
НЕКОТОРЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТРОФИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ РЫЖИХ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ (1)

Е.Р. Нуриманова, И.А. Жигарев

Биолого-химический факультет
Московский педагогический государственный университет
ул. Кибальчича, 6/5, Москва, Россия, 129278

В.В. Алпатов

Факультет товароведения и экспертизы сырья животного происхождения
Московская государственная академия ветеринарной медицины
и биотехнологии им. К.И. Скрябина
ул. Академика Скрябина, 23, Москва, Россия, 109472

Летний рацион рыжих полевок изучали в 1986—1995 и 2000—2008 гг. в лесах Подмосковья. Выявлено, что под воздействием умеренного рекреационного пресса происходит увеличение объема предпочитаемых кормовых ресурсов, но уменьшение их изъятия полевками, а также ослабление избирательности в питании.

Ключевые слова: анализ содержимого желудков, питание грызунов, рекреационные леса Подмосковья, рыжая полевка.

Рекреационное нарушение лесных сообществ — одно из самых распространенных типов нарушения современности. В то же время оно крайне удобно для исследования самого механизма нарушения сложных природных группировок, так как по сравнению с большинством других антропогенных воздействий рекреационные являются более мягкими, они растянуты во времени, достаточно однозначно трактуются и подвергаются стадированию. Главной особенностью рекреационных нарушений лесных сообществ является сохранение до последних стадий дигрессии эдификаторов (деревьев) и их мощного влияния на остальные компоненты экосистемы [1—4].

Рекреационные нарушения в целом приводят к снижению устойчивости природных систем [3; 5]. Они напрямую, а чаще опосредовано, через изменения среды обитания, существенным образом влияют на большинство популяционных показателей всех видов мелких млекопитающих (динамика численности, демографические, миграционные и другие показатели), изменяются территориальные отношения, пространственное распределение, соотношение видов [2. С. 32—42; 4]. Изменение параметров среды должно влиять и на особенности питания зверьков: изменение кормового спектра, трофических предпочтений, доли корма, изымаемого из лесного биоценоза.

Перед нами стояла цель исследовать влияние рекреационного фактора на изменение летнего объема кормовых ресурсов и избирательность их выедания рыжими полевками в лесах Подмосковья. В задачи исследования входило изучение следующих параметров в градиенте рекреационного фактора: динамики кормовых

ресурсов, спектра предпочитаемых видов растительной пищи, в первую очередь лесных и сорных растений, а также массы потребляемого корма в течение летнего периода.

Материалы и методы исследования. Исследования проводили на юге Подмосковья (в Приокско-Террасном государственном заповеднике и его окрестностях) в 1986—1995 гг., а также на северо-востоке Подмосковья (в Ногинском районе) в 2000—2008 гг. Учет мелких млекопитающих проводили в ненарушенных, средненарушенных и сильнонарушенных хвойных и лиственных лесах, соответствующих нулевой, второй-третьей и четвертой стадиям рекреационной дигрессии по 5-балльной шкале [1] на давилочных и живоловочных площадках, а также на ловушко-линиях [3]. В сумме отработано 132 700 ловушко-суток. Рекреационные и контрольные территории имели одинаковый исходный тип растительности. Произведен анализ 405 желудков рыжих полевок [7; 8] при использовании микроскопов Leica DMLS и «Микромед». Создана коллекция цифровых фотографий содержимого желудков полевок.

Отловленных живоловками зверьков использовали для наблюдений за кормовым поведением в условиях естественных биотопов, а также клеточных экспериментов продолжительностью 12 часов; использовали 116 рыжих полевок. Проведено 2633 предъявления различных видов кормов по 1—10 одновременно в различных сочетаниях (по 7 и более повторностей). Массу съеденного корма определяли стандартным методом по разности между массой предложенного корма и несъеденного остатка [9]. Было использовано 126 видов кормов, доступных в естественных условиях, на суммарной территории индивидуальных участков полевок: лишайниках, папоротниках, семян, ягод, вегетативной массы высших растений, плодовых тел базидиальных грибов, моллюсков, червей, мелких позвоночных.

На изученных участках проведены стандартные геоботанические описания и определены параметры среды: видовой состав и проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, захламленность, сомкнутость древесного яруса и подлеска, подроста, площадь троп, кострищ, сбитых полян и т.д. [10. С. 135—140]. Кормовые ресурсы оценивали путем модельных укусов [11. С. 157—165; 12]. На пробных участках (0,25 × 0,25 м) срезали всю надземную фитомассу травяно-кустарничкового яруса, взвешивали в естественном и абсолютно сухом состоянии (92 повторности). Также проведен разбор лесной подстилки; для оценки массы плодовых тел грибов заложено 6 трансект шириной 5 м и длиной 45—370 м.

Результаты исследования. Влияние рекреационного фактора на лесные экосистемы на сегодняшний день хорошо изучено [1; 4]. Вытаптывание ведет к рекреационной дигрессии, затрагивающей все ярусы лесного биоценоза, сопровождающейся разрушением исходных группировок организмов и внедрением новых. Формируются модифицированные сообщества. Происходит расширение тропичной сети, разрушение и истончение подстилки, изменение видового состава и структуры фитоценоза, внедрение ценофобных (сорных) видов растений [1; 4]. Действие рекреационного фактора выражается в трансформации сезонной динамики как общей массы пищи, так и массы предпочитаемых рыжими полемками кормов в общей массе кормовых ресурсов (табл. 1, рис. 1).

Доля излюбленных рыжими полевками кормов в общем объеме кормовых ресурсов на северо-востоке Подмосквья, 2006—2008 гг. (средние многолетние данные)

Стадия дигрессии	Месяц	Доля излюбленных кормов, %
0	Июнь	0,036
0	Июль	0,055
0	Август	0,006
0	Сентябрь	0,005
3	Июнь	0,030
3	Июль	0,083
3	Август	0,043
3	Сентябрь	0,040

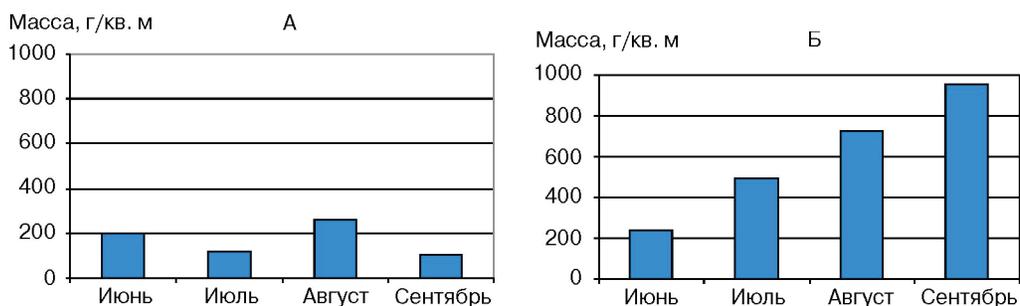


Рис. 1. Объем кормовых ресурсов в контрольных (А) и рекреационных (Б) елово-сосновых лесах на северо-востоке Подмосквья, 2006—2008 гг. (средние многолетние данные). По оси абсцисс отложены месяцы, по оси ординат — масса кормов

Различия по кормовым ресурсам между лесами на разных стадиях нарушения возрастают от начала к концу летнего периода. Так, для контрольных елово-сосновых лесов характерны невысокие проценты предпочитаемых полевками видов пищи (в среднем 0,017% от общей массы доступного корма), причем в августе—сентябре излюбленные корма рыжих полевок практически исчезают: ягоды сходят, многие травянистые растения засыхают, другие становятся жестче и непривлекательнее. В рекреационном средненарушенном ельнике-сосняке излюбленные корма более доступны (0,037% от общей массы) и в течение летнего периода нет временных промежутков, когда они полностью отсутствуют. Интересно, что максимумы этого показателя как по абсолютной массе, так и по процентному содержанию в контроле и рекреации по времени совпадают (июль), но минимумы — не совпадают (август—сентябрь и июнь соответственно).

Критерием привлекательности для полевок конкретного вида корма послужили результаты как клеточных экспериментов по выеданию предложенной пищи, так и наблюдений за трофическим поведением зверьков в условиях естественных биотопов, которые оказались сходными. Итоги наших исследований позволили составить подробный, ранжированный видовой список кормов рыжей полевки, доступных в елово-сосновых лесах северо-востока Подмосквья. Самыми пред-

почитаемыми или излюбленными считались те корма, которые полевки выедали в наибольшем количестве и в первую очередь (ягоды, семена, некоторые грибы, сочные побеги с цветами и семенами, особенно ценофобных, сорных растений).

В естественных условиях (по результатам анализа желудков) основную долю в рационе занимали зеленые части растений (в среднем 30—40%), ягоды (20—30%) и семена (20—28%), а грибы и насекомые поедались в незначительных количествах (около 1—5%). В условиях клеточных экспериментов — при избытке сразу нескольких видов кормов — полевки имеют возможность «вволю» поесть предпочитаемые виды, что существенно влияет на особенности питания. Так, реакция на наличие избытка высокопитательных кормов (табл. 2) выражалась как в повышении общего уровня потребления — в среднем от 2,7 до 28,7 г за один эксперимент (12 часов), так и в существенном превышении потребления этой «качественной» пищи по сравнению с данными по питанию в естественных условиях (например, массовая доля грибов в рационе повышалась до 21—24%, ягод — 31—48%). При предъявлении только одного вида корма поедался практически каждый вид. Тем не менее не наблюдалось ни одного случая, когда при наличии выбора полевки потребляли бы только один какой-либо вид корма; питание всегда было смешанным, что согласуется с литературными данными [7; 11; 13—15].

Таблица 2

Средняя суммарная масса потребленных кормов (г) в течение одного клеточного эксперимента (12 часов) в зависимости от наличия излюбленных видов пищи

Показатель	Варианты экспериментов					Критерий Фишера
	1	2	3	4	5	
Общая масса съеденного корма	2,8* 2,7*	10,3* 9,6*	18,3* 19,6*	23,3 24,0*	20,3 28,7*	$F_{(4,201)} = 41,473$ $F_{(4,136)} = 48,405$
Общая масса съеденного корма на 1 г веса тела зверька	0,137* 0,138*	0,545* 0,511*	1,019* 1,154*	1,350 1,395*	1,133 1,733*	$F_{(4,201)} = 39,841$ $F_{(4,136)} = 48,176$

Примечание: Верхняя цифра показывает данные по контролю ($N = 206$, $df = 201,00$), нижняя — по реакции ($N = 141$, $df = 136,00$). Везде различия средних достоверны ($p < 0,04$), кроме пар, не отмеченных звездочкой (*). Варианты экспериментов: 1 — при наличии только одного вида непродолжаемого корма, 2 — при наличии 5—10 видов кормов, излюбленных нет, 3 — при наличии 5—10 видов кормов, в том числе 1 излюбленный, 4 — при наличии 5—10 видов кормов, в том числе 2 излюбленных, 5 — при наличии 5—10 видов кормов, в том числе 3 излюбленных.

Обсуждение результатов. Для рациона рыжей полевки характерна пластичность и значительная вариабельность в зависимости от места обитания и сезона. В диете обычно преобладают зеленые части высших растений и семена; в числе второстепенных кормов — ягоды, грибы, мхи и лишайники, кора, мелкие животные и др. Грызуны этого вида находят пищу в различных ярусах лесного биоценоза, в основном в подстилке и травянистом покрове [7; 13—15]. Очевидно, что оценка объема кормовых ресурсов при таких условиях носит весьма приблизительный характер.

По результатам проведенных исследований выяснилось, что под воздействием рекреационного лесопользования общий объем кормовых ресурсов на едини-

цу площади достоверно повышается. Дисперсионный анализ показывает, что общая масса всех кормов на единицу площади высоко «чувствительна» к изучаемому рекреационному фактору ($F_{(12,166)} = 18,356; p < 0,00001$). Разница между этими показателями в лесах на нулевой и третьей стадиях растет от начала лета к началу осени: минимум отмечен в июне (в 1,2 крат), а максимум — в сентябре (в 9,1 крат).

В течение летнего периода (июнь—сентябрь) доля излюбленных кормов в нарушенных лесах в среднем в 2 раза выше, чем в контрольных (табл. 1). Фенологические изменения и летняя динамика массовой доли надземных побегов ценофобных растений в общей фитомассе трансформируются под влиянием рекреационного пресса. Обнаружено, что в нарушенных лесах период цветения и плодоношения, а также появления проростков у многих травянистых растений удлиняется, продолжаясь с июня—июля до конца сентября (например, у ландыша, недотроги, мятлика, марьянника). Достоверные сезонные изменения были выявлены только для ненарушенного леса ($F_{(3,33)} = 5,23; p = 0,005$): с июня по сентябрь происходит падение этого показателя от 0,25 до 0,00. На контрольных площадках надземные побеги единично встречающихся ценофобных видов (марьянника дубравного и лугового, мятлика однолетнего и др.) к осени быстро отмирают, поэтому в целом объем предпочитаемых рыжей полевкой зеленых кормов в течение летнего сезона падает. Для средних стадий нарушенности достоверных различий средних найдено не было, однако в тренде изменения доли ценофобных видов также просматривается тенденция к понижению (от 0,76 до 0,54).

Следует отметить, что именно ценофобные (сорные) растения, бурно развивающиеся при умеренном вытаптывании, составляют основную часть излюбленных полевыми кормов, например, вегетативные части, цветы и семена одуванчика, мятлика однолетнего, горца птичьего, марьянников, горошка мышиного, клевера ползучего, ягоды малины, земляники, ирги. Напротив, при наличии нескольких кормов меньше всего поедаются ценофильные (лесные) растения: папоротники, мхи, вегетативная масса звездчатки жестколистной, вейника тростниковидного, а также лишайники. В литературе имеются сходные данные по предпочтениям животных-фитофагов. Так, Б.Д. Абатуров с сотрудниками [16], изучавшие реакцию сайгаков на кормовую обеспеченность в различных типах фитоценозов, отмечали, что эти копытные предпочитают многие сорные растения на сбитых пастбищах.

Логично было бы предположить, что столь значительное изменение спектра кормовой базы не может не сказаться на многих аспектах жизнедеятельности рыжей полевки, так как, согласно литературным данным, количеством и качеством корма в значительной степени определяется как распределение грызунов по биотопам, так и структура, и динамика популяций [14; 15]. По результатам клеточных опытов, излюбленные корма при подаче вволю (в избытке) составляют в рационе рыжих полевок 32—46% от общей массы потребленных кормов, тогда как на суммарной территории индивидуальных участков ненарушенных территорий их содержание не превышает 0,5—8,3% от общей массы всей наличествующей

пищи, что свидетельствует о выборочном потреблении. Тем не менее в ненарушенных лесах, особенно в конце лета, полевки обычно вынуждены потреблять менее предпочитаемые, но более доступные и массовые виды кормов [17. С. 126—156].

Что лежит в основе столь высокой кормовой избирательности фитофагов? Согласно литературным данным, причину следует искать в неодинаковом содержании протеинов и питательной ценности. Съеденная пища всегда значительно превосходит по этому показателю общую доступную кормовую массу; выигрыш в потреблении питательных веществ за счет избирательности составляет 1,5—2-кратную величину и более [18. С. С. 223—234]. Среди растений, поедаемых фитофагами, многие имеют высокую кормовую ценность, причем кормовые качества могут меняться в зависимости от условий существования и фенологической стадии. В основном лесные растения травянисто-кустарничкового яруса имеют значительно меньшую питательную ценность, чем вытесняющие их при рекреационной нагрузке луговые и сорные травы [19].

Константна ли трофическая избирательность рыжей полевки в градиенте рекреационного фактора? В итоге однофакторного дисперсионного анализа с предиктором «фитоценотип» и зависимой переменной «доля данного вида корма в общей массе потребленного» (учитывались все части растений) нами было выявлено, что степень чувствительности данной переменной изменяется в зависимости от степени нарушенности. Так, для зверьков, отловленных в контрольном елово-сосновом лесу, критерий Фишера ($F_{(1,822)} = 4,8756; p = 0,028$) показал, что налицо явное и достоверное предпочтение ценофобных (сорных) ценофильным (лесным) растениям (средняя доля в общей массе съеденного корма 0,16 и 0,13 соответственно). Однако для зверьков из рекреационного леса достоверного различия средних (0,13 и 0,12) обнаружено не было. Это означает следующее: в условиях фитоценоза ненарушенного леса полевки избирательно выедают сорные виды растений, изредка попадающиеся на их индивидуальных участках и занимающие малую долю из доступного объема кормовой базы. Предположительно полевки могут сдерживать вселение в лесной биоценоз сорных (ценофобных) видов растений, особенно в контрольных ненарушенных лесах, где избирательность и выедание относительно высоки.

В условиях же рекреационного леса, где доленое участие ценофильных и ценофобных растений почти одинаково, происходит «размывание» трофических предпочтений. Это положение подтверждает и индекс разнообразия рационов зверьков (Животовского), равный 5,59 (для контроля) и 4,56 (для рекреации). Следовательно, влияние рекреационного пресса на рацион рыжей полевки проявляется как в изменении уровня выраженности кормовых предпочтений, так и в изменении долевого соотношения различных групп кормов (выравнивании их долей).

Используя данные по плотности рыжей полевки в елово-сосновых лесах Подмосковья [6] и результаты клеточных экспериментов, мы рассчитали примерную долю выедаемых рыжей полевкой кормов за сутки (рис. 2).

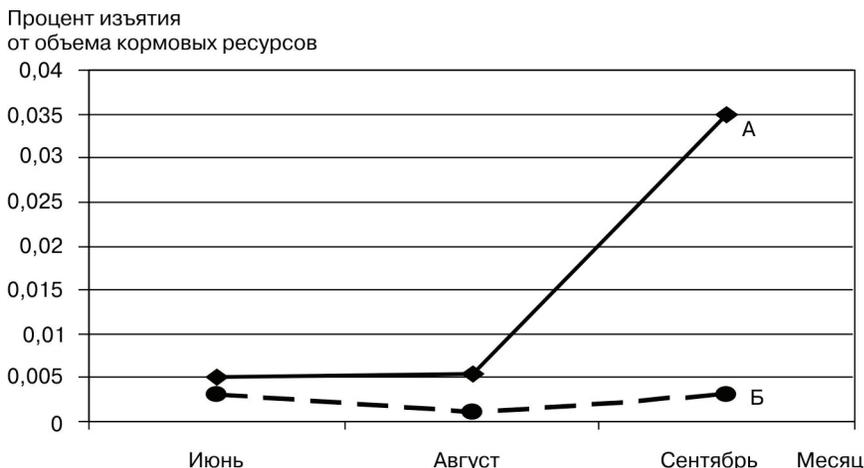


Рис. 2. Изъятие кормовых ресурсов рыжей полевкой в контрольных (А) и рекреационных (Б) елово-сосновых лесах на северо-востоке Подмосковья (средние многолетние данные)

В контрольных лесах колебание этого показателя в течение летнего периода (июнь—сентябрь) составляет около 7 крат, тогда как в рекреационных — всего 3. В год пика численности (2001) изъятие составляло примерно 0,01 и 0,0016%, а в год депрессии (2002) — 0,001 и 0,0003% на контрольных и рекреационных территориях соответственно. В литературе имеются сходные данные. Например, отчуждение фитомассы травянистого яруса ненарушенного ясеневно-липово-дубового леса Тульских заповедников составляет в среднем около 0,03% его общего запаса, и 0,05% фитомассы листьев травянистых растений и молодых проростков древесных пород [11]. Значительное повышение изъятия в контрольных лесах (от июня к сентябрю) обусловлено относительно высокой осенней плотностью населения и малой массой кормов на единицу площади. Напротив, на рекреационно трансформированных территориях рост численности грызунов от июня к сентябрю наблюдается синхронно с однонаправленным ростом объема кормовых ресурсов. Следовательно, рекреационная деятельность сглаживает летнюю динамику изъятия кормов рыжей полевкой.

Является ли объем кормовых ресурсов в летний период лимитирующим фактором для рыжих полевок? Низкий уровень отчуждения корма наталкивает на отрицательный ответ. По мнению Е.А. Шварца [12], оценка ресурсов с точки зрения «исследователя» и полевок может быть неравна, а именно человек может не заметить истощение запасов корма грызунов. Более того, поскольку далеко не все виды кормов достаточно питательны для поддержания жизнедеятельности полевок, оценки кормовых ресурсов часто бывают завышены. Так, при питании одной зеленью полевки теряют вес и обычно погибают за небольшой промежуток времени — от нескольких часов до нескольких суток [17]. В наших экспериментах так и происходило при наличии только одного вида малопитательного корма (например, листьев вейника тростниковидного, седмичника европейского, звездчатки

жестколистной). Такая зелень служит в рационе этих зверьков только дополнением к семенным кормам и поедается в больших количествах только при их недостатке. Объем пищеварительного тракта ограничивает потенциальную массу корма, которую может потребить рыжая полевка, и поддерживать жизнедеятельность может только достаточно калорийная пища, превышающая по питательности пороговый уровень. Поэтому в естественных условиях избирательность выедания самых питательных видов пищи является для полевок стратегией выживания.

Сравнение выедаемой в ходе экспериментов массы пищи при различном качестве кормов выявило четкую зависимость первой от второго. Дисперсионный анализ (ANOVA) показал, что уровень потребления находится в прямой достоверной зависимости от количества видов предпочитаемого корма (см. табл. 2). Так, кратность колебаний средней массы потребленного за один 12-часовой эксперимент корма (в расчете на единицу массы тела зверька) в зависимости от варианта набора кормов составляла до 8,3 и 12,6 раз (для животных из контрольных и рекреационных лесов соответственно). Самые низкие показатели потребления отмечены при доступности единственного вида, чуть выше — нескольких видов малопитательных кормов (например, вегетативных побегов звездчатки жестколистной, седмичника европейского, вейника тростниковидного). В данных условиях полевки теряли вес, становились малоподвижными и часто даже погибали от голода. Видимо, в летний период поддерживать нормальную жизнедеятельность и активность полевки могут только при доступности хотя бы одного вида высокопитательного корма (например, семян, ягод, грибов).

Полученные данные позволяют рассматривать повышение трофической пластичности у рыжих полевок из рекреационно трансформированных лесов как приспособление к значительным вариациям рациона. Так, при сравнении результатов экспериментов при большом разнообразии высокопитательного корма (2—3 вида) выявлено, что рыжие полевки из контроля достигают максимума выедаемой массы пищи уже при наличии двух любимых типов кормов. При увеличении «качества» рациона мы выявили недостоверное понижение уровня потребления. Видимо, в естественных условиях зверьки практически не сталкивались с подобной ситуацией. Напротив, животные, отловленные в рекреационно нарушенных лесах, в ответ на добавление каждого нового типа высокопитательного корма достоверно увеличивали уровень потребления. Можно допустить, что эта закономерность является индикатором трофической адаптации рыжих полевок к специфическим условиям рекреационных местообитаний.

В естественных условиях ненарушенного леса полевок редко доступен предпочитаемый корм в большом количестве, поэтому потребление, вероятно, ближе всего к промежуточному между первым и вторым вариантами экспериментов. Действительно, согласно литературным сведениям, полевка среднего веса (22,8 г) в сутки в среднем потребляет 1,92 г буковых орешков, 2,26 г смешанного корма, 3,40 г овса. По другим данным, норма суточного потребления смешанного корма составляет 5—7 г, в том числе около 3 г семян; в июле при смешанном рационе одна особь в среднем потребляет 0,693 г пищи на 1 г массы тела [13—15]. У рыжих полевок, добытых в Вологодской и Архангельской области, по индексу и ве-

су содержимого желудков определено суточное потребление, почти вдвое меньшее, чем в неволе при избытке пищи [17].

По мнению ряда авторов, масса потребляемой пищи связана с различной интенсивностью передвижения, возрастом, физиологическим состоянием, так как все эти факторы влияют на рацион животных. Также важно то, что потребление, особенно сочной зелени, занимающей большой объем при относительно невысокой питательности, ограничена размерами пищеварительного тракта животных [14; 20]. При физиологической ограниченности по количеству перерабатываемой пищи логично допустить стремление живого организма к дифференцированному выеданию наиболее питательной, «качественной» пищи, которую он в состоянии переварить.

Другим основным фактором регуляции диеты рыжей полевки является трофическая адаптация к смешанному типу питания. Согласно литературным данным, более высокий уровень потребления рыжими полевыми смешанного корма по сравнению с однообразным (зеленым или семенным) рационом — это результат более эффективного пищеварительного процесса и более полного использования функциональных возможностей пищеварительного тракта. Долевое соотношение основных групп кормов в конкретном биоценозе относительно постоянно, хотя видовой состав компонентов каждой из них может широко варьироваться. При снижении возможности усваивать пищу растительные и млекопитающие идут по пути увеличения времени ее переработки [17]. Напротив, при избытке «высококачественного» корма логично было бы предположить, что скорость ее прохождения по пищеварительному тракту существенно увеличивается, в чем и заключается причина резких различий уровня потребления в условиях экспериментов.

Выводы. Таким образом, под влиянием умеренной рекреационной деятельности (на средних стадиях нарушенности лесных биоценозов) общий объем кормовых ресурсов рыжей полевки на единицу площади значительно увеличивается, причем разница между этими показателями растет от июня к сентябрю. Функциональные возможности пищеварительного тракта рыжих полевок обуславливают потребление смешанного корма, в основном зелени и семян; среди доступных видов кормов этих групп они выбирают наиболее питательные. Относительно большее количество и постоянство этих кормов на рекреационных территориях, вероятно, приводит к изменению уровня трофической избирательности полевок.

В условиях фитоценоза ненарушенного леса рыжие полевки демонстрируют четкую избирательность в выедании пищи. Они предпочитают сорные (ценофобные) виды растений, которые занимают малую долю из доступных кормов, но большинство из них отличается высокой питательностью. С другой стороны, в условиях рекреационного леса, где долевое участие лесных (ценофильных) и сорных растений почти одинаково, происходит изменение соотношения различных групп кормов, а именно выравнивание их долей. Относительное постоянство доступности высококачественного корма способствует «размыванию» трофических предпочтений рыжих полевок. При наличии избытка излюбленного корма наблю-

дается общее увеличение массы выедаемых кормов в несколько раз, за счет повышения потребления этой «качественной» пищи, при увеличении скорости переработки пищи. Реакция рыжей полевки на рекреационный пресс проявляется в уменьшении амплитуды летней динамики изъятия кормов. При малом количестве пищи на единицу площади и относительно высокой плотности зверьков на контрольных территориях к началу осени изъятие максимально. На рекреационных же участках в течение летнего периода колебания изъятия кормов относительно невелики. Таковы некоторые механизмы трофической адаптации рыжей полевки к условиям рекреационных лесов Подмосковья.

ПРИМЕЧАНИЕ

- (1) Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-01769.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Казанская Н.С., Ланина В.В. Методика изучения влияния рекреационной нагрузки на древесные насаждения лесопаркового пояса г. Москвы в связи с организацией территорий массового отдыха и туризма. — М., 1975.
- [2] Жигарев И.А. Антропогенные (рекреационные) нарушения и взаимоотношения грызунов в сообществе // Экологическая ординация и сообщества. — М.: Наука, 1990.
- [3] Жигарев И.А. Организация и устойчивость рекреационных сообществ (на примере мелких млекопитающих): Дисс. ... докт. биол. наук. — М., 2006.
- [4] Жигарев И.А. Закономерности рекреационных нарушений фитоценозов // Успехи современной биологии. — 1993. — Т. 113. — Вып. 5. — С. 564—575.
- [5] Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья (популяционный аспект): Монография. — М.: Прометей, 2004.
- [6] Zhigarev I.A., Alpatov V.V. The recreational influence on forest rodent community in the Moscow region (experimental data) // 11th International Conference «Rodents et Spatium» on Rodent Biology. — Myshkin, Russia. — July 24—28, 2008. — P. 38.
- [7] Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Л.: Наука, 1975.
- [8] Miller C.J., Miller T.K. Population dynamics and diet of rodents on Rangitoto Island, New Zealand, including the effect of a 1080 poison operation // New Zealand Journal of Ecology. — 1995. — V. 19 (1). — P. 19—27.
- [9] Абатуров Б.Д. Об определении интенсивности потребления пищи и освоения кормовых ресурсов растительными млекопитающими // Зоол. журнал. — 1980. — Т. 59. — Вып. 2. — С. 1726—1732.
- [10] Жигарев И.А. Подходы к изучению животного населения в рекреационных лесных биоценозах // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. — Смоленск: Изд-во СГПУ, 2004.
- [11] Кузнецов Г.В., Лозинков Г.Л., Михайлин А.П. Изъятие рыжей полевкой листовой поверхности травянистых растений широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. — М., 1985.
- [12] Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. — М.: КМК, 2004.
- [13] Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. — М.: Издательство АН СССР, 1948.
- [14] Европейская рыжая полевка / Под ред. Н.В. Башениной. — М.: Наука, 1981.
- [15] Ecology of the bank vole (editor K. Petruszewics) // Acta theriologica. — 1983. — V. 28. — Suppl. 1.

- [16] *Абатуров Б.Д., Ларионов К.О., Колесников М.П., Никонова О.А.* Состояние и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) кормом на пастбищах с растительностью разных типов // Зоол. журнал. — 2005. — Т. 84. — № 3. — С. 377—390.
- [17] *Кузнецов Г.В., Михайлин А.П.* Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. — М.: Наука, 1985.
- [18] *Абатуров Б.Д., Магомедов М.-Р.Д.* Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журнал. — 1988. — Т. 67. — Вып. 2. — С. 223—234.
- [19] Корма: заготовка, хранение и подготовка к скармливанию: Уч. пособие / Под ред. Т.А. Фаритова. — Уфа: Изд-во БашГАУ, 2005.
- [20] *Мухачева С.В.* Особенности питания рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Shreber, 1780) в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. журн. — 2005. — № 12(3). — С. 523—533.

SOME MECHANISMS OF TROPHIC ADAPTATIONS IN BANK VOLES (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) WITHIN RECREATIONAL FORESTS OF MOSCOW REGION

E.R. Nurimanova, I.A. Zhigarev

Biology-Chemistry Faculty
Moscow Pedagogical State University
Kibalchicha str., 6/5, Moscow, Russia, 129278

V.V. Alpatov

Faculty of commodity research and expert
examination of zoogenic raw material
Moscow State Academy of Veterinary Medicine
and Biotechnology named after K.I. Skryabin
Akademika Skryabina str., 23, Moscow, Russia, 109472

Summer diet of bank voles was studied in 1986—1995 and 2000—2008 in Moscow region forests. We found out that under recreational load the bank voles' forage base bulk increased, in connection with the settlement of abundant tsefob (weed) plants preferred by these animals; but harvesting and diet selectivity grew lower.

Key words: *Clethrionomys glareolus*, food preferences, Rodentia, stomach analysis.