

УДК 577.486(082)

ВЫПАС КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕМИАРИДНЫХ РЕГИОНОВ

М.Л. Опарин, О.С. Опарина, А.А. Цветкова

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 15.02.04 г.

Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов. – Опарин М.Л., Опарина О.С., Цветкова А.А. – Рассмотрено влияние выпаса копытных животных на структуру растительного покрова и население мелких млекопитающих и птиц в зональных экосистемах типичных и сухих степей Нижнего Поволжья. Показано, что выпас копытных необходим для нормального функционирования степных экосистем. Выпас диких копытных животных – природный процесс, обеспечивающий стабильность степного биома. Выпас домашнего скота при интенсивном ведении сельскохозяйственного производства является антропогенным, а не природным фактором. Состав сообществ мелких млекопитающих и наземногнездящихся птиц на участках, испытывающих различную пастбищную нагрузку, отличается существенным образом.

Ключевые слова: степь, пастбищные экосистемы, пастбищная нагрузка, растительность, население животных.

Pasture as a factor of transformations of ground ecosystems in semiarid regions. – Oparin M.L., Oparina O.S., Tsvetkova A.A. – The influence of hoof pasture on the structure of the vegetative cover and the population of petty mammals and birds in zonal ecosystems of the typical and arid steppes of the Lower Volga region is considered. Hoof pasture is shown to be needed for normal functioning of steppe ecosystems. Pasture of wild hoofs is a natural process providing stability of the steppe biome. Domestic cattle pasture is an anthropogenic rather than natural factor at intense farming. The faunas of petty mammals and surface-nested birds differ drastically at plots under different pasture load.

Key words: steppe, pasture ecosystems, stocking level, flora, animal population.

Степь как природный комплекс возникла под влиянием пастьбы копытных млекопитающих, вначале диких, а затем и домашних. Пастьба – одна из самых мощных и постоянно действующих форм влияния животных на окружающую среду (Абатуров, 2001). Еще И.К. Пачоский (1908, 1917) показал, что выпас определенной силы необходим для поддержания коренных типов степной растительности. По нашему мнению, выпас является одним из ведущих факторов, определяющих структуру населения животных степных экосистем.

История формирования степных ландшафтов и фауны Волго-Уральского междуречья

Формирование степных ландшафтов рассматриваемой территории имеет далекую историю. Согласно В.П. Гринчуку (1982), на территории Волго-Уральского междуречья в позднем плейстоцене к северу до Камы располагалась перигляциальная степь в зоне многолетней мерзлоты. В области современной полупустыни простиралась перигляциальная степь с глубоким сезонным промерзанием. После

окончания субарктического и начала бореального периода голоцена облик степей стал близок к современному, и установилась их зональная структура, существующая до настоящего времени. Остановимся на характеристике этого процесса с начала голоцена до современности.

Из литературных источников известно, что в плейстоцене и до начала субарктического периода голоцена на рассматриваемой территории господствовала смешанная фауна. С началом голоцена вымерли наиболее характерные представители мамонтовой фауны: мамонт, шерстистый носорог и сопутствующие им пещерные хищники. В связи с дальнейшим потеплением климата в пребореальный период голоцена здесь сложился степной фаунистический комплекс. Фауна копытных описываемого ландшафта в это время состояла из бизонов, туров, лошадей, куланов, верблюдов, сайгаков, а мелкие млекопитающие были представлены степными видами (Верещагин, Громов, 1952, 1977; Верещагин и др., 1976; Верещагин, 1979; Маркова и др., 2001; Смирнова и др., 2001). Изменения фаунистического комплекса млекопитающих Волго-Уральского междуречья со среднего голоцена определяются не только динамикой климата, но и антропогенной трансформацией ландшафтов (Кларк, 1953; Динесман, 1977, 1982, 1999; Бибилова, 1984; Динесман, Савинецкий, 2000; Дмитриев, 2001; Смирнова и др., 2001). Исчезновение крупных представителей мамонтовой фауны связывается с охотничьей деятельностью человека (Смирнова и др., 2001). Прямым истреблением в результате охоты обуславливается исчезновение из степных фаунистических комплексов представителей рода *Egus* – тарпана и кулана (Бибилова, 1984; Смирнова и др., 2001). Динамикой климата и антропогенной трансформацией ландшафтов объясняются изменения фаунистических комплексов мелких млекопитающих (Динесман, 1977, 1982, 1999; Динесман, Савинецкий, 2000; Дмитриев, 2001). О значительной консервативности орнитокомплексов и большей их устойчивости по сравнению с населением млекопитающих пишет В.Н. Калякин (2001), об этом говорится и в других работах (Таттар, 1958; Воинственский, 1963, 1967; Ганя, 1972; Курочкин, Ганя, 1972; Марисова, 1974 и др.).

Таким образом, фаунистические комплексы млекопитающих и птиц, близкие современным, на территории степного Заволжья существуют на протяжении всего голоцена, т.е. около 10 тыс. лет. Естественно, что в течение такого длительного периода времени происходила их трансформация под действием различных причин. В целом же они сохраняли свои черты, дошедшие до исторического периода и коренной трансформации ландшафтов степей (Кириков, 1983). Этот процесс происходил с середины XIX столетия и достиг своего апогея в 50 – 60 гг. XX столетия в период распашки целинных и залежных земель.

Выпас копытных как естественный природный фактор

По мнению Н.К. Верещагина и И.М. Громова (1977), в позднелепистоценовых тундростепях численность крупных копытных соответствовала таковой, существующей в резерватах Африки в настоящее время. По ориентировочным оценкам американских зоологов, в прериях Северной Америки еще в начале XIX века обитало 90 – 180 млн диких копытных, в основном *Bison bison* и *Antilocarpa americana*. Эти оценки обилия диких копытных американских прерий соответствуют современному количеству выпасаемого здесь домашнего скота, который имеет численность порядка 190 млн голов (Уатт, 1971; Seton, 1953; Buchner, 1961;

Petrides, 1961). По данным А.А. Слудского (1963), еще во второй половине XIX столетия в полупустынях Казахстана отмечались зимние скопления куланов в тысячи голов. С.В. Кириков (1983) на основе анализа архивных данных полагает, что табуны тарпанов еще в середине XIX в. были обычны в сухих и пустынных степях Волго-Уральского междуречья и Предкавказья. По данным В. Фальц-Фейна (1997), почерпнутым из дневников Ф.Э. Фальц-Фейна, последняя южно-русская дикая лошадь (тарпан) была убита в 1879 г. в один из рождественских дней приблизительно в 35 верстах от имения Аскания-Нова. Перед этим в 50 – 60-х гг. XIX в., вплоть до начала 70-х гг., Фридрих Эдуардович во время своих поездок по Ногайской степи Таврии (Херсонская губерния) встречал группы из 5 – 8 тарпанов.

По мнению Л.Г. Динесмана (1982, 1999), численность домашних животных вскоре после их появления значительно превысила численность диких копытных. По его представлению, уже к среднему голоцену, когда крупный рогатый скот появился на территории Волго-Уральского междуречья, его численность в 7 – 10 раз превысила численность тура. Дикие предки мелкого рогатого скота (козы и бараны) вообще не встречались на описываемой территории.

Со времени перехода человеческого общества от присваивающей формы ведения хозяйства к производящей, что по данным Н.Я. Мерперта (1974) на территории евразийских степей произошло в энеолите примерно 5000 лет назад, когда возникло пастушеское, а затем и кочевое скотоводство, начала происходить постепенная смена выпаса диких копытных на домашних. К концу XVIII – началу XIX столетия нашей эры этот переход в европейской части степной зоны практически завершился (Кириков, 1983). По мнению Б.Д. Абатурова (2001), домашние копытные аридных и семиаридных ландшафтов, как по численности, так и по характеру воздействия на среду, близки диким, и их пастьбу при некотором приближении можно считать естественным фактором или весьма близким к нему. Средообразующее действие пастбищных животных всегда было свойственно пастбищным экосистемам, и его при некотором приближении следует относить к естественным факторам или весьма близким им. Мы разделяем мнение Б.Д. Абатурова, однако это должно иметь место при экстенсивном развитии пастбищного животноводства, а при значительном сокращении площади естественных пастбищных угодий и резком повышении поголовья скота выпас домашних животных становится, скорее, антропогенным, чем естественным фактором. Такое положение дел сложилось в аридных и семиаридных регионах бывшего СССР во второй половине XX в. в процессе распашки целинных и залежных земель и значительного наращивания поголовья скота. Кроме этого, при резком сокращении поголовья скота, отмечающемся с 90-х годов XX века по настоящее время, значительное сокращение пастбищной нагрузки стадами домашних животных при отсутствии диких копытных также является антропогенным фактором, приводящим к трансформации пастбищных экосистем аридных и семиаридных регионов.

Изменения растительного покрова под влиянием выпаса диких копытных и домашнего скота

Первые описания изменений растительного покрова под влиянием выпаса скота в степях и полупустынях сделали в первой четверти XX в. И.К. Пачоский (1908, 1917), Г.Н. Высоцкий (1915), Б.А. Келлер (1916, 1923). Они сформулирова-

ли концепцию пастбищной (паствольной) депрессии, ставшей основой дальнейших пастбищных исследований.

Многие геоботаники (Комаров, 1951; Лавренко, 1940; Семенова-Тян-Шанская, 1966 и др.), говоря о растительном покрове до антропогенного периода, мало обсуждают тот факт, что растительность степей сложилась под влиянием выпаса стад диких копытных животных. Эту точку зрения разделяет и В.В. Иванов (1958), который на первое место по влиянию на растительный покров степей ставит выпас копытных животных, но, по его мнению, значение выпаса в формировании растительного покрова многократно возросло с появлением стад домашних животных. Он указывает, что усиление роли выпаса при появлении стад домашних животных недооценивается многими авторами. Однако ландшафты степей и пустынь формировались под влиянием выпаса копытных, а также животных-землероев изначально. И.К. Пачоский (1917) считал, что в современности влияние выпаса скота в степи по сравнению с периодом, предшествовавшим приручению животных, может быть сведено к количественному выражению, но не представляет никаких отличий по своему качеству.

Американские исследователи, изучавшие влияние выпаса крупного рогатого скота на растительность канзасских прерий (Weaver, Hansen, 1941; Voigt, Weaver, 1951; Dyksterhuis, 1958; Weaver, 1968), описали реакцию травостоя в виде уменьшения обилия отдельных видов в ответ на выпас. Авторы, изучавшие влияние на растительность прерий выпаса бизонов (Hartnett et al., 1996), обнаружили, что эти же виды растений увеличивают свое обилие при выпасе бизонов. Реакция многих других травянистых растений на выпас бизонов отличается от их реакции на выпас крупного рогатого скота (Damhoureyeh, 1996). Объяснения в отличии реакции растительности на выпас домашнего скота и бизонов они видят в различии их поведения, а также в том, что выпас домашних животных регламентируется человеком (Hartnett et al., 1996). Исследователи, изучавшие пастьбу сайгаков, показали, что они потребляют ограниченный набор растений, который меняется по сезонам, в основном потребляемые виды относятся к доминантным (Банников и др., 1961; Абатуров и др., 1982, 1998; Абатуров, 1984). Многие растения, являющиеся излюбленным кормом сайгаков, плохо или совсем не поедаются домашними животными (Абатуров, 1984). В.В. Иванов (1958) неоднократно наблюдал за выпасом сайгаков, отмечал, что они не задерживаются на одном участке более 1 – 2 часов. Обычно, не торопясь, животные переходят на новые места, поедая растения с большим выбором. Он учитывал последствия выпаса сайгаков на растительность, обследуя участки, на которых только что паслись сайгаки. Во всех случаях отмечалось весьма слабое, выборочное срамливание растений, но на большой площади. Весной оказывались срамливаемыми молодые дерновины типчака, ковыля Лессинга, тырсы, келерии стройной, эфемероиды, главным образом мятлики луковичный, лилейные (*Gagea*, *Tulpa*), верхушечные побеги белой полыни, прутняка. Летом поедались исключительно верхушки злаков и прутняка. Во всех случаях животные паслись разрозненно, на расстоянии не менее 10 – 15 м, передвигаясь по значительной площади. Внешне участок после выпаса почти не отличался от смежной с ним степи. В.В. Иванов (1958) считает, что выпас прочих диких копытных, населявших наши степи, не особенно отличался от выпаса сайгаков по харак-

теру использования степи. Автор делает вывод, что, благодаря описанным им особенностям выпаса диких копытных, влияние его на растительный покров было намного меньше, чем воздействие выпаса домашнего скота.

Исследованиями, проведенными в высокотравных канзасских прериях, установлено, что в течение первых нескольких лет после реинтродукции бизонов и прекращения выпаса домашнего скота на этих участках значительно изменилось обилие и разнообразие многих видов растений. Обилие и проективное покрытие злаков, вегетирующих в холодные сезоны (весной и осенью), таких как *Poa gratesis*, *Agropiron smithii*, и некоторых трав *Aster ericoides*, *Oxalis strica* выше в местах выпаса бизонов. Одновременно травы, вегетирующие в теплый сезон (летом) и являющиеся доминантами, например *Solidago missourensis*, уменьшили обилие и проективное покрытие в местах выпаса бизонов (Hartnett et al., 1996).

Таким образом, исследованиями, проведенными в нашей стране и в американских прериях, установлено, что выпас диких копытных отличается от выпаса домашних животных по влиянию на растительность степей не только количественно, но и качественно. Вероятно, что описанные И.К. Пачоским (1908, 1917) стадии пастбищной дигрессии растительности имели место в семиаридных регионах и в доантропогенный период. Скотосбой могли возникать на путях миграции стад копытных, у водопоев и т.п. На это впервые и указал И.К. Пачоский (1917). Однако площади сбитых пастбищ этого времени не соизмеримы с размерами деградации растительности в результате перевыпаса, который имел место на рассматриваемой нами территории в XX в., особенно во второй его половине до начала 90-х гг. Кроме того, исходя из результатов упомянутых выше исследований, следует отметить, что растительность степей до антропогенного периода формировалась под влиянием выпаса диких копытных животных и по своему составу отличалась как от растительности современных пастбищных участков, на которых выпасается домашний скот, так и от растительности заповедных территорий, на которых выпас ни диких, ни домашних копытных не производится.

Изменения степной растительности при исключении пастбы

Резкое уменьшение пастбищной нагрузки или ее полное исключение негативно сказывается на состоянии травянистых экосистем вообще и степных экосистем в частности. Известно, что в степных заповедниках при полном исключении выпаса копытных животных и отсутствии сенокосения происходят глубокие изменения растительности, которые, вслед за Е.М. Лавренко (1980), называют резерватными. Впервые на эту проблему обратил внимание В.В. Алехин (1910), явившийся организатором Центрально-Черноземного заповедника и введший в нем на отдельных участках различные режимы охраны: от полного заповедования до сенокосного режима и умеренного выпаса. Значительное внимание этой проблеме уделила А.М. Семенова-Тян-Шанская (1977, 1981). Большие исследования резерватных смен степной растительности в заповедниках Украины были проведены украинскими авторами (Билык, Ткаченко, 1973; Ткаченко и др., 1984; Ткаченко, Генов, 1988; Ткаченко, 1990, 1992, 1993). Эти авторы приходят к заключению, что степи – весьма неустойчивые экосистемы, деградирующие как в результате чрезвычайно сильного антропогенного влияния, так и в условиях абсолютного заповедования.

Все упомянутые исследователи показывают, что накопление мортмассы растительности приводит к изменению эдафических и гидротермических условий на абсолютно заповедных участках, в результате чего степные фитоценозы заменяются на луговые и кустарниково-лесные. Более того, В.С. Ткаченко (1993) прямо говорит, что дерновинно-злаковые степные фитоценозы без «сорного» разнотравья, обилия кустарников, деревьев, низкорослых, периодически усыхающих перелесков, являются серийными сообществами, а последние – субклимаксовыми и климаксowymi. В этих выводах просматривается односторонний ботанический подход к степным экосистемам, когда изолированно изучаются фитоценозы и их динамика. Степная экосистема – сложно организованная структура, основу которой составляют травянистые, в основном дерновинно-злаковые, растения-продуценты и животные-консументы – от беспозвоночных до высших позвоночных, среди которых одну из ведущих ролей играют виды номадных копытных животных. Это четко показал для пустынной степи Б.Д. Абатуров (1984). Рассматривать степь как таковую без их присутствия не имеет смысла, поскольку в этом случае происходит исключение из экосистемы одного из важнейших ее звеньев и, естественно, нарушаются ее структура и функции. С другой стороны, деградация степных экосистем, происходящая при чрезмерной пастбищной нагрузке, имеет чисто антропогенное происхождение. Численность диких копытных, интенсивность их выпаса и пастбищная нагрузка в доантропогенный период регулировалась естественными механизмами, обеспечивающими устойчивое функционирование экосистем. В антропогенный период по мере увеличения численности населения и развития хозяйства происходила смена выпаса диких копытных на выпас стад домашних животных. По нашему мнению, большую часть этого периода выпас домашних животных примерно соответствовал выпасу диких копытных и во многом был близок к естественным факторам. По мере распашки степей, сокращения площади пастбищ и увеличения поголовья скота выпас домашних животных перестал носить характер естественного фактора, и начались процессы деградации степных экосистем в результате перевыпаса. Данное обстоятельство стало возможным после того, когда сельское хозяйство перешло на индустриальные рельсы и появилась возможность создания запасов резервных кормов. Благодаря именно этому достигалась концентрация скота на пастбищах в количестве, значительно превышающем допустимую пастбищную нагрузку. Нехватка кормов, получаемых животными при выпасе, компенсировалась подкормкой. Такое нерациональное использование пастбищ приводило к их деградации, снижению продуктивности и вынуждало хозяйства все больше и больше заниматься кормопроизводством на пашне. Образовывался замкнутый круг, в котором разрушались естественные степные экосистемы: с одной стороны, за счет распашки, с другой – за счет перевыпаса. В настоящее время сложились условия для организации экологически устойчивого сельскохозяйственного производства за счет снижения площади пашни до экологически допустимых пределов, восстановления естественных пастбищ, которые могут эксплуатироваться и давать значительную животноводческую продукцию при научной организации пастбищеоборота, обеспечивающего необходимую для степных экосистем пастбищную нагрузку. Умеренный выпас копытных в степи обеспечивает поддержание условий, необходимых для обитания сообществ животных.

Изменение населения млекопитающих и птиц под влиянием выпаса скота

Влияние выпаса на население млекопитающих и птиц травянистых экосистем степи очевидно, но исследовано недостаточно. В отечественной литературе пионером исследования влияния выпаса на структуру населения мелких млекопитающих и птиц был А.Н. Формозов (1929, 1950, 1959, 1962). Влияние скотосбоя на размещение и численность некоторых видов млекопитающих и птиц в полупустыне северо-западного Прикаспия рассмотрел Л.Г. Динесман (1960). Кратко описывает влияние выпаса копытных на размещение и численность млекопитающих в полупустыне северо-западного Прикаспия К.С. Ходашова (1960). Большая обзорная работа, посвященная влиянию пастбищной дигрессии степной растительности на млекопитающих, опубликована Л.Г. Динесманом и А.Б. Савинецким (2000). Значительное количество информации, посвященной реакции отдельных видов на пастбищную дигрессию растительности, содержится в работах различных авторов, опубликованных в разное время (Серебренников, 1926; Орлов, 1929; Бабенышев и др., 1937; Птушенко, 1937; Миронов и др., 1952; Бабенышев, 1956; Барабаш-Никифоров, 1956, 1964; Елисева, 1959; Кириков, 1959; Денисов, 1964; Абелинцев, 1971; Динесман, 1971; Злотин, Ходашова, 1974; Злотин и др., 1979; Ходашова, Елисева, 1992; Абатуров, 2001; Дрогобыч, Полищук, 2001; Савченко, 2002; Ронкин, 2003). Общий итог этих работ сводится к тому, что пастбищная дигрессия степной растительности во всех вариантах степи благоприятна для одних видов и неблагоприятна для других. При пастбищной дигрессии степной растительности преимущество получают ксерофильные виды млекопитающих и птиц, а виды мезофильные реагируют на нее снижением численности. Так, малый суслик из подзоны пустынных степей расселился вплоть до луговых степей по антропогенным элементам ландшафта с ярко выраженной пастбищной деградацией растительности: скотопрогонным трактам, грунтовым дорогам и выгонам. Степной сурок в своем распространении приурочен к выпасам и избегает участков степи с выраженными признаками резерватных смен из-за отсутствия выпаса и сенокосения. Различные виды тушканчиков, распространенные в степи, приурочены к элементам ландшафта с признаками пастбищной дигрессии растительности. Степная пеструшка реагирует на выпас скота подобным же образом. Из птиц травянистых экосистем положительно реагируют на пастбищную дигрессию каменка-плясунья, малый, серый, полевой, черный жаворонки.

Исследования, проведенные в высокотравных канзасских прериях (Кнарр et al., 1998) показали, что межвидовые различия в реакции мелких млекопитающих на структуру растительности, глубину подстилки и относительную открытость почвенной поверхности говорят о том, что выпас крупных травоядных (бизон и крупный рогатый скот) должен изменять распространение и обилие грызунов и насекомоядных. Например, выпас уменьшает высоту и плотность растительности и увеличивает долю обнаженной почвы. Выпас также изменяет видовой состав растительности. Но остается открытым вопрос: как эти изменения могут влиять на мелких млекопитающих. Отловы мелких млекопитающих в рядом расположенных невыпасаемых местообитаниях и на пастбищных участках канзасских прерий показывают, что выпас увеличил обилие оленьей мыши и уменьшил обилие преривой полевки и западного хомяка (Clark et al., 1989). Данные по увеличению численно-

сти оленьей мыши в ответ на выпас совпали с результатами ранних исследований, проведенных на лугах (Phillips, 1936; Reynolds, Trost, 1980; Grant et al., 1982). Численность прериевых полевок в высокотравной прерии северной Оклахомы, подвергшейся выпасу крупного рогатого скота, значительно уменьшилась. Следует учитывать, что выпас оказывает не только прямое влияние на обилие мелких млекопитающих, изменяя их местообитания, но и косвенное, уменьшая вероятность палов из-за уменьшения количества ветоши. В. Грант с соавторами (Grant et al., 1982) показал, что выпас крупного рогатого скота в высокотравной прерии Северной Оклахомы, кроме увеличения численности оленьей мыши, имел сильное позитивное влияние на 13-полосого земляного суслика и перогната. Сильное негативное влияние выпаса отмечалось для прериевой полевки, короткохвостой землеройки и хлопковой крысы. Реакции этих шести видов мелких млекопитающих совпадали с их основными требованиями к местообитаниям.

Видовое разнообразие птичьего населения прерий связано обратно пропорциональной зависимостью с интенсивностью выпаса. Кроме того, выравненность видов уменьшается под влиянием выпаса, так как он увеличивает потенциальную емкость местообитаний лишь для некоторых видов, а уменьшает – для большинства (Kantrud, 1981). Характеристики сообществ птиц, полученные в прерии с выпасом бизонов, демонстрируют незначительную корреляцию между показателями разнообразия птиц и выпасом. Отсутствие корреляции, вероятно, является следствием умеренного воздействия выпаса бизонов. Следовательно, выпас бизонов не влияет на разнообразие птиц в высокотравных прериях. Однако исследования сообществ птиц, гнездящихся в высокотравных прериях, подтверждает влияние на них выпаса крупного рогатого скота (Zimmerman, 1993). Значительное сокращение в относительном обилии этих видов в репродуктивный период отмечено в прериях, подверженных выпасу. Вероятность того, что репродуктивный процесс у степных видов будет успешным, значительно ниже в выпасаемой/сжигаемой прерии, чем в выпасомой/несжигаемой прерии (Zimmerman, 1993). Кроме того, для всех степных видов в выпасаемой/сжигаемой прерии гнездование начинается примерно на 2 недели позже, чем в трех других местообитаниях с иным сочетанием воздействий выпаса и палов. Несмотря на более позднее начало гнездования, нет различий по весу у оперившихся птенцов на всех четырех участках. Это подтверждает, что уровень пищевых ресурсов является достаточным на всех участках. Однако для американской овсянки выход молодых был значительно ниже в выпасаемой/сжигаемой прерии, чем в выпасомой/несжигаемой прерии (Zimmerman, 1993).

Наши исследования, проведенные в 1998 – 2003 гг. в сухих и типичных степях Заволжья и Приволжской возвышенности, в целом подтверждают данные упомянутых выше авторов. Основной применяемый нами метод заключался в трансформации пространственных рядов демутиации пастбищных экосистем типичной и сухой степи во временные. На смежных участках, испытывающих различную пастбищную нагрузку, выполнялось комплексное изучение растительности, сообществ млекопитающих и наземногнездящихся птиц. Стационарные исследования проводились в Приерусланской степи Заволжья, расположенной на юго-западе этой территории на границе сухой и пустынной степей, на северо-востоке подзоны сухой степи на ее границе с типичной степью и в типичной степи Правобережья на сохранившихся на плакоре пастбищных участках вдоль поймы нижнего течения

р. Чардым. Проведенные нами исследования показали, что на участках с выраженной пастбищной дигрессией растительности сообщества мелких млекопитающих представлены степной пеструшкой, которая встречается на территориях всех исследованных нами стационарных участков, сусликами: в Приерусланской степи – желтым, а на севере сухой степи – рыжеватым. Следует отметить, что остаточные поселения малого суслика, сохранившиеся в Приерусланской степи, приурочены к территории тех хозяйств, где в условиях кризиса остался скот, а внутри них – к усиленно выпасаемым участкам. Здесь же встречается большой тушканчик, тарбаганчик, который еще в 1997 году регистрировался нами на северном стационаре Заволжья и в Приерусланской степи, в настоящее время встречается лишь в пустынной степи. Малый тушканчик, встречавшийся в прежние годы наряду с тарбаганчиком в Приерусланской степи, в настоящее время также отодвинул границу своего распространения к юго-востоку. На чардымском стационаре на интенсивно выпасаемых участках, расположенных в балках, открывающихся в долину р. Чардым, у подножья коренного берега на второй надпойменной террасе и на сохранившихся степных участках плакора расположены поселения степного сурка, здесь же встречаются поселения степной пеструшки. Из землероек на этих участках, как в Левобережье, так и в Правобережье, представлены малая бурозубка и малая белозубка (*Crocidura suaveolens* Pall.). Птичье население скотосбоев характеризуется в левобережье в Приерусланской степи каменкой-плясуньей, редкой обыкновенной каменкой, малым, малочисленными серым и белокрылым, а также полевым жаворонками, единичными парами желчной овсянки. На севере подзоны сухой степи птичье население участков с интенсивным выпасом представлено обыкновенной каменкой и редкими каменками плясуньей и плешанкой, полевым и малочисленными белокрылым, малым жаворонками и желчной овсянкой. В правобережье на скотосбоях обитают обыкновенная каменка и полевой жаворонок. На участках с интенсивным выпасом сохраняется примерно та же структура населения мелких млекопитающих, но здесь появляется обыкновенная полевка, обилие которой в местообитаниях этого типа низкое. В Приерусланской песчаной степи на таких участках кроме полевки появляются степная мышовка и многочисленная обыкновенная слепушонка. На участках с умеренным выпасом в Заволжье исчезают поселения сусликов: желтого – в Приерусланской степи и рыжеватого – на севере подзоны сухой степи. Большой тушканчик становится на таких участках редким, снижается обилие степной пеструшки, возрастает обилие степной мышовки, обыкновенной полевки, слепушонки (на легких супесчаных почвах) и землероек. В типичной степи правобережья на таких участках обитает крапчатый суслик, плотность населения степного сурка значительно снижается, большой тушканчик становится редким, уменьшается обилие степной пеструшки, но увеличивается обилие обыкновенной полевки и малой бурозубки. На участках, где выпас отсутствует и имеет место накопление большого количества мортмассы, в Заволжье в сообществах мелких млекопитающих происходят значительные перемены. На таких участках доминирует обыкновенная полевка, встречаются степная мышовка и малая лесная мышь, увеличивается численность малой бурозубки, появляется обыкновенная бурозубка, малая белозубка встречается, но является редкой. В типичной степи Правобережья на таких участках доминируют обыкновенный слепыш, обыкновенная полевка, обычна малая бурозубка, встречается обыкновенная

бурозубка, малая белозубка, лесная, полевая мыши и степная мышовка. В Заволжье в сообществах птиц по мере снижения пастбищной нагрузки начинает преобладать полевой жаворонок, на участках с умеренным и слабым выпасом встречаются редкие степной жаворонок, полевой конек, стрепет и редкая просянка. На участках с отсутствием выпаса и значительным накоплением подстилки птичье население представлено полевым жаворонком, на олуговевших участках по ложбинам стока – желтой и желтолобой трясогузками, а по мере разрастания кустарников появляются луговой чекан, садовая овсянка, серая славка и бормотушка. В типичной степи правобережья имеет место та же картина, но здесь наряду с упомянутыми видами встречается еще и черноголовый чекан.

Как показали исследования американских авторов (Grant et al., 1982), интенсивность выпаса тесно связана с вероятностью возникновения палов. Действительно, при уменьшении интенсивности выпаса в степи происходит накопление мортмассы, и это повышает вероятность возникновения палов. Подобные явления мы наблюдали в сухих и типичных степях Заволжья и в типичной степи Приволжской возвышенности. На северном стационаре в подзоне сухой степи Заволжья, после практического прекращения выпаса в середине 90-х гг. прошлого века, в 2003 году, отмечались как поздневесенние палы (конец мая), так и позднеосенние палы (конец сентября – начало октября). Выгорели практически все целинные степные участки, не подвергавшиеся выпасу на общей площади около 5000 га. Подобные явления мы наблюдали и в типичной степи Приволжской возвышенности, где после резкого снижения интенсивности выпаса палы начали происходить на отдельных слабовыпасаемых участках степи с промежутками в несколько лет, по мере накопления необходимого для пожара количества сухого опада. Такие же процессы происходят и на юге подзоны сухой степи в Заволжье. Поэтому дифференцировать влияние выпаса и палов на структуру населения мелких млекопитающих и наземногнездящихся птиц на целинных степных участках достаточно сложно. Однако периодичность возникновения палов на одних и тех же участках степи достаточно низкая, поэтому в некоторых случаях, когда последний пал произошел более 5 – 10 лет тому назад, по нашему мнению, их влиянием можно пренебречь, и данные, полученные на таких участках, можно использовать для исследования влияния выпаса. Естественно, мы понимаем условность этого вычленения и оцениваем комплексность влияния этих факторов на структуру растительности и население животных. Все эти процессы действуют в сложном комплексе эдафических, климатических факторов, однако в любых вариантах действие какого-либо фактора или их группы может быть определяющим.

Поскольку в настоящее время найти полный ряд участков с градиентом пастбищной нагрузки достаточно сложно, мы оперируем данными, полученными на стационаре типичной степи, расположенном на Приволжской возвышенности в нижнем течении р. Чардым. Мы исследовали следующий ряд участков, расположенных по градиенту пастбищной нагрузки в ковыльно-типчаковой типичной степи: 1 – участок с интенсивным выпасом; 2 – участок с умеренным выпасом; 3 – участок со слабым выпасом; 4 – участок без выпаса скота. На участке с интенсивным выпасом, продолжавшемся на протяжении всего пастбищного сезона, с апреля по октябрь (6 месяцев), пастбищная нагрузка составила 5.6 голов условных

ВЫПАС КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

овец на 1 га пастбища. На участке с умеренным выпасом, продолжающимся на протяжении трех месяцев, с августа по октябрь (3 месяца), пастбищная нагрузка составила 1.7 голов условных овец на 1 га пастбища. На участке со слабым выпасом, продолжающимся на протяжении одного месяца (октябрь), пастбищная нагрузка составила 0.5 голов условных овец на 1 га пастбища. На участке с отсутствием выпаса скот не выпасался в течение 10 лет. Запас фитомассы на корню, определенный на всех исследованных участках одновременно в конце сезона вегетации степных эдификаторов (28.06 – 05.07.2003), составил в абсолютно сухом весе: на участке 1 – $7.95 \text{ ц/га} \pm 1.65 \text{ ц/га}$, при $V=50.9\%$; на участке 2 – $13.6 \text{ ц/га} \pm 1.31 \text{ ц/га}$, при $V=23.6\%$; на участке 3 – $36.7 \text{ ц/га} \pm 3.58 \text{ ц/га}$, при $V=25.8\%$; на участке 4 – $38.2 \text{ ц/га} \pm 4.69 \text{ ц/га}$, при $V=30.1\%$. Таким образом, в нашем опыте, по мере снижения уровня пастбищной нагрузки, происходит увеличение запаса фитомассы. Выявленные факты согласуются с данными других исследователей (Горшкова, 1954; Абатуров, 1984 и др.). Б.Д. Абатуров (1984, 2001) показал, что в степных экосистемах основную роль деструкторов первичной продукции играют пастбищные виды копытных млекопитающих. Следовательно, изменение интенсивности выпаса должно приводить к изменению емкости степных местообитаний для мелких млекопитающих и наземногнездящихся птиц.

Плотность мелких млекопитающих определяли в летний сезон 2003 г. параллельно на всех упомянутых участках при помощи методик, предложенных Р.И. Злотиным, К.С. Ходашовой (1974) и К.С. Ходашовой, В.И. Елисеевой (1992). Данные, полученные нами, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Сообщества мелких млекопитающих на участках типичной степи
с различной пастбищной нагрузкой (Чардымский стационар, май – июль 2003 г.)

Виды	Плотность населения мелких млекопитающих, особ./га			
	Интенсивный выпас	Умеренный выпас	Слабый выпас	Отсутствие выпаса
<i>Erinaceus concolor</i>	Единично	Единично	Единично	Единично
<i>Sorex minutus</i>	Единично	Единично	4.3 ± 0.79	7.5 ± 0.47
<i>Sorex araneus</i>	–	–	Единично	3.9 ± 0.61
<i>Crocidura suaveolens</i>	Единично	Единично	Единично	Единично
<i>Spermophilus suslicus</i>	–	5.7 ± 1.25	Единично	–
<i>Marmota bobak</i>	3.4 ± 0.54	0.8 ± 0.21	–	–
<i>Allactaga major</i>	2.5 ± 0.09	1.7 ± 0.06	Единично	–
<i>Spalax microphthalmus</i>	–	Единично	0.3 ± 0.07	0.7 ± 0.05
<i>Cricetulus migratorius</i>	–	Единично	Единично	–
<i>Lagurus lagurus</i>	29.8 ± 1.37	17.3 ± 1.08	Единично	–
<i>Microtus arvalis</i>	–	–	15.9	24.0
<i>Apodemus agrarius</i>	–	–	Единично	Единично
<i>Apodemus uralensis</i>	–	–	Единично	Единично
Общая плотность	$35. \pm 0.61$	25.5 ± 0.59	20.5 ± 0.67	36.1 ± 0.63

Примечание. Единично – вид присутствует, но из-за низкой численности невозможно определить плотность применяемыми методами; прочерк – вид отсутствует.

Из этих данных следует, что на участках с интенсивным выпасом зарегистрировано самое низкое видовое разнообразие (6 видов) и в составе доминируют ксерофильные виды млекопитающих. По мере снижения интенсивности выпаса происходит увеличение видового разнообразия (12 видов на участках со слабым выпасом) и в составе сообществ доминирование переходит к мезофильным видам. На участках, где выпас отсутствует и наблюдаются резерватные смены, видовое разнообразие снижается за счет полного исчезновения видов ксерофильного степного комплекса и в сообществе представлены лишь мезофильные виды мелких млекопитающих.

Плотность распределения поющих самцов, а по ним и ориентировочное количество гнездящихся пар определяли при помощи маршрутного метода с переменной шириной учетной полосы (Равкин, Челинцев, 1990; Бибби и др., 2000) в сезон гнездования воробьиных птиц в мае – июне 2003 г. Расчеты плотности проводились по методу, предложенному Н.Г. Челинцевым (2001). Данные по гнездованию птиц на тех же участках приведены в табл. 2.

Таблица 2

Сообщества наземногнездящихся птиц на участках типичной степи с различной пастбищной нагрузкой (Чардымский стационар, май – июнь 2003 г.)

Виды	Плотность гнездования птиц, пар / 10 га			
	Интенсивный выпас	Умеренный выпас	Слабый выпас	Отсутствие выпаса
<i>Alauda arvensis</i>	1.58±0.51	3.37±0.25	15.12±0.13	13.28±0.33
<i>Motacilla lutea</i>	–	–	–	Единично
<i>Lanius collurio</i>	–	–	Единично	Единично
<i>Saxicola rubetra</i>	–	–	0.64±0.51	1.07±0.89
<i>Saxicola torquata</i>	–	–	Единично	Единично
<i>Oenanthe oenanthe</i>	2.56±0.63	1.02±0.72	–	–
<i>Sylvia communis</i>	–	–	1.47±0.47	5.66±0.63
<i>Emberiza hortulana</i>	–	–	1.25±0.47	3.19±0.72
Общая плотность гнездования	4.14±0.53	4.39±0.45	18.48±0.37	23.2±0.61

Примечание. Единично – вид присутствует, но частота встреч на маршруте не позволяет рассчитать плотность; прочерк – вид отсутствует.

Из табл. 2 следует, что плотность гнездования птиц прогрессивно увеличивается по мере снижения пастбищной нагрузки, при этом на участках со слабым выпасом и с полным его отсутствием появляются мезофильные «овражные» (название дано Л.Г. Динесманом, 1960) виды. Это обусловлено разрастанием на участках плакора с недостаточным выпасом или полным его отсутствием степных кустарников: спиреи городчатой, ракитника русского, миндаля низкого. На участках со слабым выпасом мезофильные виды птиц составляют 18.2%, а в невыпасаемой степи – 42.8% от общей численности населения местообитания. По количеству мезофильных видов птиц местообитания со слабым выпасом (62.5%) и с его отсутствием (75%) отличаются от интенсивно выпасаемых участков и участков с чрезмерной пастбищной нагрузкой, где названные виды не гнездятся, по всей вероят-

ности, из-за того, что им не подходят защитные условия этих местообитаний, а также, как это следует из работы Циммермана (Zimmerman, 1993), значение могут иметь и температура в гнезде, и ряд других факторов.

По данным, полученным в апреле – мае 2002 г. на стационаре в Приерусланской степи Заволжья на типчаково-ромашниково-чернополынным скотосбое с пастбищной нагрузкой 4.4 головы овец на 1 га и выпасом с апреля по октябрь, плотность гнездящихся пар на 10 га местообитания составляет для каменки-плясуны 4.65 ± 0.36 , а для малого жаворонка – 1.67 ± 0.44 . Здесь же регистрируются редкие поющие самцы полевого и очень редкие серого жаворонка, частота встреч которых не позволяет рассчитать их плотность гнездования. На участках ковылково-типчаковой степи, где выпас не производился в течение 10 лет, плотность гнездящихся пар полевого жаворонка составляет 12.47 ± 0.39 на 10 га, здесь же в зарослях степных кустарников встречаются редкие пары серой славки, бормотушки, садовой овсянки и лугового чекана. По данным, полученным в мае – июне 2002 г. на северном стационаре в сухой степи Заволжья на пастбищном участке, где выпас прекращен 10 лет назад, но из-за значительной площади солонцов распространены в фоновой ковылково-типчаковой растительности выделы ромашниково-чернополынной ассоциации, плотность гнездования полевого жаворонка составляет 8.39 ± 0.28 пары на 10 га, здесь же в ложбинах стока и куртинах караганы колючей встречаются редкие пары желтой и желтолобой трясогузки, лугового чекана, серой славки, бормотушки, а по солонцовым пятнам – пары белокрылых и малых жаворонков.

Таким образом, материалы, полученные нами на трех стационарах, дали сходные результаты. По мере увеличения пастбищной нагрузки сообщества мелких млекопитающих и птиц перестраиваются существенным образом. Из них исчезают мезофильные виды, обитающие в олуговевающих степях, длительное время лишенных пастбищной нагрузки. Следует отметить, что процессы олуговения степи сопровождаются разрастанием степных кустарников. Появление кустарников приводит к вселению на плакоры овражных видов мелких млекопитающих и птиц. На участках степи с чрезмерной пастбищной нагрузкой сообщества мелких млекопитающих и наземногнездящихся птиц представлены лишь ксерофильными видами. Между этими двумя крайними вариантами имеют место постепенные переходы, связанные с изменением структуры растительного покрова под влиянием выпаса разной интенсивности.

Авторы выражают глубокую признательность германским орнитологам доктору Карстену Неуманну и Штефану Фишеру за совместные полевые исследования в Приерусланской степи.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
- Абатуров Б.Д. Экологические последствия пастбы копытных млекопитающих для экосистем полупустыни // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: Докл. на XIX ежегодных чтениях памяти акад. В.Н. Сукачева. М.: РАСХН, 2001. С. 57 – 83.

Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е. Интенсивность потребления и перевариваемость кормов у сайгаков (*Saiga tatarica*) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 12. С. 1870 – 1881.

Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, вып. 5. С. 564 – 584.

Абелинцев В.И. Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов. 1971. Вып. 10. С. 217 – 233.

Алехин В.В. Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспытателей. 1910. Т. 41, вып. 3. С. 271 – 317.

Бабенышев В.П. Материалы по расселению и изменению численности малого суслика в Предкавказском крае // Тр. науч.-исслед. противочум. ин-та Кавказа и Закавказья. 1956. Вып. 1. С. 372 – 378.

Бабенышев В.П., Бируля Н.Б., Беседин Б.Д., Голосовская Ф.З., Егорова А.Н., Иоффе И.Г., Янушко П.А. Распространение суслика вида *Citellus pygmaeus* в пределах Орджоникидзевского края // Зоол. журн. 1937. Т. 16, вып. 4. С. 736 – 739.

Банников А.Г., Жирнов Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А. Биология сайгака. М.: Сельхозгиз, 1961. 336 с.

Барабаш-Никифоров И.И. Некоторые данные об интенсивном расселении некоторых видов зверей на протяжении последнего десятилетия // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 2. С. 304 – 310.

Барабаш-Никифоров И.И. Расселение малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) на территории среднего Подонья // Науч. докл. высш. школы, биол. науки. 1964. № 1. С. 37 – 45.

Бибби К., Джонс М., Марсен С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц // Пер. с англ. М.: СОПР, 2000. 186 с.

Бибикова В.И. Копытные Северного Причерноморья в раннем голоцене // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М.: ИЭМЭЖ, 1984. С. 171 – 203.

Білик Г.І., Ткаченко В.С. Зміни рослинного покриву степу Михайлівська цілина на Сумщині залежно від режиму заповідності // Укр. ботан. журн. 1973. Т. 30, №1. С. 89 – 95.

Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 196 с.

Верещагин Н.К., Громов И.М. К истории фауны позвоночных нижнего течения реки Урал // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 9, вып. 2. С. 1226 – 1269.

Верещагин Н.К., Громов И.М. Формирование териофауны в четвертичном периоде // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 32 – 45.

Верещагин Н.К., Громов И.М., Ермолова Л.М., Паавер К.Л. Основные черты формирования териокомплексов Северной Евразии в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 101 – 116.

Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Крыма // Тр. комплексной экспедиции АН УССР. Вып. 1: Исследование карста Крыма. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. С. 106 – 123.

Воинственский М.А. Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауны прошлого. Киев: Наук. думка, 1967. Вып. 3. С. 326 – 330.

Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. 1915. Т. 8, вып. 10 – 11. С. 1113 – 1443.

Ганя И.М. История орнитофауны Молдавии с позднего миоцена до наших дней // Фауна наземных позвоночных Молдавии и проблемы ее реконструкции. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 20 – 43.

Горикова А.А. Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III, геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 422 – 544.

Гринчук В.П. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука, 1982. С. 92 – 109.

Денисов В.П. Распространение малого (*Citellus pygmaeus* Pall.) и рыжеватого (*Citellus major* Pall.) сусликов в Заволжье // Науч. докл. высш. школы, биол. науки. 1964. №2. С. 49 – 54.

ВЫПАС КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

- Динесман Л.Г.* Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 160 с.
- Динесман Л.Г.* Поселения степного сурка на Русской равнине // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Вып. 6. С. 59 – 73.
- Динесман Л.Г.* Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Динесман Л.Г.* Голоценовая история биогеоценотического покрова степей Русской равнины // Журн. общ. биол. 1982. Т. XLIII, №3. С. 346 – 359.
- Динесман Л.Г.* Вековая динамика рецентных экосистем в Северной Евразии // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир, 1999. С. 112 – 146.
- Динесман Л.Г., Савицкий А.Б.* Влияние пастбищной дигрессии степей на млекопитающих Русской равнины // Зоол. журн. 2000. Т. 79, №4. С. 388 – 396.
- Дмитриев А.И.* Палеоэкологический анализ костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия и генезис природных очагов чумы. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. пед. ун-та, 2001. 168 с.
- Дрогобыч Н.Е., Полищук И.К.* История природопользования и судьба популяции малого суслика *Citellus pigmaeus* Pallas, 1778 в заповеднике «Аскания-Нова» // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». 2001. Т. 3. С. 57 – 66.
- Елисеева В.И.* Список млекопитающих и птиц Центрально-Черноземного заповедника // Тр. Центрально-Черноземного заповедника. 1959. Вып. 5. С. 377 – 418.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 114 с.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С., Казанская Н.С., Грузнова И.В., Снегирева Е.В.* Антропогенные изменения экосистем настоящих степей // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1979. № 5. С. 5 – 18.
- Иванов В.В.* Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их растительности // Зап. геогр. о-ва СССР. Нов. сер. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 17. 280 с.
- Калякин В.Н.* Палеоэкологическая интерпретация находок птиц позднелептотерического стоянки Авдеево (Курская область) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 2. С. 22 – 30.
- Келлер Б.А.* К вопросу о классификации русских степей // Русский почвовед. Пг., 1916. Вып. 16/18. С. 16 – 18.
- Келлер Б.А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж: Изд-во Ком. Н.К.З., 1923. 184 с.
- Кириков С.В.* Изменение животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 176 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа степной зоны (конец X – середина XIX в., Европейская часть СССР). М.: Наука, 1983. 124 с.
- Кларк Дж. Г.Д.* Доисторическая Европа: экономический очерк. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 332 с.
- Комаров Н.Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Нов. сер. 1951. Т. 13. 328 с.
- Курочкин Е.Н., Ганя И.М.* Птицы среднего сармата Молдавии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 45 – 70.
- Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. 266 с.
- Лавренко Е.М.* Степи // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 203 – 272.
- Марисова И.В.* Антропогенная орнитофауна Подольских пещер // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 334 – 338.
- Маркова А.К., Смирнов Н.Г., Китаев Л.М., Косинцев П.А., Хензыхенова Ф.И., Симакова А.Н., Алексеева Н.В., Кожаринов А.В.* Зоогеография голоценовых млекопитающих северной Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2001. №2. С. 41 – 49.

- Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука, 1974. 168 с.
- Мионов Н.П., Павлов А.Н., Пушица Ф.А. Ширанович П.И. Изменение границы ареала малого суслика в донских и ставропольских степях // Зоол. журн. 1952. Т. 31, вып. 5. С. 752 – 760.
- Орлов Е.И. Желтый суслик // Материалы к познанию фауны и флоры Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во НИЛОВ, 1929. № 4. С. 3 – 112.
- Пачоский И.К. Причерноморские степи. Ботанико-географический очерк // Зап. Император. о-ва сельск. хоз-ва Южной России. Одесса, 1908. 42 с.
- Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон, 1917. 366 с.
- Птушенко Е.С. Материалы к познанию териологической фауны Курского края / Ред. Н.М. Кулагин. Памяти М.А. Мензбира. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 409 – 463.
- Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / ВНИИприрода. М., 1990. 34 с.
- Ронкин В.И. Особенности питания степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) на северо-востоке Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.
- Савченко Г.А. Использование территории степным сурком (*Marmota bobak* Müll.) на северо-востоке Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 24 с.
- Семенова-Тян-Шанская А.М. Динамика степной растительности. М.: Изд-во Наука, 1966. 172 с.
- Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 192 с.
- Семенова-Тян-Шанская А.М. Режим охраны заповедных территорий // Бот. журн. 1981. Т. 66. С. 1060 – 1067.
- Серебренников М.К. Материалы по экологии и систематике грызунов Самарской губернии // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. 1926. Т. XXVII, вып. 1. С. 337 – 346.
- Слудский А.А. Джуты в евразийских степях и пустынях // Тр. И-та зоологии АН Каз. ССР. Алма-Ата, 1963. Т. 20. С. 5 – 88.
- Смирнова О.В., Турбанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи совр. биологии. 2001. Т. 121, № 2. С. 144 – 159.
- Таттар А.В. Фауна млекопитающих и птиц из верхнечетвертичных отложений пещер Верхнего Дона и Жигулей и условия ее существования // Учен. зап. ЛГПИ. 1958. Т. 179. С. 113 – 189.
- Ткаченко В.С. Особливості автогенезу асканійського степу // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 4. С. 20 – 25.
- Ткаченко В.С. Основні стадії автогенезу заповідних степів України // IX з'їзд Укр. Ботан. товариства: Тез. доповідей. Київ, 1992. С. 119, 120.
- Ткаченко В.С. Резерватные смены и охранный режим в степных заповедниках Украины // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.; М. 1993. С. 77 – 88.
- Ткаченко В.С., Генов А.П. Резерватні зміни рослинності на абсолютно заповідній ділянці Хомутовського степу (УРСР) // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, №4. С. 27 – 32.
- Ткаченко В.С., Парахонська Н.О., Шеремет Л.Г. Динаміка структури рослинного покриву заповідника «Михайлівська цілина» // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41, №3. С. 71 – 74.
- Уатт К. Экология управления природными ресурсами. М.: Мир. 1971. 464 с.
- Фальц-Фейн В. Аскания-Нова. Киев: Аграрна наука, 1997. 348 с.
- Формозов А.Н. Скотосбой, его значение для степной фауны и борьбы с вредителями // Природа. 1929. №11. С. 990 – 991.
- Формозов А.Н. Животный мир // Казахстан / Ред. А.А. Григорьев. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. С. 346 – 461.

ВЫПАС КАК ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Формозов А.Н. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц // География населения наземных животных и методы его изучения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 172 – 197.

Формозов А.Н. Изменение природных условий степного Юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследование географии природных ресурсов животного и растительного мира. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 114 – 161.

Ходашова К.С. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 168 с.

Ходашова К.С., Елисеева В.И. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука, 1992. 112 с.

Челинцев Н.Г. Методы расчета плотности населения птиц по данным маршрутных учетов // Сиб. экол. журн. 2001. №1. С. 25 – 29.

Buchner H.K. Regulation of numbers of pronghorn antelope in relation land use // *Terre et vie*. 1961. Vol. 108. P. 266 – 285.

Clark B.K., Kaufman D.W., Finck E.J., Kaufman G.A. Small mammals in tallgrass prairie: patterns associated with grazing and burning // *Prairie Naturalist*. 1989. Vol. 21. P. 177 – 184.

Damhoureyeh S.A. Effects of bison and cattle grazing on growth, reproduction and abundances of five tallgrass prairie forbs. Manhattan: Kansas University Press, 1996. 248 p.

Dyksterhuis E.J. Ecological principles in range evaluation // *Botanical Review*. 1958. Vol. 24. P. 253 – 272.

Grant W.E., Birney E.C., French N.R., Swift D.M. Structure and productivity grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover // *J. of Mammalogy*. 1982. Vol. 63. P. 248 – 260.

Hartnett D.C., Hikman K.R., Fischer-Walter L.E. Effects of bison grazing, fire and topography on floristic diversity in tallgrass prairie // *J. of Range Management*. 1996. Vol. 49. P. 413 – 420.

Kantrud H.A. Grazing intensity effects on the breeding avifauna of North Dakota native grassland // *Canadian Field-Naturalist*. 1981. Vol. 95. P. 404 – 417.

Knapp F.K., Briggs J.M., Hartnett D.C., Collins S.L. Grassland dynamics: Long – Term Ecological in Tallgrass Prairie. New York; Oxford: Oxford University Press, 1998. 364 p.

Petrides G.A. The management of wild hoofed animals in the United States in relation to land use // *Terre et vie*. 1961. Vol. 108. №2/3. P. 181 – 202.

Phillips P. The distribution of rodents in overgrazed and normal grasslands in Oklahoma // *Ecology*. 1936. Vol. 17. P. 673 – 679.

Reynolds T.D., Trost C.H. The response of native vertebrate populations to crested wheatgrass planting and grazing by sheep // *J. of Range Management*. 1980. Vol. 33. P. 122 – 125.

Seton E.T. Lives of game animals. Vol. 3, pt. 2. Boston: Charles T. Dracford Co., 1953. 686 p.

Voigt J.W., Weaver J.E. Range condition classes of native mid western pastures: an ecological analysis // *Ecological monographs*. 1951. Vol. 21. P. 39 – 60.

Weaver J.E., Hansen W.W. Native midwestern pastures: their origin, composition, and degeneration // *Conservation and Survey Division Bulletin University of Nebraska*. 1941. Vol. 22. P. 1 – 93.

Weaver J.E. Prairie plants and their environment. Lincoln: Nebraska University Press, 1968. 132 p.

Zimmerman J.L. The birds of Konza: the avian ecology of the tallgrass prairie. Lawrence: Kansas University Press, 1993. 184 p.