УДК 574.472:581.524.33

DOI 10.21685/2500-0578-2020-4-1

РЫЖАЯ ПОЛЕВКА И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ

О. И. Евстигнеев¹, О. В. Солонина^{1, 2}

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», Россия, 242180, Брянская область, станция Нерусса
E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117485, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32
E-mail: caniformia@mail.ru

Аннотация. Проанализирована роль рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в поддержании видового разнообразия травяного покрова в широколиственных лесах. Исследования были проведены в Неруссо-Деснянском полесье на юго-востоке Брянской области (Россия). Применяли геоботанические методы исследования. Показано, что роющая и трофическая деятельность полевок создает экотопическую неоднородность и мозаику травяного покрова. Все это повышает емкость местообитания. В результате возрастают видовая насыщенность и видовое богатство сообщества. Мозаика, созданная зверьками, представлена тремя вариантами микрогруппировок растений: 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и мало-летников реактивной группы (*Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus*, *Torilis japonica*) на месте сильных нарушений почвенного покрова; 2) с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы (*Elymus caninus*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica* и др.) и со значительным участием фитоценотически толерантных растений (*Asarum europaeum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* и др.) на кормовой территории, представленной «пастбищами»; 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*) на периферической части «пастбищ». Эту последовательность микрогруппировок, которые могут сменять друг друга во времени, называют микросукцессией. Она запускается во время резкого снижения численности зверьков. С этого момента движущей силой развития группировок выступают конкурентные виды трав. Они постепенно вытесняют реактивные и толерантные растения и могут стать доминантами травяного покрова на долгое время. Однако очередные подъемы численности полевок периодически прерывают эти однонаправленные микросукцессии. При этом могут сформироваться как удлиненные, так и укороченные циклы развития микрогруппировок. Удлиненные циклы образуются, если полевки выедают заросли конкурентных растений на значительной площади и снижают сомкнутость травяного покрова до минимума. Укороченные циклы формируются, если животные в поисках пищи возвращаются на прежнюю кормовую территорию через два-три года, когда доминируют вегетативно подвижные травы реактивной группы. При этом выпадает стадия с доминированием конкурентных растений. Таким образом, постоянная роющая и трофическая деятельность рыжих полевок преобразует однонаправленное развитие микрогруппировок травяного покрова в циклы. Благодаря циклическим микросукцессиям поддерживается многовидовой и полидоминантный состав в синузии широколиственного леса. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения пятен травяного покрова с доминированием видов растений разных типов стратегии – реактивных, толерантных и конкурентных.

Ключевые слова: рыжая полевка, *Myodes glareolus*, видовое разнообразие сообществ, средопреобразование, мозаичность травяного покрова, микрогруппировка, микросукцессия, широколиственный лес.

Благодарности. Авторы признательны В. Н. Короткову, А. В. Горнову и Е. Ф. Ситниковой за просмотр рукописи и критические замечания. Особая благодарность фотохудожнику-анималисту Николаю Воробью за разрешение использовать в статье превосходные фотографии рыжих полевок. Исследование аспирантки О. В. Солониной поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19–34–90032), а также выполнено в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем». Номер государственной регистрации АААА-А18-118052400130-7.

Для цитирования: Евстигнеев, О. И. Рыжая полевка и видовое разнообразие травяного покрова в широколиственных лесах / О. И. Евстигнеев, О. В. Солонина // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (4). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-1>

THE BANK VOLE AND SPECIES DIVERSITY OF GROUND VEGETATION IN BROAD-LEAVED FORESTS

O. I. Evstigneev¹, O. V. Solonina^{1, 2}

¹ State Nature Reserve "Bryanskii Les", Nerussa Station, Bryansk Oblast, 242180, Russia
E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, 84/32 Profsojuznaya street, Moscow, 117485, Russia
E-mail: caniformia@mail.ru

Abstract. The role of the European bank vole (*Myodes glareolus*) in maintaining the species diversity of the ground vegetation in broad-leaved forests was analysed. The study was carried out in Nerusso-Desna Woodland in the southeast of the Bryansk region (Russia). Geobotanical research methods were used. The vole's burrowing and foraging activities create ecotopic heterogeneity and a mosaic of ground vegetation, which increases habitat capacity. As a result, the species density and species richness of communities increase. The mosaic created by the animals is represented by three variants of plant microcommunities: 1) with a predominance of vegetatively immobile annual and biennial plants of the ruderal group (*Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus*, *Torilis japonica*) in places with severe soil disturbance; 2) with a predominance of vegetatively mobile perennials of the ruderal group (*Elymus caninus*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica*, etc.), and with the significant participation of phytocenotically tolerant plants (*Asarum europaeum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, etc.) in the foraging area represented by "pastures"; 3) with a predominance of vegetatively mobile perennials of the competitive group (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*) on the peripheral part of the "pastures". This sequence of microcommunities, which can replace each other in time, is a microsuccession. Microsuccession begins when there is a sharp decline in the number of animals. Competitive herb species are the driving force behind the development of microcommunities. They gradually replace ruderal and tolerant plants and can become dominant in the ground vegetation for long periods. However, regular increases in vole abundance periodically interrupt these unidirectional microsuccessions. In this case, both elongated and shortened developmental cycles of microcommunities can be formed. Elongated cycles develop if voles eat competitive plants over a large area and reduce the density of the ground vegetation cover to a minimum. Shortened cycles develop if animals, in their search for food, return to their former foraging territory after 2 or 3 years, when vegetatively mobile perennials of the ruderal group dominate. In this case, the stage dominated by competitive plants does not occur. Thus, the constant burrowing and trophic activity of bank voles transforms the unidirectional development of ground vegetation microcommunities into cycles. Thanks to cyclic microsuccessions, a multi-species and polydominant composition is maintained in the ground vegetation. The mechanism for maintaining this diversity involves the spatial redistribution of vegetation patches with the dominance of plant species with different types of strategy – ruderal, tolerant and competitive.

Keywords: The European bank vole, *Myodes glareolus*, species diversity of communities, environmental transformation, mosaic of ground vegetation cover, microcommunities, microsuccession, broad-leaved forest.

For citation: Evstigneev O.I., Solonina O.V. The bank vole and species diversity of ground vegetation in broad-leaved forests. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020;5(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-1>

Введение

Основа для разработки методов рационального природопользования – выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия. Максимальным видовым разнообразием отличались климаксовые (нечтвенные) биогеоценозы доагрикультурного времени [1]. В связи с этим нечтвенные сообщества – идеальные объекты для изучения этих механизмов. Однако из-за многовековой деятельности человека климаксовые ценозы в настоящее время на территории Европы не сохранились [2]. По этой причине важная задача экологии – вы-

яснение закономерностей поддержания биологического разнообразия в связи с жизнедеятельностью популяций разных видов млекопитающих – от крупных копытных до мелких мышевидных грызунов [3–5]. Один из обычных и многочисленных грызунов в лесной зоне Европы – рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), однако ее значение в формировании и поддержании видового разнообразия сообществ практически не изучено.

В связи с этим была поставлена задача – проанализировать роль рыжей полевки в поддержании видового разнообразия травяного покрова в широколиственных лесах.

Район, объекты и методы исследования

Район исследования. Работа была проведена на юго-востоке Брянской области в Неруссо-Деснянском полесье на территории памятника природы «Неруссо-Севный». По ботанико-географическому районированию этот физико-географический район относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели, которые принадлежат к Полесской подпровинции Восточно-европейской

провинции Европейской широколиственно-лесной области [7]. С точки зрения зоогеографического районирования памятник природы входит в центрально-русский район провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области [8].

Объекты исследования. В центре внимания статьи – рыжая полевка и ее влияние на травяной покров (рис. 1). Вид обычен в районе исследования, населяет все типы леса [9].

Рис. 1. Объект исследования – рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Фотографии Николая Воробья [6]

Fig. 1. The object of research is the European bank vole (*Myodes glareolus* Schreber, 1780). Images courtesy of Nikolai Vorobey [6]

Воздействие этого зверька на травяной покров изучали в 180-летнем широколиственном лесу. Численность полевки в этом сообществе составляет от 12 до 23 особей на 100 ловушко-суток. Здесь также обитает желтогорлая мышь (*Sylviaetus flavicollis* Melchior, 1834): от 6 до 30 особей на 100 ловушко-суток. Однако ее влияние на травяной покров минимально. Это связано с тем, что желтогорлая мышь в основном семеноед, а рыжая полевка наряду с семенами активно поедает зеленый корм [10, 11]. Кроме того, агрессивная и сильная мышь в от-

личие от полевки почти не роет земляных нор в перестойном лесу, а захватывает лучшие дупла на стволах старых деревьев и удобные пустоты в их основании.

В древостое изучаемого леса доминируют дуб черешчатый (*Quercus robur*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*) и вяз шершавый (*Ulmus glabra*). Ярус кустарников формируют в основном лещина обыкновенная (*Corylus avellana*), бересклет европейский (*Euonymus europaea*) и

свидина кроваво-красная (*Swida sanguinea*). Доминанты яруса трав – *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Glechoma hederacea*, *Mercurialis perennis*, *Stellaria holostea*.

Методы исследования. Изучение было проведено в 2019–2020 гг. на месте поселений рыжей полевки с наибольшей плотностью особей. Об этом свидетельствовали хорошо выраженные следы жизнедеятельности этих зверьков: большое число нор и отдельных выбросов земли, множество кормовых столиков и погрызов травы, а также многочисленные тайники под подстилкой с относительно небольшим числом желудей дуба, орехов лещины, крылаток ясеня и клена.

Перед геоботаническими описаниями была проведена предварительная типизация мозаичности травяного покрова на поселениях рыжей полевки. В результате выявили три варианта микрогруппировок растений, которые отличались по степени повреждения их зверьками. В каждом варианте выполнено по 21 геоботаническому описанию на квадратах 30 на 30 см. Такая площадь соответствует нескольким слившимся нарушениям, которые создаются полевками. Участие растений в группировках оценивали по объединенной шкале обилия и покрытия видов, предложенной Ж. Браун-Бланке [12]. Встречаемость трав была выражена пятью равными классами: первому классу соответствует встречаемость от 1 до 20 %, второму – от 21 до 40 %, третьему – от 41 до 60 %, четвертому – от 61 до 80 %, а пятому классу – от 81 до 100 %. Латинские названия растений даны по П. Ф. Маевскому [13]. Была закартирована часть поселения рыжей полевки на площади 80 м². На схеме отмечали микрогруппировки растений с разной степенью повреждения грызунами, норы и выбросы земли, тайники с пищевыми запасами, валежник, основания стволов деревьев, кустарников и крупного подроста.

Геоботанические описания были использованы для оценки разнообразия микрогруппировок: видового богатства сосудистыми растениями, видовой насыщенности, распределения видов по эколого-ценотическим группам и типам популяционной стратегии. Видовое богатство – число видов в одном варианте микрогруппировок. Этот показатель был определен как суммарное число видов на всех площадках, которые относятся к одному варианту микрогруппировок. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов на площадках фиксированного размера, полученное из всех описаний одного варианта микрогруппировок

[14]. Достоверность отличия показателей разнообразия оценивали с использованием коэффициента Манна-Уитни [15]. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ) в соответствии с представлениями А. А. Ниценко [16] понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с определенными типами сообществ. При этом была использована классификация видов по ЭЦГ, разработанная для Европейской России [17]. Под популяционной стратегией растений, или типом поведения, подразумевалась потенциальная способность видов господствовать или занимать подчиненное положение в сообществе, которая выработалась в результате длительной эволюции в климаксовых ценозах [18]. Все виды растений мы разделили на три группы по типу стратегии (поведения): конкурентные, реактивные и фитоценотически толерантные. Для отнесения видов к тому или иному типу поведения была использована классификация О. В. Смирновой [19]. Соотношение числа видов по типам стратегии определяли по списку всех видов, встреченных в одном варианте микрогруппировок. Для подтверждения выделенных групп геоботанических описаний, которые принадлежат разным вариантам микрогруппировок, была применена ординация методом бестрендового анализа соответствий DCA – Detrended Correspondence Analysis. Он эффективно работает с гетерогенными данными геоботанических описаний [20]. Расчеты проводили в программе PC-ORD.

Результаты исследования

Считается, что рыжая полевка – одиночно-семейный зверек, который не стремится создавать совместных поселений. Это утверждение опирается на то, что убежища этого вида в лесу распределены равномерно, на некотором расстоянии друг от друга [21, 22]. Однако зоологи неоднократно показывали, что иногда в период размножения формируются группировки рыжей полевки. Они приурочены в основном к местам произрастания обильного корма, а также к естественным укрытиям в виде многочисленного валежа [23]. При высокой плотности населения в одну группировку может входить до шести взрослых самок и до восьми самцов. Кроме того, полевки к середине осени в местах с обильным кормом и лучшими защитными условиями образуют зимовальные группы. Они могут состоять из пяти-восьми животных разного пола и возраста, которые часто используют для отдыха одни и те же норы [24, 25]. Группировки размножающихся и совместно

зимующих зверьков создают поселения, которые иногда называют колониями [10, 26, 27]. Относительно большая плотность полевков в период размножения и на зимовках существенно сказывается на растительности, примыкающей к убежищам.

Активная жизнедеятельность зверьков приводит к образованию мозаичности травяного покрова. Эта неоднородность представлена микрогруппировками, которые формируются растениями разных видов на микросайтах, созданных рыжими полевками. Микросайты, или микроместообитания, – это выбросы земли и утопанные площадки, а также участки травяного покрова, потравленные грызунами в разной степени. Картирование колонии рыжей полевки выявило три варианта микрогруппировок: 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы; 2) с доминированием вегетативно по-

движных многолетников реактивной группы; 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы. Они различаются интенсивностью и характером нарушений, создаваемых зверьками. Первый и второй варианты микрогруппировок значительно преобразованы, поскольку наиболее активно используются животными на протяжении всего существования поселения. Третий вариант эксплуатируется в меньшей степени, однако и здесь выражены следы жизнедеятельности рыжей полевки. Все три варианта существенно отличаются друг от друга по видовому составу растений, их обилию, доминированию, а также по эколого-ценотической структуре. Это подтвердила и ординация: она отчетливо разделила площадки геоботанических описаний на три группы, отличающиеся интенсивностью воздействия полевков на травяной покров (рис. 2). Рассмотрим эти различия подробнее.

Рис. 2. Результаты DCA-ординации геоботанических описаний трех вариантов микрогруппировок растений на поселениях рыжей полевки в осях наибольшего варьирования флористического состава. Варианты микрогруппировок: I – с доминированием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы – *Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia*, *Torilis japonica* и др.; II – с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы – *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica* и др.; III – с доминированием вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы – *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*

Fig. 2. Results of DCA-ordination of vegetation sample plots within three variants of microcommunities on the bank vole settlements in the axes of the greatest variation in floristic composition.

Types of microcommunities: I – dominated by vegetatively immobile annual and biennial plants of the ruderal group (*Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia*, *Torilis japonica*, etc.); II – with the domination of vegetatively mobile perennials of the ruderal group (*Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica*, etc.); III – dominated by vegetatively mobile perennials of the competitive group (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*)

Микрогруппировки с доминированием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы

Эти микрогруппировки формируются на месте выбросов земли при строительстве убежищ в виде гнездовых камер, защитных и кормовых нор, углублений для отдыха и сна (рис. 3). К ним также относится растительность на пятках с вытоптанной почвой, которые расположены рядом с убежищами (рис. 4). Здесь полевки греются на солнце, играют и ухаживают за собой. К пяткам, как правило, приурочена часть кормовых столиков. Нередко вокруг норы устраивается система поверхностных охотни-

чих туннелей диаметром 2–4 см, идущих под подстилкой или в почве на глубине до 5 см и имеющих ряд выходов. Площадь отдельных выбросов земли варьирует от 60 до 530 см², в среднем составляет 230 см² ($\sigma = 119$; $N = 37$). Часто выбросы смыкаются, и образуются относительно крупные нарушения – до четверти квадратного метра и более. Роющая деятельность полевок способствует повышению плодородия почвы: резко увеличивает ее аэрацию, стимулирует деятельность аэробной микрофлоры, усиливает минерализацию почвенной органики и гумификацию лесной подстилки [26]. На закартированном участке свежие нарушения занимают 14 м², что составляет 18 % от площади поселения (см. рис. 3).

Рис. 3. Схема поселения рыжей полевки в широколиственном лесу: I – микрогруппировки на месте выбросов земли с доминированием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы – *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia* и др.; II – микрогруппировки на месте кормовых участков полевок с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы – *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica* и др.; III – микрогруппировки на месте кормовых участков полевок с доминированием вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы – *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*; IV – крупный и мелкий валежник; V – основания стволов деревьев, кустарников и крупного древесного подроста; VI – выходы из нор; VII – тайники с запасом семян древесных растений

Fig. 3. Scheme of the bank vole settlement in a broad-leaved forest: I – the microcommunities at the site of soil disturbance dominated by vegetatively immobile annual and biennial plants of the ruderal group (*Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia*, etc.). II – the microcommunities of the forage area with the dominance of vegetatively mobile perennials of the ruderal group (*Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica*, etc.). III – the microcommunities of the forage area with the dominance of nemoral vegetatively mobile perennials of the competitive group (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*); IV – large and small fallen trees; V – bases of tree trunks, shrubs and large tree undergrowth; VI – entrances to burrows; VII – caches with a stock of woody plant seeds

Рис. 4. Микрогруппировки растений на месте выбросов земли с доминированием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы: а – пятячки с вытоптанной почвой под кустами лещины и на бугре с доминированием *Alliaria petiolata*, *Moehringia trinervia*; б – утоптанное выбросы земли у основания ствола, на которых прижились *Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine impatiens* и др.; в – выбросы земли, на которых прижились *Stellaria media*, *Alliaria petiolata*, *Moehringia trinervia* и др.; з – выбросы земли, на которых прижились *Cardamine impatiens*, *Moehringia trinervia* и др.

Fig. 4. Microcommunities with domination of annual and biennial plants of the ruderal group on the sites with soil disturbances: а – thrown out of burrows and trampled soil under the common hazel with domination of *Alliaria petiolata*, *Moehringia trinervia*; б – trampled soil at the base of the trunk with *Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine impatiens*, etc.; в – soil ejection with *Stellaria media*, *Alliaria petiolata*, *Moehringia trinervia*, etc.; з – soil ejection with *Cardamine impatiens*, *Moehringia trinervia*

Активная роющая деятельность зверьков сказывается на травяном покрове. В этих условиях сомкнутость травы крайне низкая – около 10 %. Относительно высокое почвенное плодородие и разреженный травяной покров способствуют повышению флористического разнообразия. Так, в микрогруппировках растений по сравнению с ненарушенными участками видовое богатство возрастает в 2,0 раза, а видовая насыщенность – в 2,3 раза (табл. 1). Здесь найдены растения разных экологических и ценологических групп. Благодаря некоторому увеличению освещенности появляется небольшое число светолюбивых видов, относящихся к луговой флоре: *Cardamine impatiens*, *Polygonum convolvulus* и *Veronica chamaedrys* (табл. 2). Семена этих трав полевки занесли с ближайшей опушки, которая расположена в 5 м от колонии. Одновременно нарушения, созданные грызунами, способствуют расширению видового со-

става растений, которые относятся к разным типам поведения (стратегии). Среди конкурентных видов отмечены всходы и ювенильные особи *Convallaria majalis*. Они проросли из ухоронок рыжей полевки (ухоронка – это место, где животные прячут, скрывают запасы пищи. Синонимы этого слова – тайник, кладовая, магазин, заначка, потаенное место). Л. В. Заблочкая пишет, что зверьки активно поедают плоды ландыша и часто их запасают [11]. Число растений, относящихся к толерантной группе, возросло вдвое: в микрогруппировках найдены семенные особи *Brachypodium sylvaticum*, *Poa nemoralis*, *Swida sanguinea*, *Tilia cordata*, *Viola mirabilis* и др. (см. табл. 2). Их диаспоры, несомненно, принесли зверьки. Эти виды растений отмечены в питании рыжей полевки [21], а также на ее кормовых столиках, которые мы описывали.

Таблица 1

Характеристики микрогруппировок растений на поселениях рыжей полевки

Table 1

Characteristics of the plant microcommunities in the bank vole settlements

Характеристики микрогруппировок	Варианты микрогруппировок		
	Первый	Второй	Третий
Число площадок по 0,09 м ²	21	21	21
Диапазон покрытия яруса трав, %	5–20	25–70	75–90
Среднее покрытие яруса трав, % ($M \pm m_M$)	12 ± 1,2	51 ± 2,9	83 ± 1,0
Диапазон числа видов на площадках	6–15	5–10	2–6
Видовая насыщенность, $M \pm m_M$	9,8 ± 0,56	7,6 ± 0,31	4,2 ± 0,22
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	105 ($p = 0,0038$)		
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	3 ($p = 0,0000$)		
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	12 ($p = 0,0000$)		
Видовое богатство	32	27	16

Примечание. Варианты микрогруппировок: первый – с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы на выбросах земли и на утопанных площадках; второй – с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы на кормовых участках; третий – с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы на кормовых участках. M – среднее арифметическое, m_M – ошибка среднего арифметического, p – уровень значимости отличий видовой насыщенности. Существенные отличия отмечены полужирным шрифтом.

Таблица 2

Баллы встречаемости (римские цифры) и баллы покрытия-обилия (арабские цифры и «+») видов в микрогруппировках растений на поселениях рыжей полевки

Table 2

Occurrence points (Roman numerals) and coverage-abundance points (Arabic numerals and "+") of species in the plant microcommunities on the bank vole settlements

Названия растений	Варианты микрогруппировок			ЭЦГ	ТС
	Первый	Второй	Третий		
1	2	3	4	5	6
Число описаний	21	21	21	63	63
<i>Acer negundo</i> L.	I-(+)	I-(+)	–	Адв.	Р
<i>Acer platanoides</i> L.	II-(+)	III-(+)	I-(+)	He-Ле	Т
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	–	–	I-(+)	He-Ле	Т
<i>Aegopodium podagraria</i> L.*	II-(+–2)	IV-(+–2)	V-(4–5)	He-Ле	К
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	V-(+–2)	III-(+–1)	I-(+)	He-Ле	Р
<i>Asarum europaeum</i> L.*	II-(+)	I-(+–3)	I-(3)	He-Ле	Т
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) Beauv.*	II-(+)	II-(+–3)	–	He-Ле	Т
<i>Cardamine impatiens</i> L.*	III-(+)	I-(+)	–	Лы	Р
<i>Convallaria majalis</i> L.*	I-(+)	I-(+)	–	He-Ле	К
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.*	I-(+)	–	–	He-Ле	Р
<i>Euonymus europaea</i> L.	I-(+)	–	I-(+)	He-Ле	Т
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.*	–	I-(+)	–	Лы	К
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	II-(+)	I-(+)	I-(+)	He-Ле	К
<i>Geranium robertianum</i> L.*	IV-(+–1)	–	–	He-Ле	Р
<i>Geum urbanum</i> L.*	II-(+)	II-(+–2)	I-(+)	He-Ле	Т
<i>Glechoma hederacea</i> L.*	III-(+–1)	IV-(+–4)	III-(+–3)	He-Ле	Р
<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.*	IV-(+–1)	IV-(+–3)	II-(+–3)	He-Ле	Р
<i>Lapsana communis</i> L.	II-(+–1)	–	–	He-Ле	Р
<i>Lysimachia nummularia</i> L.*	–	I-(+)	–	Лы	Т
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	–	I-(+)	–	He-Ле	Т
<i>Mercurialis perennis</i> L.*	II-(+)	I-(+–2)	II-(+–2)	He-Ле	К
<i>Milium effusum</i> L.*	–	I-(+–2)	–	He-Ле	Р
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	V-(+–1)	II-(+–1)	I-(+)	He-Ле	Р
<i>Poa nemoralis</i> L.*	III-(+)	I-(+)	–	He-Ле	Т
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	I-(+)	I-(+–3)	I-(+–1)	He-Ле	Т
<i>Polygonum convolvulus</i> L.	III-(+)	I-(+)	–	Лы	Р
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.*	III-(+)	III-(+–3)	IV-(+–2)	He-Ле	Т

Окончание табл. 2

End of table 2

1	2	3	4	5	6
<i>Quercus robur</i> L.	I-(+)	III-(+)	I-(+)	He-Ле	К
<i>Rubus caesius</i> L.*	I-(+)	II-(+–2)	–	Че-Оп	Р
<i>Stachys sylvatica</i> L.	I-(1)	I-(+)	–	He-Ле	Р
<i>Stellaria holostea</i> L.*	I-(+)	–	–	He-Ле	Р
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	I-(+)	–	–	He-Ле	Т
<i>Tilia cordata</i> Mill.	I-(+)	–	–	He-Ле	Т
<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	III-(+–1)	–	–	He-Ле	Р
<i>Urtica dioica</i> L.	II-(+)	II-(+–1)	III-(+–2)	Че-Ле	Р
<i>Veronica chamaedrys</i> L.*	I-(+)	–	–	Лу	Т
<i>Viola mirabilis</i> L.*	II-(+)	II-(+)	–	He-Ле	Т
Число видов	32	27	16	37	37

П р и м е ч а н и е. Варианты микрогруппировок: первый – с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы на выбросах земли и на утопанных площадках; второй – с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы на кормовых участках; третий – с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы на кормовых участках. Размер площадок – 0,09 м². ЭЦГ: Адв. – адвентивная, He-Ле – неморальная лесная, Че-Ле – черноольховая лесная, Че-Оп – черноольховая опушечная, Лу – луговая. ТС (типы стратегии, или поведения, растений): К – конкурентные, Р – реактивные, Т – фитоценологически толерантные. * – виды, зимующие с зелеными листьями.

Отличительная черта микрогруппировок растений, которые сформировались на выбросах земли и на утопанных площадках, – преобладание в проективном покрытии реактивных видов (рис. 5, 1). Это слабоконкурентные растения. Их существование в ценозе поддерживается постоянными нарушениями травяного покрова [28, 29]. Реактивные травы представлены двумя группами. Первая – многолетние, как правило, вегетативно подвижные растения: *Elymus caninus*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Urtica dioica*. Их популяции малочисленны и представлены только единичными сеянцами и парциальными образованиями вегетативного происхождения, которые сохранились от прежних поколений травяного покрова. Ко второй группе относятся однолетние и малолетние вегетативно неподвижные травы – *Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus* и *Torilis japonica*. Эти растения наиболее многочисленны на земляных выбросах рыжих полевков, а также на вытопанных площадках (см. рис. 4). Чаще всего в изученных микрогруппировках доминировали *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum* и *Moehringia trinervia* (см. табл. 2). У представителей этой группы выражен комплекс биологических свойств «номадного типа» (термин J. S. Denslow [31]) (номадный – связанный с переселением с места на место, кочевой [30]). Он направлен на стремительное освоение свободного пространства и на быстрый переход в латентное состояние. Номады способны формировать банк семян в почве [32], отличаются высокой семенной продуктивностью, растянутым периодом прорастания и максимальными темпами развития. У них отсутствуют проявле-

ния жизни, связанные с вегетативным размножением и разрастанием. Номады не способны переходить в квазисенильное состояние и во вторичный покой. Длительность удержания территории этими растениями – не более одного года [19]. Исследование пищевого поведения рыжей полевки показало, что она предпочитает поедать реактивные (рудеральные, сорные) растения [33]. Это связано с тем, что ткани реактивных видов содержат в целом больше углеводов, жиров, протеинов и минеральных веществ, чем у растений других групп [34]. Реактивные растения отличаются высокими скоростями роста и темпами развития [19]. В связи с этим они, как правило, характеризуются большой интенсивностью дыхания. При таком уровне «потребления» реактивные виды «вынуждены» синтезировать значительное количество веществ с высокой энергетической ценностью и биологической активностью [2, 29]. Такое избирательное выедание «высококачественной» пищи – одна из причин низкой сомкнутости травяного покрова на выбросах земли и на вытопанных площадках.

Относительно благоприятный экологический режим на выбросах земли – хороший фон для приживания проростков, экологические пределы толерантности которых уже, чем у взрослых особей. Не случайно здесь встречается семенное пополнение практически всех травянистых растений: и реактивных, и толерантных, и конкурентных. На зоогенных нарушениях создаются подходящие условия для успешного прорастания и развития семян древесных растений, семена которых приносят рыжие полевки: *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Swida sanguinea*, *Tilia cordata* и др. (см. табл. 2).

Рис. 5. Циклические изменения покрытия трав, относящихся к разным типам стратегии (поведения), в микрогруппировках растений на поселениях рыжей полевки. Стадии развития микрогруппировок: I – с доминированием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников, которые относятся к реактивной группе (*Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia*, *Torilis japonica* и др.); II – с доминированием вегетативно подвижных многолетников, которые относятся к реактивной группе (*Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica* и др.); III – с доминированием вегетативно подвижных многолетников, которые относятся к конкурентной группе (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*). Зеленые стрелки – направления развития микрогруппировок, определяемое конкурентными растениями. Коричневые стрелки – направления развития микрогруппировок, определяемые рыжей полевкой. Циклы развития микрогруппировок: А – удлиненные, B₁ и B₂ – укороченные

Fig. 5. Cyclic changes in the coverage of herbs belonging to different types of strategy (behavior) in microcommunities of the bank vole settlements. Stages of development of microcommunities: I – dominated by nemoral vegetatively immobile annuals and biennials, which belong to the ruderal group (*Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Geranium robertianum*, *Moehringia trinervia*, *Torilis japonica*, etc.); II – with the dominance of vegetatively mobile perennials, which belong to the reactive group (*Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Urtica dioica*, etc.); III – dominated by nemoral vegetatively mobile perennials, which belong to the competitive group (*Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*). Green arrows – the directions of development of microcommunities determined by competitive plants. Brown arrows denote directions of development of microcommunities determined by the bank vole. Microcommunities development cycles: A – elongated, B₁ and B₂ – shortened

Микрогруппировки с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы

Эти микрогруппировки образуются на кормовых участках полевки (см. рис. 3). Здесь отмечена повышенная трофическая активность зверьков. Они ищут, собирают и поедают пищу, а также запасают ее в тайниках. При этом основной способ кормежки – пастьба [25]. Рыжая полевка – преимущественно растительноядный зверек [21]. Весной до 90 % желудков этого вида содержат зеленую массу, летом и осенью – до 60 %, а зимой – до 80 %. Пасется

полевка обычно в радиусе до 3 м от укрытия, иногда разыскивает пищу в пределах 10 м [11, 25]. Следует отметить, что недалеко от материнской (гнездовой) норы в течение нескольких недель кормится выводок самки, состоящий преимущественно из пяти-шести детенышей [24]. В крупных зимовочных убежищах может находиться до трех поколений молодых зверьков, расселение которых, как правило, задерживается до весны [21]. В течение этого времени они пасутся на материнском участке. Кроме того, самец в период гона при вынужденном ожидании эстральной самки, которая отдыхает в укрытии, кормится в бли-

жайшей окрестности [25]. Такое скопление полевков существенно сказывается на растительности (рис. 6). Не случайно зоологи показали, что население рыжей полевки за один год может изъять до 25 % массы травяного покрова

[35]. Обследование выявило, что «пастбища» с таким напряженным выпасом занимают 65 м², что составляет 81 % от закартированной части поселения (см. рис. 3).

Рис. 6. Микрогруппировки и отдельные виды растений на кормовых участках полевки: а – травяной покров с доминированием вегетативно подвижного многолетника *Glechoma hederacea*, который относится к реактивным видам, а также с участием *Aegopodium podagraria*, *Lamium maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura* и др.; б – погрызы листьев *Alliaria petiolata*, *Padus avium*, *Pulmonaria obscura*; в – погрызы листовых пластинок *Aegopodium podagraria* с остатками черешков около норы; г – погрызы листьев *Quercus robur*

Fig. 6. Microcommunities and plant species of forage area of the bank vole: а – herb cover dominated by the vegetatively mobile perennial *Glechoma hederacea* which belongs to the ruderal species, as well as with the participation of *Aegopodium podagraria*, *Lamium maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, etc. ; б – gnawing leaves of *Alliaria petiolata*, *Padus avium*, *Pulmonaria obscura*; в – gnawing leaves of *Aegopodium podagraria* with petiole remains near the burrow; г – gnawing leaves of *Quercus robur*

Интенсивный выпас рядом с норами определяет относительно низкую сомкнутость травяного покрова на «пастбище» – около 50 %. Кроме того, показатели флористического разнообразия в этих микрогруппировках достоверно ниже предыдущих (см. табл. 1). Такие изменения в травяном покрове обусловлены несколькими причинами. Во-первых, полевки существенно ограничивают возобновление древесных растений, поскольку выедают их проростки и опавшие плоды. Не случайно на кормовой территории мы не обнаружили всходов и ювенильных особей *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Swida sanguinea*, *Tilia cordata* и *Ulmus*

glabra, хотя рядом росли плодоносящие растения этих видов. Численность самосева *Acer platanoides* и *Fraxinus excelsior* была значительно меньше, чем за пределами поселения. Однако семена перечисленных деревьев и кустарников регулярно встречаются в запасах рыжей полевки и на ее кормовых столиках. Прижившийся подрост древесных растений отличается пониженной жизненностью, поскольку страдает от грызунов, которые обгладывают их кору, начиная со второй половины зимы. Во-вторых, полевки во время зимней кормежки выедают растения, у которых под снегом сохраняются зеленые листья. К этой группе относятся более

половины видов, представленных на поселении (см. табл. 2). Физиологи показали, что под влиянием низких температур в зеленых частях растений существенно увеличивается содержание сахаров [36, 37]. Это привлекает зверьков, что усиливает стравливание «пастбищ». В результате часть зимне-зеленых растений исчезла с кормовых участков. Так, на территории колонии мы не обнаружили *Carex digitata*, *C. pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Luzula pilosa*, однако эти травы обычны за пределами колонии. Большая часть сохранившихся зимне-зеленых растений из-за постоянного стравливания снижает свое участие на поселении. Примеры таких видов: *Aegopodium podagraria*, *Mercurialis perennis*, *Poa nemoralis*, *Stellaria holostea*. В-третьих, на «пастбище» сокращаются семенные инвазии травянистых растений. С одной стороны, это связано с появлением развитой подстилки, которая затрудняет приживание проростков. С другой стороны, появляющиеся всходы практически полностью истребляются полевками. Известно, что питательная ценность молодых растений, в т. ч. древесных, выше, чем взрослых особей [33]. В результате в микрогруппировках были встречены только единичные проростки небольшого числа видов: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Lamium maculatum*, *Pulmonaria obscura*.

Одновременно в микрогруппировках на кормовых участках меняется соотношение проективного покрытия растений, которые принадлежат к разным типам поведения (см. рис. 5, II). Во-первых, в сообществе возрастает участие толерантных трав: *Asarum europaeum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Geum urbanum*, *Poa nemoralis*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* и др. Их суммарное проективное покрытие в этой части колонии максимальное. Во-вторых, на «пастбище» доминирование переходит от реактивных однолетников и малолетников номадного типа к многолетним реактивным видам. Так, на кормовой территории из группы номад исчезли *Geranium robertianum*, *Lapsana communis* и *Torilis japonica*, а участие *Alliaria petiolata*, *Cardamine impatiens*, *Moehringia trinervia* и *Polygonum convolvulus* стало минимальным. Это обусловлено тем, что номадам для устойчивого семенного возобновления нужны нарушения почвенного покрова, которые не выражены в этой части колонии. Одновременно в сообществе возрастает участие реактивных многолетников: *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum*, *Milium effusum*, *Rubus caesius* и *Urtica dioica*. Среди этих видов доминируют вегетативно подвижная *Glechoma hederacea* и неподвижная *Lamium maculatum* (см. рис. 6, a). Виды этой группы отличаются от номад более длительным

удержанием территории элементом популяции: от двух-трех лет у *Glechoma hederacea* и *Urtica dioica* и до пяти лет у *Milium effusum* и *Lamium maculatum* [19]. Следует отметить, что на кормовой территории участие конкурентных трав остается на низком уровне (см. табл. 2; рис. 5, II). К этой группе относятся длиннокорневищные растения: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Filipendula ulmaria* и *Mercurialis perennis*. Известно, что конкурентные виды потенциально могут быть эдификаторами травяного покрова [19]. Однако незначительное участие этих растений на кормовых участках обусловлено тем, что они относятся к зимне-зеленым, их листья активно поедают рыжие полевки в холодное время года. Одновременно зверьков привлекают подземные корневища перечисленных видов [11], в которых к зиме накапливается большое количество пластических веществ. Так, исследования Т. К. Горышиной показали, что в корневищах этих растений содержание крахмала увеличивается до 20 % от сухого веса [38].

Многолетние реактивные, а также конкурентные виды способны в течение некоторого времени к отрастанию после их стравливания полевками. Это определяется тем, что в основании их побегов формируется большое число почек возобновления, из которых развиваются молодые побеги. Отрастание растений после стравливания называют отавностью [39]. С ней связана возможность многократного использования «пастбищ» рыжими полевками. Известно, что молодая сочная отава привлекает животных, поскольку ее кормовая ценность выше, чем цветущих и плодоносящих трав. Так, отава содержит больше протеина, каротина, фосфора и минеральных веществ, в ней меньше трудноперевариваемых клетчатки и лигнина [36].

Микрогруппировки с доминированием вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы

Эти микрогруппировки расположены, как правило, на периферии колонии и занимают незначительную площадь – всего 1 % от закартированной территории (см. рис. 3). Эти пятна травяного покрова, как и предыдущие, входят в состав кормовых участков. Однако интенсивность воздействия рыжих полевок на микрогруппировки не так велика. Здесь зверьки только время от времени пасутся и собирают пищу. В этих местах можно встретить единичные убежища, в которых животные прячутся в случае опасности, отдыхают, едят и запасают корм.

Относительно слабый «выпас» определяет сравнительно высокую сомкнутость микрогруппировок – свыше 80 %. В условиях слабого воздействия рыжих полевок начинает господ-

ствовать *Aegopodium podagraria*. Иногда в группировках могут доминировать *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis* и *Carex pilosa* (рис. 7).

Рис. 7. Микрогруппировки растений на кормовых участках рыжей полевки с доминированием вегетативно подвижных многолетников, которые относятся к конкурентным видам: а – *Aegopodium podagraria*; б – *Mercurialis perennis*; в – *Convallaria majalis*; г – *Carex pilosa*

Fig. 7. Plant microcommunities of forage area of the bank vole with domination of vegetatively mobile perennials, which are competitive species: а – *Aegopodium podagraria*; б – *Mercurialis perennis*; в – *Convallaria majalis*; г – *Carex pilosa*

Эти растения относятся к конкурентным видам [19]. Они отличаются высокой вегетативной подвижностью и продуктивностью, большой биомассой, а также значительной длительностью удержания территории. Это позволяет конкурентным растениям создавать ценотически замкнутые заросли в надземной и подземной сферах. При этом вытесняется большинство видов травяного покрова (см. рис. 5, III). Микрогруппировки конкурентных растений становятся практически недоступны для внедрения новых видов. В результате видовая насыщенность и видовое богатство в этих зарослях снижаются в два раза и более (см. табл. 1). Здесь не найдены светлюбивые луговые растения, которые встречались в предыдущих микрогруппировках: *Cardamine impatiens*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia*

nummularia, *Polygonum convolvulus* и *Veronica chamaedrys*. Значительное число толерантных и реактивных видов, обнаруженных в группировках конкурентных трав, редко доживает до генеративного состояния и существует на низком уровне численности и жизнестойкости: *Adoxa moschatellina*, *Alliaria petiolata*, *Asarum europaeum*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*, *Moehringia trinervia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura* и др. (см. табл. 2).

Микрогруппировки конкурентных растений в отсутствие рыжей полевки могут удерживать за собой территорию в течение длительного времени. Эта особенность базируется на способности зарослей этих видов к циклическому старению и омоложению за счет постоянной замены отмирающих парциальных побегов и кустов молодыми отбегам [19].

Циклическое развитие микрогруппировок растений на поселениях рыжей полевки

Видовой состав микрогруппировок растений и их границы динамичны, меняются с течением времени. Это связано с тем, что рыжие полевки периодически вынуждены покидать свои обжитые норы из-за расплодившихся эктопаразитов [40, 41]. Кроме этого, зоологи неоднократно отмечали, что самки после окончания размножения и воспитания потомства оставляют гнездовые норы, уходят за пределы колонии и осваивают новые убежища. Во всех этих случаях смещается и кормовая территория [27, 42, 43]. Это позволяет частично восстановиться растительности на «пастбище» после интенсивного стравливания.

Следует отметить, что в некоторые годы давление рыжих полевок на травяной покров сильно ослабевает. Это бывает при резком снижении численности зверьков, которое может быть обусловлено неблагоприятными погодными условиями, плохим урожаем кормов, болезнями или прессом хищников [10]. В районе нашего исследования интервалы между пиками численности полевок, как правило, колеблются от двух до пяти лет [21]. Иногда случаются и более длительные, а также весьма глубокие депрессии численности грызунов. В эти периоды травяной покров на поселении начинает интенсивно восстанавливаться. В первые два-три года участки земли, выброшенные полевыми, а также их кормовые территории могут зарастать многолетними вегетативно подвижными растениями реактивной группы. Если депрессия численности продолжится дольше, то реактивные виды вытесняются конкурентными травами (см. рис. 5). Такие смены микрогруппировок в травяном покрове называют микросукцессиями [28, 44].

Однако с увеличением численности зверьков возобновляется их активная роющая и трофическая деятельность. При этом в травяном покрове прерываются однонаправленные микросукцессии. В результате формируются удлиненные и укороченные циклы развития растительности. Удлиненные циклы возникают в том случае, если полевки начинают активно сооружать норы и другие укрытия на участках, где восстановились конкурентные травы (см. рис. 5, А). Укороченные циклы бывают двух типов: 1) когда животные возобновляют строительную деятельность на территории, которая заросла вегетативно подвижными видами реактивной группы; при этом вновь формируются микрогруппировки с доминированием однолетников и малолетников (см. рис. 5, Б₁); 2) если грызу-

ны начинают пастись в зарослях конкурентных растений, существенно снижая их покрытие; в этом случае в группировках начинают преобладать вегетативно подвижные многолетники реактивной группы (см. рис. 5, Б₂).

Заключение

В широколиственных лесах благодаря роющей и трофической деятельности рыжих полевок создаются экотопическая неоднородность и мозаика травяного покрова. Все это повышает емкость местообитания. В результате возрастают видовая насыщенность и видовое богатство сообществ. Другими словами, в травяном покрове широколиственных лесов вследствие жизнедеятельности полевок могут одновременно существовать виды растений, которые представляют контрастные эколого-ценотические группы, а также относятся к разным жизненным формам и типам поведения (стратегии).

Рыжая полевка создает мозаику травяного покрова на всем пространстве обитания семьи и целого поселения. Эта мозаика представлена тремя вариантами микрогруппировок растений: 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы на месте сильных нарушений почвенного покрова; 2) с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы и со значительным участием фитоценотически толерантных растений на кормовой территории, представленной «пастбищами»; 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы на периферической части «пастбищ». Эту последовательность развития микрогруппировок, которые могут сменять друг друга во времени, называют микросукцессией. Она запускается во время резкого снижения численности зверьков. С этого момента движущей силой развития группировок выступают конкурентные виды трав. Они постепенно вытесняют реактивные и толерантные растения и могут стать доминантами травяного покрова на долгое время. Однако очередные подъемы численности полевок периодически прерывают эти однонаправленные микросукцессии. При этом могут сформироваться как удлиненные, так и укороченные циклы развития микрогруппировок. Удлиненные циклы образуются, если полевки выедают заросли конкурентных растений на значительной площади и снижают сомкнутость травяного покрова до минимума. Укороченные циклы формируются, если животные в поисках пищи возвращаются на прежнюю кормовую территорию через два-три года, когда доминируют

вегетативно подвижные травы реактивной группы. При этом выпадает стадия с доминированием конкурентных растений.

Таким образом, постоянная роющая и трофическая деятельность рыжих полевок преобразует однонаправленное развитие микрогруппировок травяного покрова в циклы. Благодаря роющей деятельности зверьков и циклическим

микросукцессиям поддерживается многовидовой и полидоминантный состав в синузии ширококравья. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения пятен травяного покрова с доминированием видов растений разных типов стратегии – реактивных, толерантных и конкурентных.

Библиографический список

1. Смирнова, О. В. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс / О. В. Смирнова, Н. А. Торопова // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 2. – С. 129–144.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. – Москва : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
3. Евстигнеев, О. И. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Неруссо-Деснянского полесья) / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Т. Ю. Браславская, В. Г. Чупаченко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1999. – Т. 104, вып. 6. – С. 3–8.
4. Евстигнеев, О. И. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника Брянский лес) / О. И. Евстигнеев, О. В. Солонина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – Т. 121, вып. 2. – С. 59–65.
5. Evstigneev, O. I. Phytocoenotic portrait of the European Badger / O. I. Evstigneev, O. V. Solonina // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5, № 1. – P. 1–26. – DOI 10.21685/2500-0578-2020-1-3.
6. Фотографии Николая Воробья. – 2020. – URL: <http://nickvorobey.com>
7. Растительность европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой. – Ленинград : Наука, 1980. – 429 с.
8. Кузнецов, Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР / Б. А. Кузнецов. – Москва : Изд-во МГУ, 1950. – 176 с.
9. Ситникова, Е. Ф. Млекопитающие заповедника «Брянский лес» / Е. Ф. Ситникова, А. В. Мишта // Фауна позвоночных животных заповедника «Брянский лес» (птицы, млекопитающие). – Брянск : Десяточка, 2008. – С. 50–84.
10. Наумов, Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н. П. Наумов. – Москва : Изд-во АН СССР, 1948. – 204 с.
11. Заблоцкая, Л. В. Материалы по экологии основных мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов / Л. В. Заблоцкая // Труды Приокско-Террасного заповедника. – Москва, 1957. – Вып. 1. – С. 170–240.
12. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – Москва : Наука, 1989. – 223 с.
13. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части России / П. Ф. Маевский. – Москва : Т-во науч. изданий КМК, 2014. – 635 с.
14. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольной. – Москва : Научный мир, 2000. – 196 с.
15. Боровиков, В. Statistica: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов / В. Боровиков. – Санкт-Петербург : Питер, 2001. – 656 с.
16. Ниценко, А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54, № 7. – С. 1002–1014.
17. Смирнов, В. Э. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной лесных зон Европейской России / В. Э. Смирнов, Н. Г. Ханина, М. В. Бобровский. – 2008. – URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>
18. Смирнова, О. В. Анализ фитоценотических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41, № 3. – С. 350–362.
19. Смирнова, О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов / О. В. Смирнова. – Москва : Наука, 1987. – 208 с.
20. Джонгман, Р. Г. Г. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов / Р. Г. Г. Джонгман, С. Дж. Ф. Тер Браак, О. Ф. Р. Ван Тонгерен. – Москва : Ин-т вод. проблем РАН, 1999. – 306 с.
21. Европейская рыжая полевка. – Москва : Наука, 1981. – 351 с.
22. Hannu, Y. Social organization of an enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* / Y. Hannu, J. Viitala // Ann. zool. fenn. – 1985. – Vol. 22, № 3. – P. 353–358.
23. Башенина, Н. В. Эколого-физиологические ритмы. Этология / Н. В. Башенина, Н. М. Окулова // Европейская рыжая полевка. – Москва : Наука, 1981. – С. 181–192.

24. Чистова, Т. Ю. Пространственная организация населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) лесостепной дубравы : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Чистова Т. Ю. – Москва, 1998. – 24 с.
25. Миронов, А. Д. Пространственно-временная организация пространства обитания грызунов : дис. ... д-ра биол. наук / Миронов А. Д. – Санкт-Петербург, 2003. – 376 с.
26. Петров, О. В. Роющая деятельность мышевидных грызунов учлесхоза «Лес на Ворскле» / О. В. Петров // Комплексные исследования лесостепной дубравы «Лес на Ворскле». – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1967. – Т. 4. – С. 163–178.
27. Жигарев, И. А. Локальная плотность и индивидуальные участки рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях Южного Подмосквья / И. А. Жигарев // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, № 6. – С. 719–727.
28. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, К. В. Беляков, Т. Ю. Браславская, А. В. Романовский, Г. Е. Рубашко, Е. П. Сарычева, Ю. П. Федотов. – Брянск : Заповедник «Брянский лес», 1999. – 176 с.
29. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : дис. ... д-ра биол. наук / Евстигнеев О. И. – Н. Новгород, 2010. – 513 с.
30. Большой академический словарь русского языка. – Москва ; Санкт-Петербург : Наука, 2016. – Т. 12. – 653 с.
31. Denslow, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity / J. S. Denslow // Ann. Rev. Ecol. System. – 1987. – Vol. 18. – P. 93–104.
32. Thompson, K. The soil seed banks of North West Europe / K. Thompson, J. Bakker, R. Bekker. – Cambridge, 1996. – 288 p.
33. Нуриманова, Е. Р. Влияние рекреационного пресса на питание рыжей полевки (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*) в лесах Подмосквья : дис. ... канд. биол. наук / Нуриманова Е. Р. – Москва, 2010. – 171 с.
34. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. – Москва ; Ленинград : Изд-во с/х лит-ры, 1950. – Т. 1. – 688 с. ; Т. 2. – 948 с.
35. Ecology of the bank vole // Acta theriologica. – 1983. – Vol. 28, suppl. 1. – 242 p.
36. Природные сенокосы и пастбища. – Москва ; Ленинград : Изд-во с/х лит-ры, 1963. – 550 с.
37. Горышина, Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – Москва : Высш. школа, 1979. – 368 с.
38. Горышина, Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы / Т. К. Горышина. – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1975. – 127 с.
39. Работнов, Т. А. Луговоеведение / Т. А. Работнов. – Москва : Изд-во МГУ, 1984. – 319 с.
40. Новожилова, Э. Н. Взаимоотношения между эктопаразитами европейской рыжей полевки и обитателями ее гнезд в средней тайге Коми АССР / Э. Н. Новожилова // Паразитология. – 1971. – Т. 5, № 4. – С. 377–381.
41. Станюкович, М. К. Эктопаразиты мелких млекопитающих юга Псковской области / М. К. Станюкович // Паразитология. – 1987. – Т. 21, № 2. – С. 109–113.
42. Башенина, Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов (*Myomorpha, Rodentia*) : дис. ... д-ра биол. наук / Башенина Н. В. – Свердловск, 1972. – 1202 с.
43. Ивантер, Э. В. О пространственной организации населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северной периферии ареала / Э. В. Ивантер, А. М. Макаров, А. Е. Якимова // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, № 12. – С. 1531–1543.
44. Евстигнеев, О. И. Валежник и микросукцессии в ельнике высокотравном на низинном болоте (Брянское полесье) / О. И. Евстигнеев, М. В. Горнова, Л. Н. Анищенко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3, № 2. – P. 1–16. – DOI 10.21685/2500-0578-2018-2-2.

References

1. Smirnova O. V., Toropova N. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Achievements of modern biology]. 2008, vol. 128, no. 2, pp. 129–144. [In Russian]
2. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East European forests: history in the Holocene and modern times]. Ed. O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p. [In Russian]
3. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Braslavskaya T. Yu., Chupachenko V. G. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 1999, vol. 104, iss. 6, pp. 3–8. [In Russian]
4. Evstigneev O. I., Solonina O. V. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. Vol. 121, iss. 2, pp. 59–65. [In Russian]
5. Evstigneev O. I., Solonina O. V. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020, vol. 5, no. 1, pp. 1–26. DOI 10.21685/2500-0578-2020-1-3. [In Russian]
6. *Fotografii Nikolaya Vorob'ya* [Photos of Nikolai Vorobey]. 2020. Available at: <http://nickvorobey.com> [In Russian]
7. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Plants of the European part of the USSR]. Ed. by S. A. Gribova. Leningrad: Nauka, 1980, 429 p. [In Russian]

8. Kuznetsov B. A. *Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR* [Review on zoogeographical zoning of the USSR]. Moscow: Izd-vo MGU, 1950, 176 p. [In Russian]
9. Sitnikova E. F., Mishta A. V. *Fauna pozvonochnykh zivotnykh zapovednika «Bryanskiy les» (ptitsy, mlekopitayushchie)* [Fauna of the vertebrates in "Bryanski Les" nature reserve (birds, mammals)]. Bryansk: Desyatochka, 2008, pp. 50–84. [In Russian]
10. Naumov N. P. *Ocherki sravnitel'noy ekologii myshevidnykh gryzunov* [Comparative ecology study on mouse-like rodents]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1948, 204 p. [In Russian]
11. Zablotskaya L. V. *Trudy Prioksko-Terrasnoy zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve]. Moscow, 1957, iss. 1, pp. 170–240. [In Russian]
12. Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1989, 223 p. [In Russian]
13. Maevskiy P. F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the central part of European Russia]. Moscow: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2014, 635 p. [In Russian]
14. *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeyskoy Rossii* [Evaluation and maintenance of biological diversity of forest cover in nature reserves of European Russia]. Ed. by L. B. Zaugol'nova. Moscow: Nauchnyy mir, 2000, 196 p. [In Russian]
15. Borovikov V. *Statistika: iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere. Dlya professionalov* [Statistics: art of analyzing data on computer. For professionals]. Saint-Petersburg: Piter, 2001, 656 p. [In Russian]
16. Nitsenko A. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1969, vol. 54, no. 7, pp. 1002–1014. [In Russian]
17. Smirnov V. E., Khanina N. G., Bobrovskiy M. V. *Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistyykh rasteniy dlya boreal'noy, gemiboreal'noy i umerennoy lesnykh zon Evropeyskoy Rossii* [Expanded system of ecological and cenotic groups of kinds of vascular plants for boreal, hemiboreal and temperate forest areas of European Russia]. 2008. Available at: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg> [In Russian]
18. Smirnova O. V., Chistyakova A. A. *Zhurnal obshchey biologii* [General biology journal]. 1980, vol. 41, no. 3, pp. 350–362. [In Russian]
19. Smirnova O. V. *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov* [Structure of grass cover of broad-leaved forests]. Moscow: Nauka, 1987, 208 p. [In Russian]
20. Dzhongman R. G. G., Ter Braak S. Dzh. F., Van Tongeren O. F. R. *Analiz dannykh v ekologii soobshchestv i landshtafrov* [Analysis of data on community and landscape ecology]. Moscow: In-t vod. problem RAN, 1999, 306 p. [In Russian]
21. *Evropeyskaya ryzhaya polevka* [Bank vole]. Moscow: Nauka, 1981, 351 p. [In Russian]
22. Hannu Y., Viitala J. *Ann. zool. fenn.* 1985, vol. 22, no. 3, pp. 353–358.
23. Bashenina N. V., Okulova N. M. *Evropeyskaya ryzhaya polevka* [Bank vole]. Moscow: Nauka, 1981, pp. 181–192. [In Russian]
24. Chistova T. Yu. *Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ryzhey polevki (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780) lesostepnoy dubravy: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Spatial organization of bank vole population (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780) of forest-steppe oak wood: abstract of thesis of candidate of biological sciences]. Moscow, 1998, 24 p. [In Russian]
25. Mironov A. D. *Prostranstvenno-vremennaya organizatsiya prostranstva obitaniya gryzunov: dis. d-ra biol. nauk* [Spatial and time organization of rodent habitat: thesis of doctor of biological sciences]. Saint-Petersburg, 2003, 376 p. [In Russian]
26. Petrov O. V. *Kompleksnye issledovaniya lesostepnoy dubravy «Les na Vorskle»* [Complex research of forest-steppe oak wood "Worskla forest"]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1967, vol. 4, pp. 163–178. [In Russian]
27. Zhigarev I. A. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2005, vol. 84, no. 6, pp. 719–727. [In Russian]
28. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Belyakov K. V., Braslavskaya T. Yu., Romanovskiy A. V., Rubashko G. E., Sarycheva E. P., Fedotov Yu. P. *Biogeotsenoticheskiy pokrov Nerusso-Desnyanskogo Poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* [Biogeocenotic cover of Nerusso-Desna Woodland: mechanisms of maintaining biological diversity]. Bryansk: Zapovednik «Bryanskiy les», 1999, 176 p. [In Russian]
29. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: dis. d-ra biol. nauk* [Mechanisms of maintaining biological diversity of forest biogeocenoses: thesis of doctor of biological sciences]. N. Novgorod, 2010, 513 p. [In Russian]
30. *Bol'shoy akademicheskiy slovar' russkogo yazyka* [Great academic dictionary of the Russian language]. Moscow; Saint-Petersburg: Nauka, 2016, vol. 12, 653 p. [In Russian]
31. Denslow J. S. *Ann. Rev. Ecol. System.* 1987, vol. 18, pp. 93–104.
32. Thompson K., Bakker J., Bekker R. *The soil seed banks of North West Europe*. Cambridge, 1996, 288 p.
33. Nurimanova E. R. *Vliyaniye rekreatsionnogo pressa na pitaniye ryzhey polevki (Clethrionomys (Myodes) glareolus) v lesakh Podmoskov'ya: dis. kand. biol. nauk* [Impact of recreational pressure on bank vole feed]. Moscow, 2010, 171 p. [In Russian]
34. *Kormovye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR* [Fodder plants of hay-fields and grasslands of the USSR]. Moscow; Leningrad: Izd-vo s/kh lit-ry, 1950, vol. 1, 688 p.; vol. 2, 948 p. [In Russian]
35. *Acta theriologica.* 1983, vol. 28, suppl. 1, 242 p.
36. *Prirodnye senokosy i pastbishcha* [Natural hay-fields and grasslands]. Moscow; Leningrad: Izd-vo s/kh lit-ry, 1963, 550 p. [In Russian]

37. Goryshina T. K. *Ekologiya rasteniy* [Plant ecology]. Moscow: Vyssh. shkola, 1979, 368 p. [In Russian]
38. Goryshina T. K. *Ekologiya travyanistykh rasteniy lesostepnoy dubravy* [Grassy plants ecology of forest-steppe oak wood]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1975, 127 p. [In Russian]
39. Rabotnov T. A. *Lugovedenie* [Grassland ecology]. Moscow: Izd-vo MGU, 1984, 319 p. [In Russian]
40. Novozhilova E. N. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1971, vol. 5, no. 4, pp. 377–381. [In Russian]
41. Stanyukovich M. K. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1987, vol. 21, no. 2, pp. 109–113. [In Russian]
42. Bashenina N. V. *Osnovnye puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov (Myomorpha, Rodentia): dis. d-ra biol. nauk* [Main ways of adaptation of mouse-like rodents (Myomorpha, Rodentia): thesis of doctor of biological sciences]. Sverdlovsk, 1972, 1202 p. [In Russian]
43. Ivanter E. V., Makarov A. M., Yakimova A. E. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2018, vol. 97, no. 12, pp. 1531–1543. [In Russian]
44. Evstigneev O. I., Gornova M. V., Anishchenko L. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018, vol. 3, no. 2, pp. 1–16. DOI 10.21685/2500-0578-2018-2-2. [In Russian]