравнении дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии (формулы 15-17). Полученные суммарно по всей выборке показатели, выраженные в процентах, приведены в таблице (табл. 8).

Таблица. 8. Доли дисперсий флуктуирующей и направленной компонент асимметрии в проявлении отдельных признаков суммарно по всей выборке.

	I1 третья	**I1** четвертая	**I2**	**Pm**	**M1** первая	**M1** вторая	**M2** первая	**M2** вторая	**M3** первая	**M3** вторая
DA(%)	0,6	2,3	0,0	3,0	2,0	0,1	6,3	0,2	0,8	1,8
FA(%)	99,4	97,7	100,0	97,0	98,0	99,9	93,8	99,8	99,2	98,2

Условные обозначения: I1 третья – третья вершина первого резца, I1 четвертая – четвертая вершина первого резца, I2 – второй резец, Pm – премоляр, M1, M2, M3 – первый, второй и третий моляры с двумя окрашенными вершинами.

Как видно из приведенных данных, доля направленной компоненты асимметрии при анализе "по признакам" незначительна. Доля флуктуирующей асимметрии при анализе «по особям» в среднем составила 52,5%, а направленной соответственно 47,5%. Относительно высокая доля направленной компоненты асимметрии при анализе «по особям» в сочетании с почти полным ее отсутствием при анализе «по признакам» могла бы указывать на наличие антисимметрии, когда признак проявляется всегда несимметрично, но сторона проявления (в отличие от направленной асимметрии) четко не детерминирована. Для того чтобы проверить это предположение, мы использовали метод Б.Л. Астаурова (1927) (формулы 18,

19). Из представленной таблицы (табл. 9) видно, что доля симметричных особей превышает теоретически ожидаемую во всех случаях, что исключает возможность антисимметрии и говорит о существовании положительной связи между сторонами тела в проявлении аберраций.

Таблица 9. Доля симметричных особей в различных локалитетах (суммарно за пять лет)

локалитет	всего особей	симметричных особей	симметричных (%)
Контроль	92	10	10,9
Дендрарий	15	1	6,7
Калиновский лесопарк	77	11	14,3
Шувакишский лесопарк	136	12	8,8
Юго-Западный лесопарк	34	4	11,8

Принято считать, что по мере увеличения отличий условий обитания от оптимальных, возрастает и степень флуктуирующей асимметрии в популяциях (Захаров, 1987; Егорова, 2004; Badyaev et al., 2000). Чтобы выяснить влияют ли процессы, связанные с урбанизацией, на уровень флуктуирующей асимметрии, мы сравнили бурозубок из лесопарков г. Екатеринбурга с животными с участка естественного лесного насаждения. Поскольку мы не обнаружили существенных различий между полами, животные обоих полов рассматривались совместно. Доля симметричных по десяти признакам особей в различных локалитетах варьировала в пределах от 8,8% до 11,8% (табл. 9). Наименьшая доля симметричных особей отмечена в дендрарии Ботанического сада. Окраинные лесопарки, несмотря на большие размеры и связь с окружающими лесами, подвергаются воздействию рекреации, особенно в частях, прилегающих к постройкам. Уровень флуктуирующей асимметрии у бурозубок из этих локалитетов был ниже, чем

в дендрарии. В контроле доля симметричных особей оказалась такой же, как в лесопарках. Мы не обнаружили между местообитаниями достоверных отличий по этому параметру, оценивая их по методу углового преобразования Фишера.

Некоторые различия удалось обнаружить с помощью дисперсионного анализа по индексу флуктуирующей асимметрии Fanm (Васильев, 2006 а, б).

Наименьшие и достоверно отличающиеся от прочих значения индекса обнаружены в дендрарии и Юго-Западном лесопарке (рис. 22). Однако причины этих отличий пока неясны.

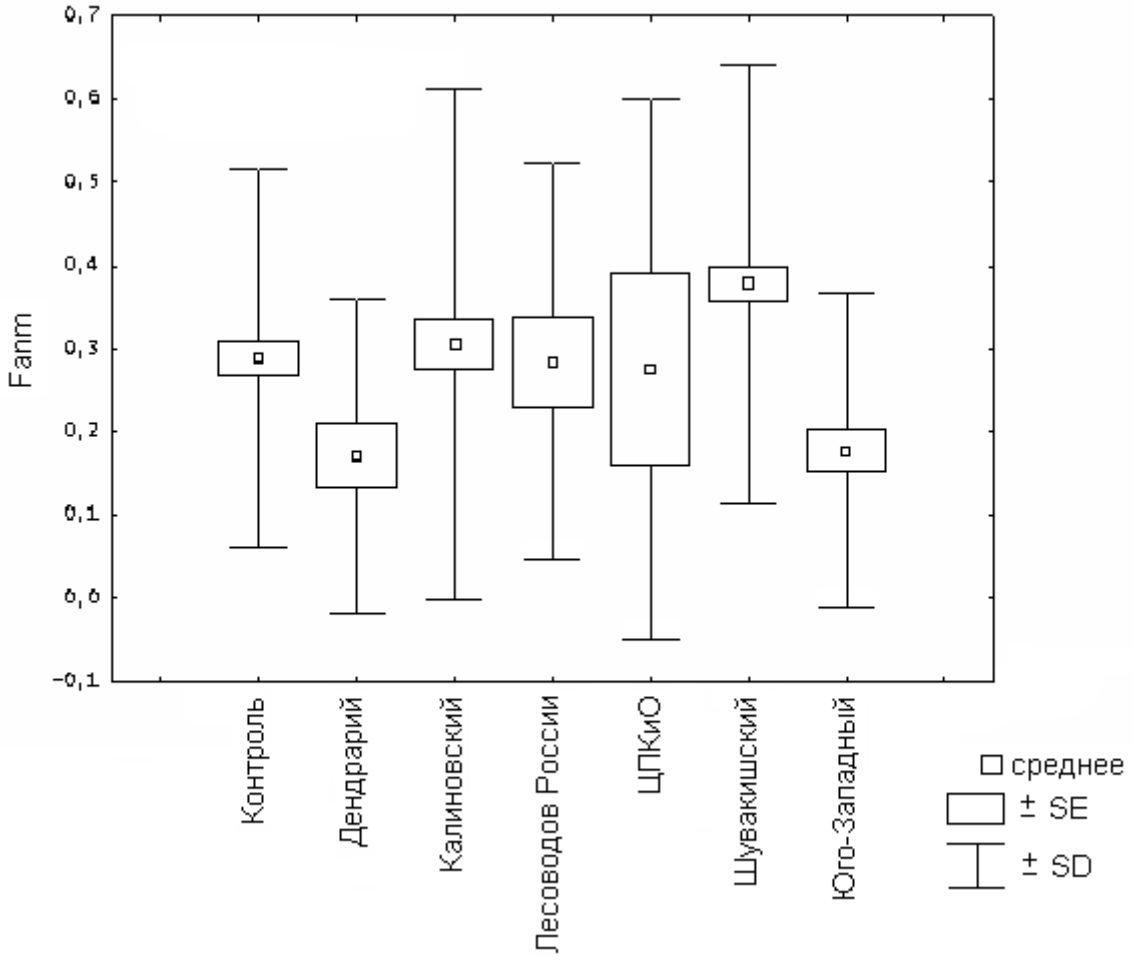


Рис. 22. Дисперсионный анализ индекса флуктуирующей асимметрии Fanm по фактору "местообитание".

Таким образом, у трех видов бурозубок (*S. araneus, S. caecutiens, S. minutus*), отловленных в окрестностях г. Екатеринбурга, обнаружены

цветовые аберрации в окраске зубов, которые, скорее всего, обусловлены пигментом эумеланином, который, видимо, может замещать обычную разновидность пигмента эмали – феомеланин. Доля особей *S. araneus* с аномальной окраской зубов, возможно, зависит от фазы численности, на которой находится популяция. Мы не выявили существенных различий по уровню флуктуирующей асимметрии между антропогенно нарушенными и природными ландшафтами, что может свидетельствовать об отсутствии заметного влияния на стабильность развития бурозубок урбанизированных территорий. Если придерживаться предположения, что сам факт появления цветовых аберраций в пигментации эмали зубов бурозубок является показателем нарушенности индивидуального развития, то становится понятным отсутствие различий в уровне флуктуирующей асимметрии при сравнении уже "отклонившихся в развитии" групп особей из различных местообитаний.

Выводы

На основании проведенных исследований мы сделали следующие выводы.

1. По динамике численности и видовому разнообразию исследуемые сообщества бурозубок распадаются на несколько групп: Юго-Западный лесопарк и контроль, Калиновский и Шувакишский лесопарки, Дендрарий и ЦПКиО, сообщество парка Лесоводов России формирует отдельную группу.
2. На урбанизированных территориях видовое разнообразие бурозубок снижается, и распределение видов в сообществах становится менее равномерным, смещаясь в сторону доминирования наиболее экологически пластичного вида – *Sorex araneus.* Среди остальных видов землероек малая бурозубка оказалась более устойчивой к урбанизационному воздействию.
3. У трех видов бурозубок (*S. araneus, S. caecutiens, S. minutus*), отловленных в окрестностях г. Екатеринбурга, обнаружены цветовые аберрации в окраске зубов не связанные явным образом с местом обитания бурозубок.
4. Доля особей *S. araneus* с аномальной пигментацией зубов, возможно, зависит от фазы численности, на которой находится популяция. Отсутствие существенных различий по уровню флуктуирующей асимметрии в антропогенно нарушенных и природных ландшафтах может свидетельствовать об отсутствии заметного влияния урбанизации на стабильность развития бурозубок.
5. В обследованных популяциях обыкновенной бурозубки средний индекс упитанности животных зависит в большей степени от фазы динамики численности, чем от свойств местообитания.
6. Для городских популяций *S. araneus*, в отличие от контрольной, характерна корреляция между численностью и долей сеголеток в популяции.
7. Благодаря тому, что для половой структуры популяций лесопарков в среднем характерна большая доля самок и перезимовавших животных, численность обыкновенной бурозубки в лесопарках выше, чем в ненарушенной урбанизацией экосистеме.

8. Успешное существование бурозубок в урбанизированной среде определяется спецификой демографических параметров городских популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своему научному руководителю к.б.н. Нине Федоровне Черноусовой, к.с-х..н. О.В. Толкач, д.б.н. А.Г. Васильеву, к.б.н. Л.П. Шаровой, а так же к.б.н. А.В. Бородину, д.б.н. В.Л. Вершинину, Т.П. Коуровой, к.б.н. М.И. Чибиряку.

Список литературы

Аниканова В.С. Гельминты бурозубок рода Sorex (Soricidae, Insectivora) островов Кандалакшского залива / В.С. Аниканова, Н.С. Бойко, Е.П. Иешко // Териологические исследования / Териол. о-во РАН. СПб, 2004. Вып. 5. С. 48-63.

Балакирев А.Е. К анализу многолетней динамики численности обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) в разных частях ареала / А.Е. Балакирев // Актуальные проблемы экологии и природопользования. 2003. №3. С. 5-8.

Балакирев А.Е. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала / А.Е. Балакирев, Н.М. Окулова, Э.В. Ивантер // Поволж. экол. журн. 2004. №2. С. 111-122.

Бекетов С.В. Вторичное соотношение полов у млекопитающих / Бекетов С.В. // Успехи соврем. биологии. 2001. №4. С. 357-377.

Бобрецов А.В. Экология обыкновенной бурозубки в Верхнепечорской тайге / А.В. Бобрецов // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 7-9.

Бобрецов А.В. Видовой состав, распространение и численность землероек на западном макросклоне Северного Урала / А.В. Бобрецов // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992г., Новосибирск). М., 1992. С. 12-14.

Бойченко В.С. Высотно-поясное распределение насекомоядных на территории заповедника «Байкальский» / В.С. Бойченко // Биологическое разнообразие животных Сибири: материалы науч. конф., посвящ. 110-летию начала регуляр. зоол. исслед. и зоол. образования в Сибири. Томск, 1998. С. 29-30.

Большаков В.Н. Морфотипическая изменчивость зубов полевок / В.Н. Большаков, И.А. Васильева, А.Г. Малеева. М.: Наука, 1980. 140 с.

Большаков В.Н. Грызуны Урала / В.Н. Большаков, К.И. Бердюгин // Экология млекопитающих горных территорий: популяц. аспекты: материалы Всерос. совещ. (Нальчик – Майкоп, 1997 г.). Нальчик, 1997. С.143-144.

Большаков В.Н. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae) / В.Н. Большаков, А.Г. Васильев, Л.П. Шарова Екатеринбург, 1996. 268 с.

Большаков В.Н. Малая белозубка (Crocidura suaveolens) – находка на Урале за пределами ареала / В.Н. Большаков, Н.Ф. Черноусова, И.И. Гальчина // Зоол. журн. 2005. Т.84, №5. С. 636-638.

Буйдалина Ф.Р. Средняя и обыкновенная бурозубки сосьвинскго Приобья / Ф.Р. Буйдалина // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 14-16.

Булахов В.Л. Степень трофического воздействия насекомоядных на фитофагов-беспозвоночных в степных лесах Украины / В.Л. Булахов // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 16-17.

Булахов В.Л. Закономерности биогеоценотического размещения насекомоядных (Insectivora) в азональных лесных экосистемах степной зоны Украины / В.Л. Булахов, А.Е. Пахомов, А.А. Рева // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 19-21.

Воронов Г.А. Видовой состав бурозубок Верхнеленской тайги / Г.А. Воронов, Л.В. Викторов, И.В. Лобов // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 369-371.

Гуреев А.А. Землеройки (Soricidae) фауны мира / А.А. Гуреев. Л.: Наука, 1971. 256 с.

Гуреев А.А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae) / А.А. Гуреев. Фауна СССР. Млекопитающие; Т.6, вып. 2. Л.: Наука, 1979. 503 с.

Демяшев М.М. Материалы к биологии малой белозубки (Crocidura suaveolens Pall.) и ее спонтанной зараженности некоторыми зоонозными инфекциями в Уральской области / М.М. Демяшев, А.К. Граждан ов // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 37-38.

Денисова И.С. Население мелких млекопитающих Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника и некоторые особенности его формирования / И.С. Денисова // Тр. Центр.-Чернозем гос. заповедника. 1997. №15. С. 171-180.

Долгов В.А. Бурозубки Старого Света / В.А. Долгов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 221 с.

Докучаев Н.Е. Экология бурозубок северо-восточной Азии / Н.Е. Докучаев. М.: Наука, 1990. 159 с.

Дубровский В.Ю. Многолетняя динамика структуры населения мелких млекопитающих в зональных и интразональных лесных сообществах Московской области / В.Ю. Дубровский // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Вып. 107, №4. С. 13-21.

Дубровский В.Ю. Многолетняя динамика структуры населения мелких млекопитающих долин малых рек и плакоров лесных сообществ Московской области / В.Ю. Дубровский // Актуал. пробл. экологии и природопользования. 2003. №3. С. 36-41.

Дунаева Т. О восприимчивости к туляремии обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) и куторы (Neomys fodiens Schreb.) / Т. Дунаева, Н. Олсуфьев, Е. Цветкова // Зоол. журн. 1949. Т.28, вып.1. С. 102-104.

Егорова Л.В. Рекреационный пресс и флуктуирующая асимметрия обыкновенной бурозубки / Л.В. Егорова // Актуальные проблемы сохранения

устойчивости живых систем: материалы 8 междунар. науч. экологической конф. (Белгород, 27-29 сент., 2004). Белгород, 2004. С. 58-60.

Емлин Э.Ф. Кадмий в геотехносфере Урала / Э.Ф. Емлин. Екатеринбург: УГГГА, 1997. 283 с.

Ермолаева Е.З. Пространственное распределение и особенности колебания численности мелких млекопитающих Москвы (1967-1998): автореф. дис.… канд. биол. наук / Е.З. Ермолаева. М., 2001. 24 с.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э.В. Ивантер. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Ивантер Э.В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих / Э.В. Ивантер, Т.В. Ивантер, И.Л. Туманов. Л.: Наука, 1985. 317 с.

Ивантер Э.В. Территориальное поведение обыкновенной бурозубки / Э.В. Ивантер, Т.В. Ивантер, А.М. Макаров // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 62-63.

Ивантер Э.В. Территориальная экология землероек-бурозубок / Э.В. Ивантер, А.М. Макаров. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2001. 270 с.

Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала / В.С. Балахонов и др. // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Челябинск, 1997. С. 43-59.

Ильяшенко В.Б. Особенности пространственно-временного распределения видов бурозубок в предгорьях Кузнецкого Алатау / В.Б. Ильяшенко, С.С. Онищенко // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири: 1 Межрегион. науч.-практ. конф. (9-22 мая, 1997г). Кемерово, 1997. С. 39-40.

Использование пространства средней бурозубкой Sorex caecutiens (Insectivora, Mammalia). Характеристики участков и дальних перемещений / Н.А. Щипанов и др. // Зоол. журн. 2001. Т.80, №5. С. 576-585.

Захаров В.Н. Асимметрия животных / В.Н. Захаров. М.: Наука, 1987. 216 с.

Загороднюк И.В. Редкие виды бурозубок на территории Украины: легенды, факты, диагностика / И.В. Загороднюк // Вестн. зоологии, 1996. №6. С. 53-69.

Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия / Л.А. Животовский // Журн. общ. биологии, 1980. Т.41, №6. С. 828-836.

Левых А.Ю. Морфогенетическая структура популяций разных видов мелких млекопитающих на юге Тюменской области и биотопические особенности ее формирования: автореф. дис…. канд. биол. наук / А.Ю. Левых. Тюмень: Тюмен. гос. ун-т, 2001. 23 с.

Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сиб. экол. журн., 1999. №1. С. 5-13.

Лохмиллер Р.Л. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих / Р.Л. Лохмиллер, М.П. Мошкин // Сиб. экол. журн., 1999. №1. С. 37-58.

Лукьянова И.В. Особенности распределения землероек в южной тайге и подтаежных лесах Западной Сибири / И.В. Лукьянова // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 418-419.

Межжерин В.А. К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (Sorex araneus и Sorex minutus) / В.А. Межжерин // Зоол. журн. 1958. Т.37, вып. 6. С. 948-953.

Межжерин В.А. Роль пищевого фактора в эволюции землероек-бурозубок (р. Sorex) / В.А. Межжерин // Вопр. экологии. 1962. Т.6. С. 98-99.

Мелкие млекопитающие северной периферии Кузнецко-салаирской горной области / С.С. Онищенко и др. // Сибирская зоологическая конференция: (тез. докл.). Новосибирск, 2004. С. 162-163.

Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника / А.В. Бобрецов и др. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. 464 с.

Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. / В.Н. Большаков и др. Екатеринбург, 2000. 240 с.

Мишта А.В. Землеройки (Soricidae, Mammalia) Деснянско-Старогутского национального природного парка / А.В. Мишта // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття : Матеріали Конференції, просвяченої 80-річчю Канівського природного заповідника, Канів, 9-11 вересня, 2003. Канів, 2003. С. 250-252.

Назарова И.В. Эколого-фаунистическое сообщество паразитических членистоногих и мелких млекопитающих в Среднем Поволжье / И.В. Назарова // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар (26-30 нояб., 2001 г.). Казань, 2001. Ч.1. С. 201-202.

Неронов В.В. Развитие концепции экотонов и их роль в сохранении биологического разнообразия / В.В. Неронов // Успехи соврем. биологии. 2001. Т.121, №4. С.323-336.

К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок / С.В. Пучковский и др. // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 457.

К экологии насекомоядных Крыма / А.Ф. Алексеев и др. // Первое всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих (4-7 февр. 1992 г., Новосибирск). М., 1992. С. 3-5.

Кавтарадзе Д.Н. Экополис как естественнонаучная концепция среды обитания человека / Д.Н. Кавтарадзе // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города: материалы III междунар. конф. по программе "Экополис". М., 2000. С. 14-16.

Карасева Е.В. Обыкновенная бурозубка (Sorex araneus) в Москве / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицына, Н.В. Степанова // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1998. Т.103, №5. С. 14-17.

Карзенкова А.В. Экологическая дифференциация обыкновенной бурозубки в Уральском Прикамье / А.В. Карзенкова, С.В. Пьянков // Региональная конференция молодых ученых "Современные проблемы

экологии, микробиологии и иммунологии" (Пермь, 18-20 янв., 1999): тезисы докладов. Пермь, 1999. С. 34-35.

Карчагина Т.А. Межгодовая динамика численности герпето- и педобионтов как кормовой базы бурозубок (Sorex) / Т.А. Карчагина, А.Н. Беляев // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы междунар. симп. (Казань. 11-16 нояб., 2002). Казань, 2002. С. 283-292.

Катаев Г.Д. Насекомоядерные млекопитающие (Sordicidae, mammalia) северотаежных экосистем и атмосферное загрязнение / Г.Д. Катаев // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: тезисы докл. междунар. конф. и выездной науч. сессии Отд. общ. биол. РАН (Петрозаводск, 6-10 сент., 1999). Петрозаводск, 1999а. С. 81-82.

Катаев Г.Д. Сопряженность показателей численности сообществ слизней (Arionidae, Mollusca) и землероек (Soricidae, Mammalia) горнотаежных экосистем Кольского Севера / Г.Д. Катаев // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере: междунар. конф. (15-17 сент. 1999 г.). Сыктывкар, 1999б. С. 92-93.

Кириллова Н.Ю. Возможность использования гельминтов обыкновенной бурозубки в мониторинге наземных биоценозов Самарской Луки / Н.Ю. Кириллова // Региональный экологический мониторинг в целях управления биологическими ресурсами: сборник научных трудов. Тольятти, 2003. С. 43-46.

Кириллова Н.Ю. Сравнительная характеристика гельминтофауны землероек (Mammalia, Soricidae) Мордовинской поймы / Н.Ю. Кириллова // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3: тез. докл. междунар. и молодеж. конф. (15-19 сент. 2003 г.). Тольятти, 2003. С. 116.

Кисинг Ф. Связи популяционной динамики и расселения мелких млекопитающих с изменениями сообществ в мозаичной среде: современное

состояние и перспективы / Ф. Кисинг, Р. Остфельд // Сиб. экол. журн. 1999. №1. С. 15-22.

Керженцев А.С. Экологическая альтернатива человека в биосфере и ноосфере / А.С. Керженцев // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города: материалы III междунар. конф. по программе "Экополис". М., 2000. С. 17-20.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны / Б. Клауснитцер. М.: Мир, 1990. 246 с.

Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) / Н.А. Щипанов и др. // Зоол. журн. 2003. Т.82, №10. С. 1258-1265.

Колегова И.А. Динамические процессы в популяциях землероек (Insectivora, Soricidae) среднего течения реки Томи / И.А. Колегова // Биол. насекомояд. млекопитающих: тез. докл. междунар. конф. (Кемерово, 25-28 окт., 1999). Кемерово, 1999. С. 77-78.

Колесников Б.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практ. руководство / Б.П. Колесников. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.

Корниенко С.А. Цестоды землероек северо-восточного Алтая (систематика, экология) : автореф. дис. … канд. биол. наук / Корниенко С.А. Ин-т паразитол. РАН, Москва, 2001.

Костюнин В.М. Динамика гельминтоинвазии фоновых видов микромаммалий в условиях усиления рекреационной нагрузки / В.М. Костюнин // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 169-171.

Куликова И.Л. Население землероек (сем. Soricidae) и некоторые экологические особенности обыкновенной бурозубки в антропогенных и естественных местообитаниях гор Северного Урала / И.Л. Куликова, Л.П. Шарова // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 47-51.

Кыдыралиев А.К. Землеройки (Soricidae) Хребта Терскей-Алатау (Северный Тянь-Шань) / А.К. Кыдыралиев // Зоол. журн. 1969. Т.48, вып. 8. С. 1256-1258.

Однокурцев В.А. Гельминтофауна насекомоядных долины «Туймада» (центральная часть Якутии) / В.А. Однокурцев // Биологическое разнообразие животных Сибири: материалы науч. конф., посвящ. 110-летию начала регуляр. зоол. исслед. и зоол. образования в Сибири. Томск, 1998. С. 81.

Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. М.: Мир, 1975. 740 с.

Онищенко С.С. Параметры ротового аппарата как показатель трофической специализации бурозубок (Sorex, Insectivora) / С.С. Онищенко, В.Б. Ильяшенко // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири: 1 межрегион. науч.-практ. конф. (19-22 мая, 1997 г.). Кемерово, 1997. С. 51-52.

Онищенко С.С. Аномалии и травмы скелета бурозубок (Soricidae, *Sorex*) / С.С. Онищенко, В.Б. Ильяшенко, Е.В. Бибик // Сибирская зоологическая конференция: (тез. докл.). Новосибирск, 2004. С. 162.

Онищенко С.С. Аномалии зубной системы бурозубок (Soricidae, *Sorex*) как показатель состояния популяций / С.С. Онищенко, В.Б. Ильяшенко, Е.В. Бибик // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 299-302.

Охотина М.В. Белозубки (Crocidura Insectivora) юга Приморского края / М.В. Охотина // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 441-442.

Павлинов И.Я. Анализ изменчивости верхних промежуточных зубов у землероек-бурозубок (Sorex) методами геометрической морфометрии / И.Я. Павлинов // Зоол. журн. 2004. Т.83, №7. С.869-875.

Перминов Л.Е. К распространению и численности насекомоядных в южной тайге Камского Приуралья / Л.Е. Перминов // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 443-444.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. М.: Наука, 1982. 287 с.

Петров А.Н. Состав фауны и территориальное распределение насекомоядных в связи с трансформацией зональных ландшафтов крайнесеверной тайги Европейского Северо-Востока России / А.Н. Петров, Н.М. Быховец // Биол. насекомояд. млекопитающих : тез. докл. междунар. конф. (Кемерово, 25-28 окт., 1999). Кемерово, 1999. С. 83-85.

Петров А.Н. Мелкие млекопитающие трансформированных и ненарушенных территорий Восточноевропейских тундр: автореф. дис. … канд. биол. наук / А.Н. Петров. Сыктывкар, 2000. 16 с.

Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов / А.В. Побединский. М.: Наука, 1966. 64 с.

Пономарев Д.Н. Нозогеография краевой инфекционной и паразитарной патологии Среднего Урала / Д.Н. Пономарев. Свердловск, 1974. 112 с.

Попов И.Ю. Многолетние изменения численности мелких млекопитающих Приветлужской южной тайги / И.Ю. Попов // Зоол. журн. 2000. Т. 79, №4. С. 446-451.

Природный комплекс большого города / Э.Г. Коломыц и др. М.: Наука, 2000. 286 с.

Пузаченко А.Ю. Анализ многолетних наблюдений за динамикой численности мелких млекопитающих на основе данных летописи природы: оценка параметров динамики численности: дополнение / А.Ю. Пузаченко, А.А. Власов, В.И. Елисеева // Тр. Центр.-Черноозем. гос. заповедника. 1997. №15. С. 12-18.

Пучковский С.В. Подвижность и состав населения бурозубок (INSECTIVORA, SORICIDAE) в тайге Онежского полуострова / С.В. Пучковский // Зоол. журн. 1969. Т.48, вып. 10. С. 1544-1551.

Распределение и численность мелких млекопитающих на незастроенных территориях малого города / Г.Н. Тихонова и др. // Зоол. журн. 2001. Т.80, №8. С. 997-1009.

Роговин К.А. Пространственные взаимоотношения симбиотопичных видов трехпалых карликовых тушканчиков (Salpingotus kozlovi и S. crassicauda) и хомячков Роборовского (Phodopus roborovskii) на юге Монголии // Зоол. журн. 1988. Т.67, вып. 7. С. 753-759.

Роль абиотических факторов в динамике численности мелких млекопитающих – носителей зоонозов в Саратовском Поволжье / М.А. Тарасов и др. // Экология. 1998. №5. С. 400-403.

Сергеев В.Е. О питании землероек поймы р.Оби в лесной зоне Западной Сибири / В.Е. Сергеев // Изв. СО АН СССР. 1973. Вып.1, №5. С. 87-93.

Сергеев В.Е. Пространственно-временная структура популяций землероек (Insectivora, Soricidae) в зональных природных комплексах Западно-Сибирской равнины / В.Е. Сергеев, В.В. Панов // Биол. насекомояд. млекопитающих : тез. докл. междунар. конф. Кемерово, 1999. С. 89-90.

Соколов А.А. Функциональные связи мохноногого канюка (Buteo lagopus) и мелких грызунов южных кустарниковых тундр Ямала: автореф. дис. … канд. биол. наук / А.А. Соколов. Екатеринбург, 2002. 22 с.

Соколов В.Е. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora: Soricidae, Talpidae) / В.Е. Соколов, О.Ф. Чернова // Докл. РАН. 1998. Т.360, №5. С. 717-720.

Соловьева В.В. Современное представление об экотонах или теория экотонов / В.В. Соловьева, Г.С. Розенберг // Успехи соврем. биологии. 2006. Т.126, №6. С. 531-549.

Скупинова Е.А. Опыт и результаты работы по программе «Экология г. Вологды» / Е.А. Скупинова, Д.Л. Кац // Экополис 2000: экология и устойчивое развитие города: материалы III междунар. конф. по программе "Экополис". М., 2000. С. 16-17.

Соколов В.Е. Млекопитающие Кавказа: насекомоядные / В.Е. Соколов, А.К. Темботов. М.: Наука, 1989. 548 с.

Стадухин О.В. Бурозубки и туляремийные эпизоотии в Свердловской области / О.В. Стадухин // Зоологические проблемы Сибири: материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1972. С. 539-540.

Структура населения мелких млекопитающих – обитателей незастроенных территорий центра Москвы / Г.Н. Тихонова и др. // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. М., 1998. С. 207-216.

Телегин В.И. Биотопическое распределение мелких млекопитающих на острове Парамушир / В.И. Телегин // Сиб. экол. журн. 2002. №6. С. 809-810.

Тиунов М.П. Фауна и особенности распространения насекомоядных и грызунов Северо-западного Приохотья / М.П. Тиунов // Зоол. журн. 2003. Т.82, №6. С. 708-713.

Толкачев О.В. Влияние урбанизации на видовое разнообразие бурозубок зеленых зон г. Екатеринбурга / О.В. Толкачев // Биота горных территорий: история и соврем. состояние: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2002. С. 232-234.

Толкачев О.В. Бурозубки урбанизированных территорий / О.В. Толкачев // Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2003. С. 279-283.

Толкачев О.В. Некоторые особенности сообществ бурозубок урбанизированных территорий / О.В. Толкачев // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы междунар. конф. Апатиты, 2004б. Ч.1. С. 219.

Толкачев О.В. Особенности видового состава мелких млекопитающих г. Озерска / О.В. Толкачев // Экология промышленного региона и экологическое образование: материалы Всерос. научно-практической конференции. Н. Тагил, 2004в. С. 173-176.

Толкачев О. В. Особенности цветовых аберраций окраски зубов обыкновенной бурозубки (Sorex araneus Linnaeus, 1758) в различных местообитаниях / О.В. Толкачев // Экологические механизмы динамики и

устойчивости биоты: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2004а. С. 249-252.

Толкачев О.В. Изменчивость пигментации зубов обыкновенной бурозубки. Возможности применения в морфологических и экологических исследованиях / О.В. Толкачев // Экология: от генов до экосистем: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2005. С. 284-288.

Тупикова Н.В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР / Н.В. Тупикова // Зоол. журн. 1949. Т.28, вып. 1. С. 561-572.

Фауна мелких млекопитающих Архангельской области и их зараженность возбудителями зооантропонозов / В.И. Сосницкий и др. // Экология человека. 2000. №2. С. 63-65.

Фауна позвоночных животных плато Путарана / А.А. Романов и др. М., 2004. 475 с.

Фолитарек С.С. К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) / С.С. Фолитарек // Зоол. журн. 1940. Т.19, вып. 2. С. 324-325.

Хиттерман И.Б. Блохи мелких млекопитающих Клязьминского заказника / И.Б. Хиттерман // Молекулярная физика неравновесных систем: материалы I Всерос. науч. конф. МФНС-99: саттелит. секция: 2-я науч.-технич. конф. "Экология человека и природа" (17-20 мая 1999 г.). Иваново, 1999. С. 149-150.

Черноусова Н.Ф. К оценке влияния промышленных выбросов на мелких млекопитающих / Н.Ф. Черноусова // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Свердловск, 1990. С. 83-90.

Черноусова Н.Ф. Несинантропные мелкие млекопитающие озелененных территорий Свердловска / Н.Ф. Черноусова // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 28-38.

Черноусова Н.Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих лесопарков крупного промышленного центра / Н.Ф. Черноусова // Экология. 1996. №4. С. 286-292.

Черноусова Н.Ф. Особенности динамики численности мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. Динамика видового состава и численности грызунов / Н.Ф. Черноусова // Экология. 2001. №.2. С. 137-142.

Черноусова Н.Ф. Малая белозубка – новый синантропный вид на Урале / Н.Ф. Черноусова, С.С. Спирина, О.В. Толкачев // Экология фундаментальная и прикладная: материалы конф. инициатив. проектов. Екатеринбург, 2005. С. 89-98.

Черноусова Н.Ф. Некоторые особенности бурозубок урбанизированных территорий / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев // Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации: материалы междунар. науч.-практ. конф. Екатеринбург, 2005. С. 372-375.

Черноусова Н.Ф. Воздействие урбанизации на население землероек лесных экосистем. / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев, О.В. Толкач // Экология в меняющемся мире: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2006а. С. 265-275.

Черноусова Н.Ф. Исследование разнообразия сообществ бурозубок урбанизированных территорий / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: материалы III Междунар. конф. Оренбург, 2006б. С. 265-267.

Черноусова Н.Ф. Новая синантропная популяция *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) на Урале и ее роль в природно-очаговой инфекции геморрагической лихорадки с почечным синдромом [электронный ресурс] / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев // Изв. Челяб. науч. центра. 2006в. №3. С. 95-100. Режим доступа: http://csc.ac.ru.

Черноусова Н.Ф. Особенности демографических параметров популяций бурозубок урбанизированных территорий / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев // Популяционная экология животных: материалы международной науч.-практ. конф. Томск, 2006г. С. 356-358.

Черноусова Н.Ф. Роль малой белозубки в поддержании природноочаговой инфекции геморрагической лихорадки с почечным

синдромом / Н.Ф. Черноусова, О.В. Толкачев, Э.В. Павлова // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий: материалы второй межрегион. науч.-практ. конф. (20-22 апр. 2006г.). Челябинск, 2006д. С. 150-152.

Шарова Л.П. Видовой состав землероек (сем. Soricidae) и их распределение в фаунистических комплексах Урала / Л.П. Шарова // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981. С. 13-27.

Шарова Л.П. Некоторые биологические особенности малой бурозубки Урала / Л.П. Шарова // Исследование мелких млекопитающих на Урале. Свердловск, 1985. С. 41-42.

Шварц Е.А. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса / Е.А. Шварц, Д.В. Демин, Д.Г. Замолодчиков. М.: Наука, 1992. 127 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. / С.С. Шварц. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шедогоева Л.В. О фауне и экологии мелких млекопитающих (насекомоядные и грызуны) хребтов Восточного Прибайкалья: (Улан-Бургасы и Хамар-Дабан) / Л.В. Шедогоева // Вестн. Бурят. ун-та. Сер. 2. 2003. № 4. С. 163-168.

Штайнлехнер С. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих / С. Штайнлехнер, В. Пухальский // Сиб. экол. журн. 1999. №1. С. 23-35.

Щипанов Н.А. Мелкие млекопитающие – распространители спор микромицетов / Н.А. Щипанов, Д.Ю. Александров, А.В. Александрова // Докл. РАН. 2003. Т.390, № 1. С. 136-141.

Щипанов Н.А. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции / Н.А. Щипанов, А.В. Купцов // Успехи соврем. биологии. 2004. Т.124, №1. С. 28-43.

Уральская хромосомная расса Серов обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.: Insectivora, Mammalia) в полидоминантной темнохвойной тайге на

севере европейской части России / Н.А. Щипанов и др. // Докл. Рос. акад. наук. 2005. Т.404, №2. С. 281-285.

Эпизоотическое значение землероек белозубок в природном очаге туляремии степного типа в Ставропольском крае / Н.И. Тихенко и др. // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2001. №2. С. 46-48.

Юдин Б.С. Экология бурозубок (род Sorex) Западной Сибири / Б.С. Юдин // Тр. Биол. ин-та СО РАН. 1962. Вып. 8. С. 33-135.

Юдин Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель) / Б.С. Юдин. Новосибирск, 1971. 170 с.

Юдин Б.С. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока / Б.С. Юдин, В.Г. Кривошеев, В.Г. Беляев. Новосибирск, 1976. 270 с.

Юшков В.Ф. Зоогеографическая характеристика фауны гельминтов млекопитающих европейского северо-востока России / В.Ф. Юшков // Проблемы современной паразитологии: материалы междунар. конф. и 3 Съезда Паразитол. о-ва при РАН (6-12 окт. 2003 г.). СПб, 2003. Т.2. С. 206.

Badyaev A.V. Stress and developmental stability: Vegetation removal causes increased fluctuating asymmetry in shrews / A.V. Badyaev, K.R.Foresman, M.V. Fernandes // Ecology (USA). 2000. Vol.81, № 2. P. 336-345.

Bellocq M.I. Population dynamics and foraging of Sorex cinereus (masked shrew) in the boral forest of eastern Canada / M.Isabel Bellocq, Sandy M. Smith // Ann. zool. fenn. 2003. Vol.40, №1. P. 27-34.

Bousses P. Deferred seasonal increase in testes weight under poor nutritional conditions in a sub-Antarctic populaiton of rabbits (Oryctolagus cuniculus) / P. Bousses, J.-L. Chapuis // J. Zool. 1998. Vol.245, №3. P. 285-291.

Changes in the food of British Barn Owls (Tyto alba) between 1974 and 1997 / R. Alasdair Love et al. // Mammal rev. 2000. Vol.30, №2. P. 107-129.

Chernousova N.F. Effect of urbanisation on some forest ecosystem components / N.F. Chernousova, O.V. Tolkach // Ecology in a Changing World: Proc. of the VIII INTECOL Intern. Congr. of Ecology, Aug. 11-18, 2002, Seoul, Korea.-Seoul, 2002. P. 34-35.

Churchfield S. The role of body size in community structure and niche separation in coexisting forest shrews of the Russian Far East / Sara Churchfield, Vladimir Nesterenko, Evgeny Shvarts // Euro-American Mammal Congress, Santiago de Compostela, 19-24 July, 1998: Abstr.- Santiago de Compostela, 1998. P. 294.

Churchfield S. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East / Sara Churchfield, Vladimir Nesterenko, Evgeny Shvarts // J. Zool. 1999. Vol.248. P. 349-359.

Churchfield S. Why are shrews so small? The costs and benefits of small size in northern temperate Sorex species in the context of foraging habits and prey supply / S. Churchfield // Acta theriol. 2002. Vol. 47/1. P. 169-184.

Dickman C.R. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals / C.R. Dickman // Ecology. 1988. Vol.69, №.3. P. 569-580.

Forsman A. Body size and net energy gain in gape-limited predators: A model / A. Forsman // J. Herpetol. 1996. Vol.30, №3. P. 307-319.

Huitu O. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities / O. Huitu, K. Norrdahl, E. Korpimaki // Ecography. 2004. Vol.27, №2. P. 197-206.

Klok C. Effects of habitat size and quality on equilibrium density and extinction time of Sorex araneus populations / C. Klok, A. M. De Roos // J. Anim. Ecol. 1998. Vol.67, №2. P. 195-209.

Ladurner E. Die Kleinsauger des Vinschgau: Artenvielfalt, Hohenverbreitung, Lebensgemeinschaften / E. Ladurner, J.P. Muller // Gredleriana. 2001. Vol.1. P. 249-273.

Lundqvist L. Patterns of coexistence: ectoparasites on small mammals in northern Fennoscandia / Lars Lundqvist, Gunvor Brinck-Lindroth // Ecography. 1990. Vol.13, №1. P. 39-49.

Minkova T.V. Spatial patterns of terrestrial small mammal communities in Central Western Bulgaria (Mammalia: Insectivora, Rodentia) / T.V. Minkova, V.V. Popov // Acta zool. bulg. 2002. Vol.54, №3. P. 55-74.

Murrell B.P. Host associations of the tick, Ixodes angustus (Acari:Ixodidae), on Alaskan mammals / B.P. Murrell, L.A. Durnden, J.A. Cook // J. Med. Entomol. 2003. Vol.40, №5. P. 682-685.

Nesvadbova J. Communities of terrestrial small mammals in two mountain ecosystems influenced by air pollution / J. Nesvadbova, J. Gaisler // Folia zool., 2000. Vol.49, №4. P. 295-304.

Ochocinska D. Bergman`s rule in shrews: geographical variation of body size in Palearctic Sorex species / D. Ochocinska, J.R.E. Taylor // Biol. J. of Linnean Society. 2003. Vol.78. P. 365-381.

Pachinger K. Comparisons of the small mammal communities in floodplain forests at the Danube and Elbe rivers / K. Pachinger, J. Haferkorn // Ekologia (Bratislava). 1998. Vol.17, №1. P. 11-19.

Petty S.J. Diet of tawny owls (Strix aluco) in relation to feld vole (Microtus agrestis) abundance in a conifer forest in northern England / S.J. Petty // J. Zool. 1999. Vol.248. P. 451-465.

Polly P.D. Development and phenotypic correlations: the evolution of tooth shape in *Sorex araneus* / P.D. Polly // Evolution and development. 2005. Vol.7, №1. P. 29-41.

Polly P.D. On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones / P.D. Polly // Genetica. 2001. Vol.112/113. P. 339-357.

Rychlik L. Prey preferences and foraging behaviour in semi-aquatic and terrestrial shrews-cafeteria test / L. Rychlik, E. Jancewicz // Euro-American Mammal Congress, Santiago de Compostela, 19-24 July, 1998: Abstr.- Santiago de Compostela, 1998. P. 186.

Rychlik L. Habitat preferences of four sympatric species of shrews : Pap. 5th Meeting of the International Sorex araneus Cytogenetics Committee (Bialowieza, 17th-21st Aug., 1999) / L. Rychlik // Acta theriol. 2000. Vol.45/1. P.173-190.

Sheftel Boris I. Species richness, relative abundances and habitat use in local assemblages of Sorex shrews in Eurasian boreal forests / B.I.Sheftel, H. Ilkka // Acta theriol. 2002. Vol.47/1. P. 69-79.

Tkadlec E. Density-dependent life histories in female bank voles from fluctuating populations / E. Tkadlec, J. Zejda // J. Anim. Ecol. 1998. Vol.67, №6. P. 863-873.

Yom-Tov Yoram. Global warming, Bergmann's rule and body size in the masked shrew Sorex cinereus Kerr in Alaska / Yom-Tov Yoram, Yom-Tov Jonathan // J. Anim. Ecol. 2005. Vol.74, №5. P. 803-808.

Zaitsev M.V. Late Anthropogene Insectivora from the South Urals with a Special Reference to Diagnostics of Red-Toothed Shrews of the Genus *Sorex* / M.V. Zaitsev // Illinois State Museum Scientific Papers. 1998. Vol.27. P. 145-158.