

УДК 581.524.342:599.323:591.525:591.9(252)

## ПОЖАРЫ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ РАЗВИТИЯ ПОЛУПУСТЫНИ ЮГА РОССИИ: ВЛИЯНИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И НАСЕЛЕНИЕ ГРЫЗУНОВ

© 2007 г. С. А. Шилова<sup>1</sup>, В. В. Неронов<sup>1</sup>, М. В. Касаткин<sup>2</sup>, Л. Е. Савинецкая<sup>1</sup>, А. В. Чабовский<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

<sup>2</sup>Государственный Биологический музей им. К.А. Тимирязева, Москва

Рассмотрены особенности воздействия пожаров как нового экологического фактора в современной динамике растительности и населения грызунов в условиях антропогенно преобразованной полупустыни Северо-Западного Прикаспия (Черные земли, Калмыкия). Установлено, что увеличение продуктивности и ежегодных запасов надземной фитомассы в широко распространенных на современном этапе сообществах вторичной песчаной степи стало причиной возникновения и распространения обширных пожаров, которые ранее были не свойственны естественным экосистемам комплексной полупустыни. Показано, что при самой экстремальной ситуации полуденные и тамарисковые песчанки и даже зеленоядная общественная полевка в течение достаточно длительного времени сохраняются на пожарищах. При этом для двух видов песчанок на пожарище отмечено снижение темпов размножения. Отмечено, что темпы размножения общественной полевки тесно коррелируют с развитием зеленой растительной массы. Установлено, что фоновые виды грызунов сохраняются на пожарищах за счет депонированных адаптивных возможностей, в частности, используя в своем рационе дополнительные пищевые объекты.

### ВВЕДЕНИЕ

Пожары естественного и антропогенного происхождения – один из важных и закономерных факторов, воздействующих на различные компоненты пустынно-степных экосистем. В ландшафтах степей и полупустынь умеренных широт и сходных с ними по облику травяных биомах субтропических и тропических областей различных континентов (Евразии, Северной и Южной Америки, Южной Африки, Австралии) влияние пожаров на растительный покров хорошо изучено [9, 21, 29, 30, 33, 46, 48 и мн. др.]. По мнению целого ряда авторов [10, 16, 29, 31, 33 и др.], формирование современных растительных формаций этих регионов до эпохи повсеместной распашки во многом обязано именно пирогенному фактору. Многочисленные исследования как обобщающего, так и более конкретного плана [8, 9, 25, 29, 33, 47] демонстрируют закономерности трансформации флористического состава и структуры растительных сообществ после систематических палов, обнаруживая определенную специфику в зависимости от их зональных и региональных особенностей.

Многочисленные исследования посвящены влиянию пожаров на видовой состав и население наземных позвоночных животных, в частности, на млекопитающих [49, 50 и др.]. Для травоядных обитателей степей и полупустынь (грызунов и копытных) решающее значение имеет специфика возобновления отдельных видов растений после

выгорания. Так, на примере африканских копытных было показано, что газель Гранта (*Gazella granti*) в связи со спецификой питания, требующей поступление большого количества протеина, предпочитает держаться на пожарищах, поедая молодые зеленые всходы, и только в этих условиях образует стабильные популяции [45]. Другие виды копытных африканской саванны, менее избирательные в питании (зебры, антилопа *Alcelaphus buselaphus*), обычно избегают биотопов пожаров.

Пожары могут существенно влиять на распределение и численность мышевидных грызунов [15, 27, 44 и др.]. При этом они не оказывают прямого уничтожающего действия на абсолютное большинство животных, однако влияют на обилие и соотношение видов вследствие пирогенных сукцессий растительного покрова и изменения кормовой базы. На горях по сравнению с исходными биотопами уменьшается удельный вес семеноядных форм и увеличивается обилие потребителей зеленых кормов [34]. В саваннах Восточной Африки на выжженных огнем участках происходит сокращение видового разнообразия и численности грызунов. Однако уже через 11 месяцев такие площади по населению грызунов практически неотличимы от окружающих целинных биотопов [50].

Показано, что пожары в полупустынях озерной котловины Эльтона, где выгорел разреженный травостой, непосредственно не повлияли на

общественную полевку (*Microtus socialis*). Однако последующее формирование густого травяного покрова на выгоревших участках вызвало смену видового состава серых полевок рода *Microtus*: более ксерофильную *M. socialis* заменил более мезофильный вид *M. rossiaemeridionalis* [19].

Состояние популяций многих зеленоядных видов в пустынно-степных экосистемах зависит от скорости и сроков восстановления растительного покрова на пожарищах. Так, осенние пожары снижают интенсивность размножения малого суслика, поскольку к моменту выхода зверьков из спячки (март), растительность не успевает возобновиться [1].

Среди засушливых областей земного шара пожары чрезвычайно характерны для разнообразных травяных биомов (степи, прерии, саванны и т.п.) и менее свойственны пустынным и полупустынным ландшафтам. Разреженный растительный покров этих сообществ, чередующийся с голыми участками песчаной или глинистой почвы, препятствует широкому распространению огня. Однако, в последние десятилетия в результате сокращения пастбищных нагрузок в южных регионах России, в том числе и на пастбищах Черных земель Калмыкии, на значительной площади произошло общее изменение ландшафтов и характера растительности с полупустынного типа на тип, близкий к сухостепному. Широкое распространение получили степные дерновинно-злаковые сообщества с преобладанием ковылей [22, 23, 24].

Увеличение продуктивности и ежегодных запасов надземной фитомассы в широко распространенных на современном этапе злаковниках стало причиной возникновения и распространения обширных пожаров, которые ранее были не свойственны естественным экосистемам комплексной полупустыни. Подобная картина в последние годы стала очень характерна для многих районов Калмыкии, что подтверждается материалами дистанционного зондирования территории из космоса с помощью спутников [2].

Влияние пожаров на растительность и животный мир в ландшафте полупустыни практически не изучалось. Таким образом, задача наших исследований состояла в том, чтобы выявить влияние пожаров на изменение растительного покрова и основные биологические показатели модельных видов мелких млекопитающих в ландшафте полупустыни, где палы стали характерными лишь в связи с резкими антропогенными изменениями.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал, положенный в основу настоящей статьи, собран в 1995–2005 гг. в полупустыне на

юге Калмыкии (Черные земли) в окрестностях пос. Ачинеры (45°30' с.ш. и 45°25' в.д.). На протяжении предыдущих 15 лет с 1980 г. на этой же территории мы проводили исследования по динамике растительных сообществ и населения мелких млекопитающих при различных уровнях антропогенной нагрузки [24, 28, 37, 41, 42, 43 и др.].

В физико-географическом отношении район работ представляет собой суббореальную пустыню, сформировавшуюся на супесчаной морской равнине [7]. В геоботаническом плане территория наших стационарных исследований располагается на границе, отделяющей Сахаро-Гобийскую пустынную область от Евразийской степной [17], т.е. в пределах прикаспийского полупустынного геоэкотона [24]. Пограничное положение территории и дифференциация почвенно-геоморфологических условий привели к формированию сложной структуры растительного покрова, включающего разные типы растительности. Растительные сообщества полупустыни характеризуются выраженной микрокомплексностью, сильной разреженностью, преобладанием подземной фитомассы и низкой продуктивностью [18, 20]. Ярко выраженные многолетние флуктуации метеорологических условий приводят к существенным изменениям флористического состава и урожайности фитоценозов, вегетативного и семенного развития растений [4 и др.]. Основные изученные растительные ассоциации представлены на суглинистых и супесчаных почвах мятликово-лерхопопынной, а на супесчаных – тырсовой и осочково-тырсовой. Массивы песков заняты житняковыми сообществами со значительным участием гемипсаммофильного разнотравья. На засоленных почвах формируются микропоясные ряды из сарсазановых, бородавчатолебедовых, бескильницевых, петросимониево-сантониннопопынных и камфоросмовых сообществ. На местах заброшенных кошар и старых загонов для скота, вблизи водопоев и скотопрогонных троп получают развитие нитрофильно-рудеральные группировки эфемеров и однолетников.

На Черных землях фоновыми видами грызунов являются полуденная (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) и тамарисковая (*M. tamariscinus* Pallas, 1773) песчанки, домовая мышь (*Mus musculus* Linnaeus, 1758 – определение подтверждено генетическим анализом [35]), общественная полевка (*Microtus socialis* Pallas, 1773) и малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779). Здесь обитают так же четыре вида тушканчиков – большой (*Allactaga major* Kerr, 1792), малый (*A. elator* Lichtenstein, 1825), тарбаганчик (*Pygeretmus pumilio* Kerr, 1792) и емуранчик (*Stylodipus telum* Lichtenstein, 1823), а также степная мышовка (*Sicista subtilis* Pallas, 1773) и обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770). Редко, но постоянно встречается серый хомячок (*Cricetulus migratorius*

**Таблица 1.** Характеристика экспериментальных участков (1 га) в зоне пожара

№ участка	Биотоп	% выгорания	Положение
1	Вторичная разнотравно-злаковая песчаная степь на мелкогрядовых песках	100	центр пожарища
2	Заброшенная кошара посреди полынно-злаковой полупустыни на супеси	85	центр пожарища
3	Заброшенная кошара посреди злаково-солянково-полынной полупустыни на суглинке	50	окраина пожарища
4	Заброшенная кошара посреди полынной полупустыни на суглинке	0	граница с пожарищем

Pallas, 1773). В последние 15 лет численность малого суслика резко сократилась и сейчас в районе наших работ он встречается крайне редко.

В качестве модельных грызунов в работе использованы четыре вида: полуденная и тамарисковая песчанки, домовая мышь и общественная полевка.

При работе применяли геоботаническое картирование в масштабе 1:500 методом площадной глазмерной съемки [5] и описание основных признаков выгоревших и сохранившихся растительных сообществ [3] на ценоотическом уровне (флористический состав, относительное обилие видов, общее проективное покрытие и средняя высота травостоя). Дополнительные данные (число особей видов растений на единицу площади, средняя высота особей разных видов, запасы надземной фитомассы) собраны при количественных учетах в пределах ключевых участков на учетных площадках 0.25 м<sup>2</sup>. Всего за период работ выполнено более 2500 геоботанических описаний.

Видовой состав и численность грызунов на выгоревших и целинных участках травостоя определены методом отлова в давилки во всех биотопах с последующим пересчетом на 100 ловушко-суток. Осенью 2001 г., после обширного пожара дополнительный отлов и учет грызунов с использованием давилки проведен на четырех экспериментальных площадках размером 0.25 га, которые располагались в одном и том же биотопе на выгоревших и целинных участках.

Основной материал по структуре и пространственной организации поселений грызунов получен на четырех гектарных ключевых участках, охваченных пожаром в разной степени (табл. 1). Каждый из них был разделен на 100 квадратов 10 × 10 м. Проводился отлов грызунов с последующим индивидуальным мечением и регистрацией повторных поимок.

Для статистической обработки материала использовался пакет программ STATISTICA v.5.0.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

*Состояние растительности.* Ежегодное увеличение площадей, занятых ковыльниками в районе работ, повлекло за собой возникновение пожаров. За весь период наших работ с 1980 по 1995 гг. в районе исследований обширные пожары не возникали ни разу, так же как и на прилегающих территориях Черных земель [39]. Палы впервые отмечены нами в 1995 г., а в последующие летние сезоны они повторялись регулярно. В конце июня 2001 г. пожар захватил ~80% изучаемой территории и уничтожил растительность на площади >20 км<sup>2</sup>. Из 23 ключевых гектарных участков в окрестностях стационара, на которых проводились исследования, полностью выгорели 14, частично – пять, остались незатронутыми пожаром четыре. Обширные пожары были зафиксированы в 2004 и 2005 гг., когда выгорело от 60 до 85% экспериментальных участков.

Как было отмечено выше, структура и ценоотическое разнообразие растительного покрова в районе работ в предшествующий пожарам период определялись почвенно-геоморфологическими условиями и степенью антропогенной трансформации. Среди наиболее типичных ассоциаций в окрестностях стационара, по данным весеннего обследования 2000 г., следует отметить мятликово-лерхополынную (*Artemisia lerchiana*, *Poa bulbosa*) на суглинистых и супесчаных почвах. Для супесчаных почв характерны тырсовые (*Stipa capillata*) и осочково-тырсовые (с *Carex stenophylla*) сообщества. В массивах песков представлены ломкожитняковая (*Agropyron fragile*) и близкая к ней разнотравно-ломкожитняковая ассоциации. Особое место в растительном покрове полупустыни занимают настоящие рудеральные группировки, развивающиеся на местах заброшенных животноводческих точек и старых загонов для скота, а также вблизи населенных пунктов, водопоев и скотогонных троп. В районе работ наибольшее распространение получили эфемерно-однолетниковые группировки (*Atriplex patula*, *A. tatarica*, *Buglossoides arvensis*, *Ceratocarpus arenarius*, *Descurainia sophia*, *Erysimum diffusum*, *Lappula marginata*, *Tribulus terrestris*, *Xanthium spi-*

**Таблица 2.** Состояние растительного покрова экспериментальных участков, заложенных в основных биотопах

№№ участков, биотопы	Состояние			
	фоновое до пожара (весна 2000 г.)	2 мес. после выгорания (осень 2001 г.)	3 мес. после выгорания, после дождя (осень 2001 г.)	1 год после выгорания (осень 2002 г.)
1. Вторичная разнотравно-злаковая песчаная степь на мелкогрядовых песках	Разнотравно-житняковые псаммофитные сообщества, ОПП = 30–50%, $H_{cp}$ = 40 см	Голая поверхность почвы, лишённая наземной растительности, ОПП, $H_{cp}$ = 0	Отрастание молодых побегов злаков, ОПП = 5–10%; $H_{cp}$ = 5 см	Активизация летне-осенних однолетников из почвенного банка семян, ОПП = 10–20%; $H_{cp}$ = 15–20 см
2. Полынно-злаковая полупустыня в сочетании с рудеральными группировками на супесях	Эфемеровые агрегации, полынные и злаковые сообщества, ОПП = 40–60%, $H_{cp}$ = 40–50 см	Отдельные фрагменты сохранившихся полынных сообществ, ОПП = 5–10%, $H_{cp}$ = 0–20 см	Отрастание молодых побегов злаков и всходы однолетников, ОПП = 10–15%; $H_{cp}$ = 5–20 см	Снижение обилия полыни Лерха по сравнению с исходным, ОПП = 30–40%; $H_{cp}$ = 20–30 см
3. Злаково-солянково-полынная полупустыня в сочетании с рудеральными группировками на суглинках	Сорнотравные группировки, осочковые и полынно-житняковые сообщества, ОПП = 50–70%, $H_{cp}$ = 30–40 см	Отдельные фрагменты сохранившихся полынных сообществ, ОПП = 15–20%, $H_{cp}$ = 0–25 см	Отрастание молодых побегов многолетников на выгоревших пятнах, ОПП = 20–25%; $H_{cp}$ = 5–25 см	Конвергентное с исходным до пожара, ОПП = 40–50%; $H_{cp}$ = 20–30 см
4. Рудеральные группировки в сочетании с сообществами полынной полупустыни на суглинках	Пионерные группировки растений, фрагменты полынных сообществ, ОПП = 60–80%, $H_{cp}$ = 40–60 см	Полностью сохранившаяся наземная растительность, ОПП = 30–50%, $H_{cp}$ = 20–30 см	То же, что и месяц назад. Усыхание наземной растительности. ОПП = 30–40%, $H_{cp}$ = 20–30 см	Конвергентное с исходным до пожара, ОПП = 50–60%; $H_{cp}$ = 30–50 см

Примечание: ОПП – общее проективное покрытие,  $H_{cp}$  – средняя высота травостоя.

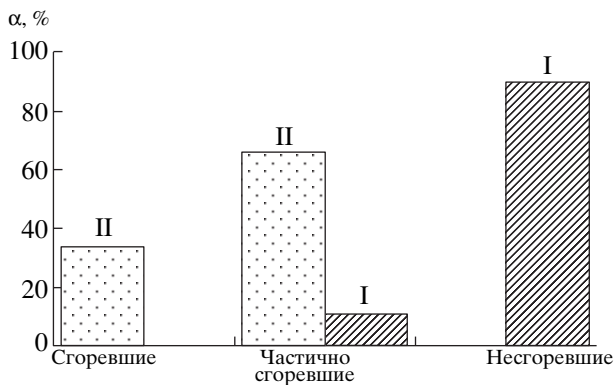
posum и др.), переходящие на периферии участков кошар в лерхополынно-эфемерово-тырсовые, эфемерово-лерхополынно-полынные и полынковые сообщества.

Состояние растительности на целине и гари изучено нами на четырех экспериментальных ключевых участках, характеризующих фоновые биотопы окрестностей стационара (табл. 1). Геоботанические особенности этих участков представлены в табл. 2.

Ключевой участок № 1 расположен в массиве мелкогрядовых закрепленных песков, охватывая межгрядовое понижение, пологий склон и выровненную верхнюю поверхность песчаной гряды. В растительном покрове господствуют типичные разнотравно-злаковые гемипсаммофитные сообщества. В межгрядовом понижении встречаются фрагменты осочковой и осочково-эфедровой (*Carex stenophylla*, *Ephedra distachya*) ассоциаций. В 2001 г. он подвергся наибольшему выгоранию и представлял собой после пожара голую песчаную поверхность, полностью лишённую наземной растительности. Воздействие пирогенного фактора проявилось спустя год в некотором снижении проективного покрытия, увеличении доли однолетников и уменьшении обилия полыни Лерха в травостое.

Ключевой участок № 2 располагался на месте заброшенной около 40 лет назад скотоводческой кошары посреди вторичной песчаной полынно-злаковой полупустыни. За время существования этой чабанской точки растительность близ нее была коренным образом нарушена, вследствие чего к настоящему времени исследуемый гектарный участок характеризуется крайней пестротой и неоднородностью растительного покрова. Наиболее широкое распространение получили рудеральные группировки эфемеров и однолетников с неустойчивым преобладанием ограниченного набора сорных и азотолюбивых видов. Понижения между валами кошары заняты деградированными лерхополынными сообществами со значительным участием однолетников (*Atriplex tatarica*, *Seratocarpus arenarius* и др.). Только на периферии представлены фрагменты лерхополынно-ломкожитняковых, ломкожитняковых и тырсовых сообществ. После пожара 2001 г. выгорело более 2/3 этого участка, в результате чего сохранились лишь отдельные островки сообществ с участием полыни и некоторых сочных представителей семейства маревых.

Весьма сходный растительный покров сформировался и на ключевом участке № 3, также расположенном на месте заброшенной кошары. Од-



**Рис. 1.** Интенсивность пожаров в зависимости от состава растительности (Калмыкия, Черные земли). Полынные участки (I) в меньшей степени подвержены пожарам, чем высокотравные злаковые (II); α – доля пробных площадок.

нако целый ряд особенностей весьма четко отличает его от предыдущего. Наибольшую площадь занимают эбелеково-полевичковые, мятликовые и полынно-лебедовые сообщества со значительным участием сорных и сорно-пасквальных видов. Псаммофитные осочковые и лерхополынно-житняковые сообщества встречаются фрагментарно и приурочены к небольшим котловинам выдувания. Пожар 2001 г. затронул примерно половину участка, распространившись по пятнам высохших однолетников. На этих местах после дождя отмечено интенсивное возобновление зеленой массы, чего не отмечалось на сохранившейся целине.

В отличие от двух предыдущих участков № 4 представляет собой чабанскую точку, оставленную хозяевами в 1993 г., т.е. сравнительно недавно. По этой причине практически вся его площадь занята пионерными группировками растений, среди которых важная роль принадлежит типичным рудеральным видам (виды *Amaranthus*, *Conyza canadensis*, *Heliotropium ellipticum*, *Malva neglecta* и др.). По периферии кошары произрастают деградированные лерхополынные полупустынные сообщества угнетенного облика. Это единственный участок, где сохранились остатки построек (фрагменты стен, фундаменты, колодцы и т.п.), а также разнообразный крупный мусор (железные бочки, мотки проволоки, цистерны для воды и т.д.). Этот участок располагался на границе пожара, который не распространился на эту территорию благодаря окружающим разреженным полынным сообществам. Здесь наблюдались лишь естественные процессы усыхания надземной растительности, характерные для осеннего периода.

Особенности выгорания полынно-злаковых полупустынных ассоциаций рассмотрены нами в 2001 г. Фронт пожара в полупустыне распростра-

няется быстро даже при слабом ветре, оставляя после себя обугленную землю, полностью лишенную наземной растительности. В наибольшей степени от пожара пострадали территории с высокотравным дерновинно-злаковым растительным покровом, а в наименьшей – с доминированием полыней (рис. 1).

В течение длительного времени после пожара, с конца июня до середины сентября, не выпало ни одного дождя, что препятствовало восстановлению растительного покрова. Все это время (более двух месяцев) выгоревшая территория была полностью лишена надземной растительности. Сильные ветры, часто сопровождавшиеся пыльными бурями, вызвали заметное усиление ветровой эрозии на выгоревших участках. Только во второй декаде сентября прошел первый сильный дождь, хорошо промочивший почву и создавший благоприятные условия для возобновления травостоя. Спустя 3–4 дня на выгоревших участках началась бурная вегетация растительности, а к концу сентября они покрылись сплошным ковром молодых побегов ковылей, житняка и мятлика высотой до 10 см. Таким образом, влияние пирогенного фактора привело к коренным изменениям кормовой базы мелких млекопитающих и защитных условий местообитаний.

В ходе обследования территории, проведенного в начале мая 2002 г., были получены данные, свидетельствующие об отдаленных последствиях воздействия обширного пожара предшествующего года на компоненты полупустынных экосистем. Растительный покров на всех участках наблюденный в этот сезон полностью восстановился после пожара, а запасы надземной фитомассы в результате повышенной увлажненности весны были высокими за счет интенсивного развития эфемеров и эфемероидов. Результатом воздействия пала стала общая гомогенизация растительного покрова, проявившаяся в расширении площадей степных ковыльных ассоциаций и сокращении участков, занятых комплексными полупустынными полынными сообществами.

Сходная картина наблюдалась в осенний сезон 2002 г. Отдаленными последствиями пожара стало некоторое сокращение участия взрослых экземпляров полыни Лерха на выгоревших участках (ее встречаемость сократилась с 67 до 36%, т.е. почти в 2 раза), что объясняется ее высокой повреждаемостью огнем. Напротив, некоторые сорно-пасквальные однолетники летне-осеннего цикла развития (*Eragrostis minor*, *Tragus racemosus*, *Salsola tragus*, *Ceratocarpus arenarius* и др.) увеличили распространение и степень участия в сообществах вторичной степи.

*Видовой состав и численность грызунов.* Во время пожара, попав в зону бедствия грызуны прячутся в норах. Уже через 1–2 ч на пожарище

можно наблюдать активных песчанок и полевок, вышедших из нор. Мы ни разу не находили на поверхности обгоревших трупов грызунов как впрочем и других зверей или птиц. Непосредственная гибель грызунов на пожарищах не носит массового характера. Таким образом, возможные изменения в населении этих животных могут зависеть лишь от степени нарушения среды их обитания.

Для того чтобы выявить особенности видового разнообразия и численности грызунов в различные сроки после пожара проводились учеты на линиях и ключевых площадках по методам, описанным выше.

Общий характер численности фоновых видов грызунов за весь период наблюдений демонстрирует рис. 2. Мы видим, что пожары не привели к изменению видового состава грызунов, населяющих район исследований, и не сказались на общей численности отдельных видов в трендах многолетней динамики. Глубокая депрессия всего населения (полуденная, тамарисковая песчанка, общественная полевка, домовая мышь), которая наблюдалась в 1997 и 2004 гг. охватила как выгоревшие, так и целинные участки. Подъемы и спады общей численности грызунов в равной степени приходились как на годы, когда были отмечены обширные пожары, так и на годы, когда пожаров не было вообще.

Однако, анализ особенностей биотопического распределения грызунов после пожаров показывает, что происходит определенное перераспределение разных видов в соответствии с экологическими требованиями. Как известно, полуденная песчанка – ксерофильный вид, оптимальные местообитания которого приурочены к песчаным и глинистым пустыням и полупустыням, а в питании преобладают семена. По сравнению с другими видами рода *Meriones* тамарисковая песчанка более мезофильна и склонна к обитанию в биотопах с более развитым травостоем. В ее питании кроме семян значительную роль играют зеленые части растений. Общественная полевка – типичный обитатель сухих степей и полупустынь – более ксерофильный, чем некоторые другие виды рода *Microtus*, однако, по сравнению с песчанками рода *Meriones*, постоянно нуждается в потреблении зеленой растительной массы. Жизненный цикл этого вида сильно зависит от обилия зеленой массы растений. Зверьки могут поддерживать энергетический баланс, только питаясь зеленой на ранних стадиях вегетации [36].

Таблица 3 демонстрирует состояние численности полуденной и тамарисковой песчанок осенью 2001 г., через 2 месяца после пожара. Из нее видно, что во всех биотопах, несмотря на полное отсутствие травостоя, полуденная песчанка постоянно встречалась на пожарищах, причем на двух

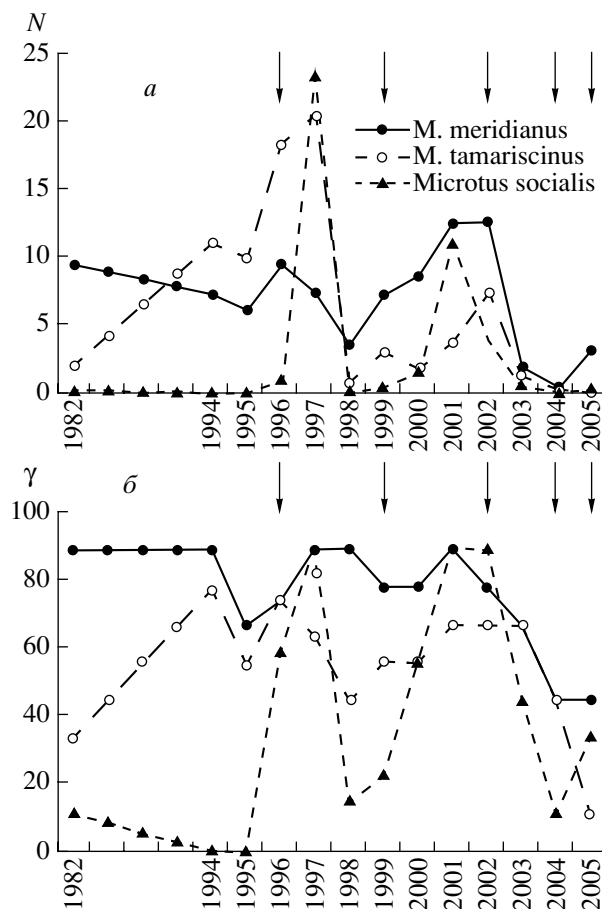


Рис. 2. Динамика численности (а) и распространения (б) грызунов в условиях демутационной и пирогенной сукцессий. Стрелками показаны годы с обширными пожарами;  $N$  – число особей/100 ловушко-суток,  $\gamma$  – доля заселенных ключевых участков (%).

обследованных участках из трех ее численность даже превышала контрольную и достигала очень высоких значений. Следовательно, этот ксерофильный вид на пожарищах попал в достаточно благоприятные для него условия.

Тамарисковая песчанка – более зеленоядный вид – встречалась на пожарищах гораздо реже, хотя все же продолжала обитать в своем оптимальном биотопе – в зарослях тамарикса на грядах закрепленных песков, где она ловилась под кустами в куртинах сохранившейся травы как на гари, так и вблизи на целине. На сохранившихся полностью рудеральных сообществах по грядам закрепленных песков ее численность в сентябре составляла 12.0 особей на 100 лов./сут.

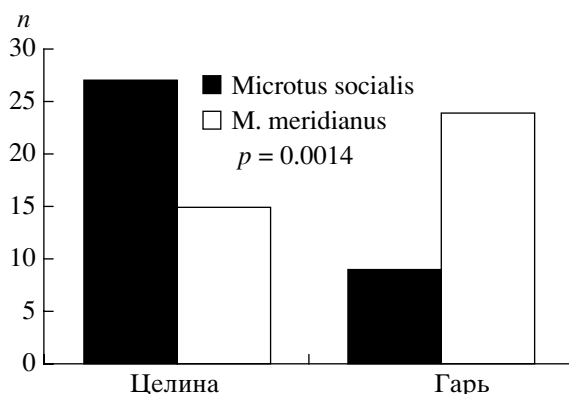
Данные о влиянии пожаров на численность и распределение общественной полевки частично опубликованы нами ранее [11, 13, 14]. Состояние численности и распределение по выгоревшей территории этого вида определялось скоростью восстановления зеленой массы растений. В 2001 г.,

**Таблица 3.** Сравнительная численность песчанок рода *Meriones* на выгоревших участках и на целине (осень 2001 г.)

Биотоп	Состояние участка	Численность на 100 л/с		
		число лов./сут.	<i>M. meridianus</i>	<i>M. tamariscinus</i>
Тамарикс на грядках закрепленных песков	гарь	100	21.0	6.0
	целина	100	9.0	3.0
Посадки кандыма по злаково-полынной полупустыне	гарь	100	5	0
	целина	100	10.0	2.0
Житняково-полынная полупустыня	гарь	50	42.0	0
	целина	50	26.0	10.0

когда из-за засухи восстановление растительности началось лишь спустя 2 месяца, максимальная численность полевков наблюдалась на целинных участках осочково-полынной и житняково-полынно-ковыльной полупустыни (28.0 и 14.0 особей на 100 лов./сут соответственно). Однако, полевки все же достаточно постоянно встречались на пожарище в житняково-ковыльной песчаной степи и в зарослях тамариска (6.0 и 5.0 особей на 100 лов./сут соответственно).

В дополнение к учетам грызунов на линиях давилок осенью 2001 г. проведены отловы грызунов на двух экспериментальных участках размером 0.25 га каждый, расположенных в полынно-злаковой полупустыне, т.е. в биотопе, наиболее благоприятном для общественной полевки и полуденной песчанки. Первая площадка располагалась на гари, а вторая – на целине. Оба вида грызунов постоянно ловились как на выгоревших, так и на контрольных участках, но на выгоревших территориях численность общественных полевков была ниже, а численность полуденных песчанок возрастала (рис. 3).



**Рис. 3.** Влияние пожаров на распределение грызунов. На выгоревших участках численность семяноядной полуденной песчанки выше, а численность зеленоядной общественной полевки ниже, чем на целинных;  $n$  – число особей на 0.25 га.

Для выявления изменений в видовом составе и численности грызунов в различные сроки после пожара были использованы также данные по регистрации зверьков на ключевых участках путем индивидуального мечения с последующими повторными отловами. Работа проводилась на четырех ключевых гектарных площадках, описание которых приведено выше. Полученные результаты демонстрирует табл. 4. Из нее видно, что на ключевых участках сохранилась та же закономерность, которая отмечена нами при использовании способа учета грызунов на линии давилок. Через 2 месяца после пожара (осень 2001 г.) на всех ключевых участках вне зависимости от уровня их повреждения ловились оба вида песчанок примерно в тех же пропорциях, которые мы наблюдали в предшествующие пожару годы [24, 43]. На площадках стали чаще регистрироваться общественные полевки, что легко объяснить начавшимся размножением этого вида (см. ниже). Домовые мыши до пожара встречались на ключевых участках в небольших количествах, но постоянно [35].

Нам было важно выявить, насколько повлияло на население грызунов длительное нарушение среды обитания в отдаленные сроки, в особенности после зимы, в наиболее неблагоприятных условиях, когда популяция не размножается. С этой целью ключевые участки были обследованы также в первых числах мая 2002 г., через 9 месяцев после пожара. Из табл. 4 видно, что после зимы численность песчанок на всех экспериментальных участках резко упала вне зависимости от интенсивности их повреждения.

Среди всех зарегистрированных грызунов весной 2002 г. на площадках встречались лишь общественные полевки. Так, на участке № 1 (полное выгорание) было зарегистрировано 13 особей *Microtus socialis*. Такая высокая плотность этого вида здесь раньше никогда не наблюдалась. К осени 2002 г. через год после пожара численность песчанок восстановилась, а число общественных полевков заметно возросло (табл. 4). Доля этих зверьков среди населения грызунов доходила до 44.1 %.

**Таблица 4.** Видовой состав и численность грызунов на ключевых участках (1 га) в различные сроки после пожара

№	Состояние участка	Численность, особей/га (число особей/%%)					
		M. m.	M. t.	M.s.	Mus	Cr.m.	Всего
1	а	16/28.6	38/67.8	0	2/3.6	0	56/100
	б	13/41.0	14/43.7	5/15.3	0	0	32/100
	в	0	0	13/100	0	0	13/100
	г	15/36.6	8/19.6	16/39.0	1/2.4	1/2.4	41/100
2	а	–	–	–	–	–	–
	б	68/93.8	2/2.8	1/1.4	0	0	71/100
	в	3/100	0	0	0	0	3/100
3	а	90–87.4	5/4.8	8/7.8	0	0	103/100
	б	54/76.0	8/11.2	7/10.0	2/2.8	0	71/100
	в	0	0	5/100	0	0	5/100
	г	27/45.7	3/5.1	26/44.1	1/1.7	2/3.4	59/100
4	а	68/81.9	9/10.8	4/4.9	2/2.4	0	83/100
	б	51/67.1	10/13.2	8/10.5	6/7.9	1/1.3	76/100
	в	0	0	0	0	0	0
	г	–	–	–	–	–	–

Примечание: а – до пожара (осень 2000 г.), б – через 2 мес. после пожара (осень 2001 г.), в – через 9 мес. после пожара (весна 2002 г.), г – через 1 год после пожара (осень 2002 г.).

*Структура поселений грызунов.* Мы рассмотрели особенности пространственной организации грызунов после обширного пожара на перечисленных выше ключевых участках.

На протяжении предыдущих лет (1981–2000 гг.) здесь же проводилось изучение специфики пространственной структуры поселений полуденной и тамарисковой песчанок с применением тех же методов индивидуального мечения [24, 28, 38 и др.].

*Полуденная и тамарисковая песчанки.* В районе наших работ в естественных поселениях использование пространства полуденными песчанками типично для этого вида в пределах ареала: индивидуальные участки взрослых самок на протяжении всей жизни не перекрываются. Взрослые самцы и неполовозрелые зверьки используют территорию совместно [28]. Сходный характер пространственной структуры поселений свойственен тамарисковой песчанке. Участки взрослых самок не перекрываются. Самцы широко перемещаются в пределах поселения и используют территорию совместно [6, 38]. Рассмотрим структуру этих поселений после пожара.

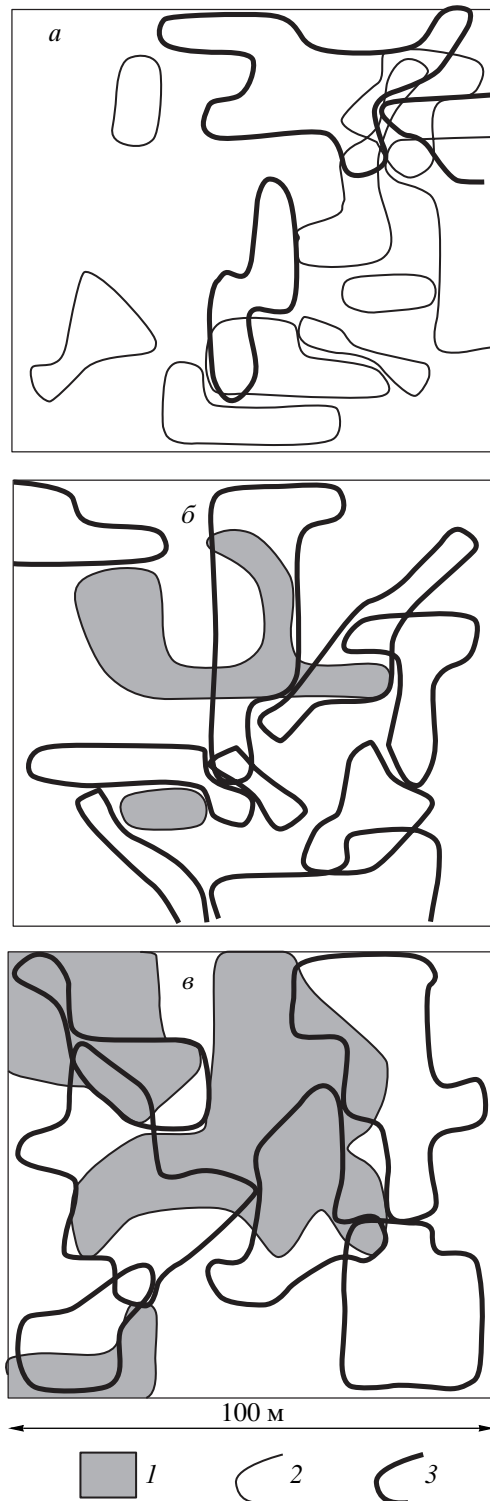
Участок № 1. Через два месяца после пожара на земле, полностью лишенной растительности, постоянно обитали 25 песчанок, в т.ч. 12 тамарисковых и 13 полуденных. Поселение полностью сохранило структуру, характерную для других территорий. Так, индивидуальные участки тама-

рисковых песчанок (в предыдущие годы этот вид здесь преобладал, составляя ~80% населения) и характер распределения половозрастных групп полностью соответствовал норме (рис. 4, а).

Участок № 2. Как мы уже отмечали, здесь выгорело ~85% территории за исключением небольшой нетронутой огнем полосы в центре. Через 2 месяца после пожара здесь зарегистрировано 66 полуденных песчанок (11 взрослых самок, четыре взрослых самца и 53 неполовозрелых зверька). Из 11 взрослых самок постоянные индивидуальные участки имели восемь. Они располагались как на выгоревшей, так и на сохранившейся территории, а их структура полностью соответствовала известной для этого вида в предыдущие сезоны (рис. 4, б). Никакой приуроченности зверьков к негоревшим участкам мы не наблюдали. Неполовозрелые самцы и самки так же жили на всей площади участка.

Участок № 3. Здесь выгорело около ~50% территории. Этот ключевой участок находится под нашим наблюдением с 1981 г. [28, 43]. Основу населения здесь все эти годы составляла полуденная песчанка. Так же как и на других ключевых участках через 2 месяца после пожара никаких отклонений в распределении песчанок мы не наблюдали. Здесь было зарегистрировано 54 полуденных песчанки. Участки взрослых самок не перекрывались и располагались на участке вне зависимости от выгорания (рис. 4, в). Неполовозрелые





**Рис. 4.** Расположение индивидуальных участков песчанок через 2 месяца после пожара на площадках (1 га) с различной степенью повреждения растительности: *а* – участок № 1 (полностью выгоревшая территория; тамарисковые песчанки); *б* – участок № 2 (выгорело 85% территории; полуденные песчанки); *в* – участок № 3 (выгорело 50% территории; полуденные песчанки); 1 – сохранившаяся растительность, 2 – границы участков непоползших самцов и самок; 3 – границы участков размножающихся самок.

зверьки также жили как на сгоревшей, так и на нетронутой территории, не отдавая предпочтения участкам с растительным покровом.

Аналогичная картина наблюдалась и на четвертом, не выгоревшем участке. Здесь были зарегистрированы 51 полуденная и 10 тамарисковых песчанок. Как и раньше индивидуальные участки обоих видов занимали всю площадку и сохраняли структуру, описанную ранее для совместных поселений этих видов [38].

Таким образом, несмотря на отсутствие наземной растительности через 2 месяца после пожара на всех ключевых участках вне зависимости от степени их выгорания плотность и характер использования пространства полуденной и тамарисковой песчанками полностью соответствовали норме.

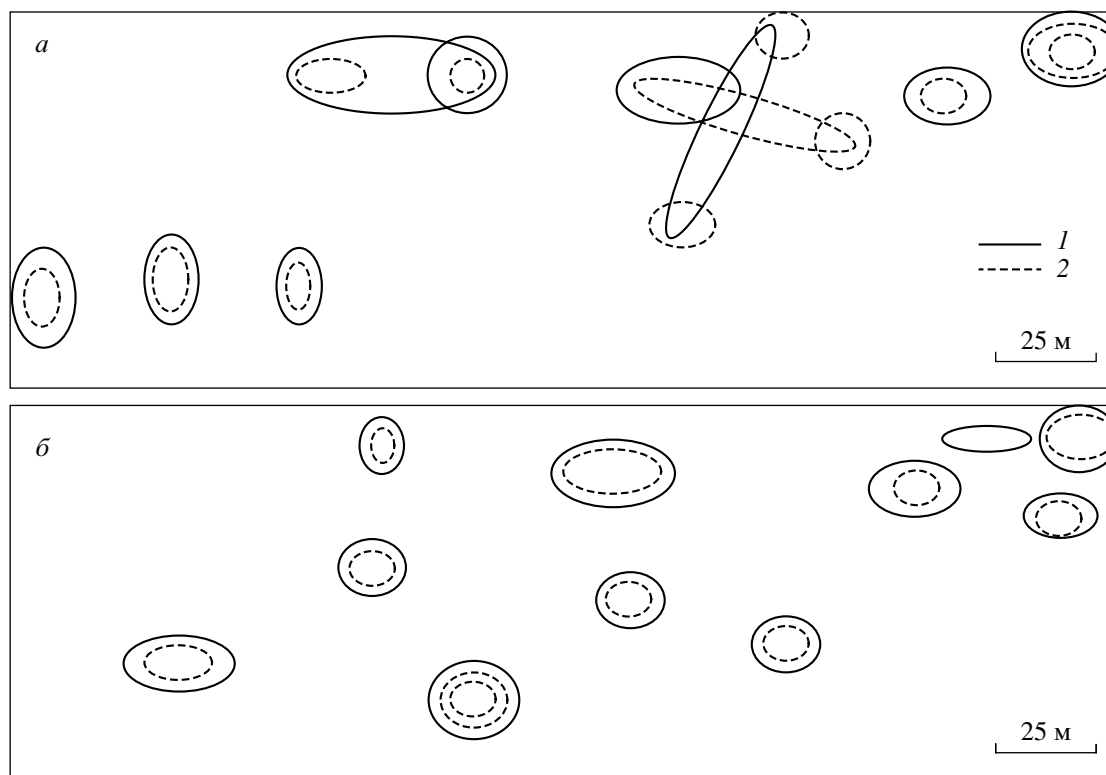
**Общественная полевка.** Пространственная структура поселений общественной полевки в районе наших работ изучена нами достаточно подробно [13, 40 и др.]. Основу внутрипопуляционной группы составляет семья, состоящая из самца, самки (реже – из самца и двух самок) и детенышей, живущих с родителями до начала расселения. Семейные группы имеют постоянные индивидуальные участки, которые не перекрываются с территориями других семей. Основу населения составляют оседлые особи.

Особенности поселений этого вида до и после пожара изучены на площадке в 3.5 га, расположенной в злаково-полынной полупустыне на супесчаных почвах. Этот участок находился под наблюдением с 1995 г. [13].

В сентябре 2001 г. эта площадь представляла собой голую обугленную поверхность с сильными признаками начавшейся ветровой эрозии. За время наблюдений норы полевок постоянно полностью заносил песок, но полевки их восстанавливали. Путем индивидуального мечения было установлено, что, несмотря на суровость условий, оседлое население этого участка сохранило достаточно высокую плотность – 3.3 жилых нор/га и 6.8 особей/га [14]. Структура поселений также не изменилась по сравнению с предыдущими сезонами (рис. 5). Все обследованные норы были заселены уже сформировавшимися оседлыми парами.

Таким образом, длительное отсутствие растительности на пожарище не вызвало существенных нарушений пространственной структуры поселений общественной полевки.

**Особенности питания песчанок и полевок.** Для оценки степени изменения пищевого рациона полуденных песчанок и общественных полевок на обширных пожарищах нами был проведен сравнительный анализ содержимого желудков зверьков с выгоревшего и целинного экспериментальных участков, расположенных в полын-



**Рис. 5.** Схема расположения индивидуальных участков общественных полевок на площадке мечения (3,5 га): *а* – осень 1996 г. (до пожара); *б* – осень 2001 г. (через 2 месяца после пожара); 1 – границы участков взрослых самцов; 2 – границы участков взрослых самок. Структура поселений после пожара не изменилась.

но-злаковой полупустыне (см. выше). Всего были обследованы желудки 44 песчанок (14 с гари, 30 с целины) и 30 полевок (15 с гари, 15 с целины). Дифференциацию содержимого желудков проводили с использованием методики [51], основанной на определении присутствия в каждой пробе следующих фракций: семена, зеленые части растений, подземные части растений (луковицы, корни) и животные остатки (чаще фрагменты насекомых). В дальнейшем получены показатели встречаемости каждой составляющей кормового рациона в % (табл. 5).

Как видно из табл. 5, в период практически полного отсутствия надземной фитомассы в питании песчанок резко возросла доля подземных частей растений, в особенности луковичек мятлика (*Poa bulbosa*). Доля зеленых кормов сократилась до самого минимума. Основу питания общественных полевок как на целине, так и на гари составляли луковички мятлика и подземные части растений. В то же время на выгоревших участках после уничтожения надземной растительной массы в питании полевок существенно возросла доля семян весенних эфемеров и эфемероидов (*Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Eremurus triticeum* и др.), которые не пострадали от огня [14]. В конце сентября после выпавших дождей и появления

всходов зверьки практически целиком переключились на питание молодой зеленью.

Отмеченные нами особенности питания достаточно характерны для рассматриваемых видов и в других частях ареала. Например, будучи типичным семеноядом, полуденная песчанка потребляет также зелень и сочные части растений [26]. В питании общественной полевки из Центрального Казахстана в апреле–мае зеленые части растений с цветками по объему и встречаемости составляли >95%, однако уже в середине июня, с увяданием растений, “зелень” уступила место подземным органам, значение которых еще больше увеличилось в августе [12]. Таким образом, семенные корма, сохраняющиеся после пожара на поверхности и в верхнем горизонте почвы, являются основой питания песчанок и в обычных условиях, равно как и переход на питание подземными частями растений у полевок характерен при естественном летнем выгорании растительности полупустыни. Исходя из этого можно сделать вывод, что степные пожары не приводят к экстремальным для зверьков изменениям их кормовой базы в летне-осенний период, хотя и вызывают изменение спектра потребляемых кормовых объектов, в особенности их количественных соотношений.

**Таблица 5.** Встречаемость (%) различных компонентов кормового рациона у полуденных песчанок и общественных полевок на целине и гари по данным анализа содержимого желудков (осень 2001 г.)

Виды грызунов	Состояние участка	Встречаемость типов кормов, %			
		семена растений	зеленые корма	подземные части растений	остатки животных
Meriones meridianus (n = 44)	гарь	78.6	0.0	92.9	7.1
	целина	86.7	50.0	46.7	13.3
Microtus socialis (n = 30)	гарь	33.3	26.7	73.3	0.0
	целина	0	53.3	73.3	0.0

**Таблица 6.** Участие половозрелых самок полуденных песчанок в воспроизводстве потомства (осень 2001 г.)

Состояние участка	Всего самок	Из них имели			Сумма плацентарных пятен	В среднем на 1 самку
		1 помет	2 помета	3 помета		
Гарь	28	27	7	1	154	5.7
Целина	44	44	26	5	367	8.2

*Воздействие пожаров на размножение грызунов.* Как было показано выше, после пожара население грызунов в течение двух месяцев находилось в необычной ситуации на территориях, полностью лишенных наземной растительности, что изменило спектр питания и нарушило защитные условия. Нам было важно выявить, насколько такие изменения повлияли на процессы размножения в популяциях.

По нашим данным, на Черных землях в обычные годы полуденные песчанки продолжали размножаться до поздней осени. Детеныши весом в 12–14 г появлялись на поверхности в октябре. С середины лета в размножение включаются самки-сеголетки. В районе наших работ беременные самки тамарисковых песчанок встречались до начала октября. С середины лета в размножении участвовало ~30% самок-сеголеток этого вида.

С целью выявления особенностей размножения зверьков через 2 месяца после пожара осенью 2001 г. было обследовано 392 полуденных и 80 тамарисковых песчанок. Из них на гари 145 и 15 особей, соответственно, а на целине – 247 и 65.

Среди самцов полуденных песчанок, населяющих как целинные, так и выгоревшие участки (обследован 201 зверек), подавляющее большинство (98.7%) уже не размножались, что вполне соответствует ситуации, которая наблюдалась в предшествующие годы. Репродуктивная активность самок, обитающих на пожарище, была несколько снижена (табл. 6).

Из табл. 6 видно, что в течение лета на участках, затронутых пожаром по сравнению с контролем резко снизилась доля самок, имеющих по два и три помета, т.е. после пожара они практически не размножались. Так, на целине к концу сентяб-

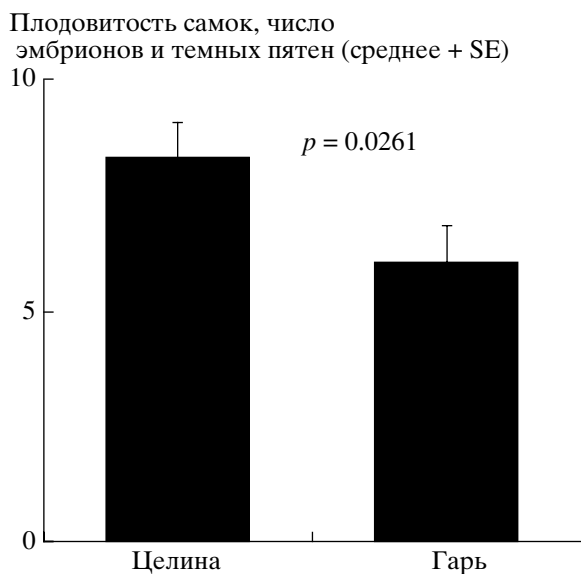
ря по два–три помета имела 31 самка из 44-х (74.0%), а на гари – всего восемь из 28 (28.6%). Соответственно, снизился репродуктивный потенциал воспроизводства (в среднем на 1 самку на целине – 8.2 темных пятен, а на гари – 5.7).

При обследовании интенсивности размножения полуденных песчанок на экспериментальных ключевых участках, расположенных на выгоревших и целинных территориях в полынно-злаковой полупустыне, наблюдалось сходное явление: плодовитость самок за весь период размножения оказалась на выгоревших участках достоверно ниже, чем на целине (рис. 6).

Для тамарисковых песчанок на пожарище также было отмечено снижение темпов размножения, хотя их низкая численность на этих участках не дает возможности показать достоверность этого явления. Как и в обычные годы, к концу сентября самцы тамарисковых песчанок уже практически не размножались (из 37 обследованных зверьков не участвовали в размножении 93.7%). Из 10 взрослых самок, отловленных на гари, размножались 20.0%, тогда как на целине 57.5% (из 33-х).

Темпы размножения общественной полевки тесно коррелируют с развитием зеленой растительной массы. Переход на питание молодой зеленью является обязательным условием начала размножения общественных полевок [19]. Соответственно, интенсивность размножения особей этого вида целиком определялась скоростью возобновления вегетации растений на пожарищах.

В 2001 г. интенсивность размножения общественных полевок после пожара изучена при отлове и вскрытии зверьков, а также при анализе репродуктивного состояния самок при индивиду-



**Рис. 6.** Влияние пожаров на размножение полуденных песчанок. На выгоревших участках плодовитость самок ниже, чем на целине.

альном мечении на экспериментальной площадке [14]. В сентябре уже через 5 дней после дождя вся обследованная территория покрылась молодыми всходами вегетативных побегов злаков (см. выше). В этот же период на площадке мечения у самок зарегистрирована перфорация влагалища и признаки спаривания. В размножении принял участие молодой самец в 15–16 г. К началу октября среди обследованных самок в размножении участвовало 94.4% на целине и 100% на гари ( $n = 80$  и 35 соответственно). Среди самцов размножались 98.7 и 97.2% соответственно ( $n = 85$  и 44). Эти данные подробно опубликованы нами ранее [14]. Размножение полевок осенью этого сезона носило синхронный и массовый характер.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период интенсивных экономических перестроек антропогенное влияние на естественные экосистемы, в том числе и в аридных зонах, может не только возрастать, но и снижаться, как это произошло на пастбищах в полупустыне юга России. Ранее мы показали, что катастрофическое падение численности выпасаемого скота повлекло за собой резкие и непредсказуемые изменения в растительном покрове – мощное развитие злаков с высоким травостоем и сомкнутым покровом [23, 24]. Соответственно, здесь возникли новые и необычные факторы антропогенного воздействия на естественные экосистемы, к которым в первую очередь относятся пожары.

В целом пожары не свойственны зоне полупустыни, где бедность и разреженность травостоя

не может поддерживать распространение огня. Только с широким распространением степных дерновинных злаков, в особенности ковыля, стало возможным регулярное возникновение локальных, а затем и обширных пожаров в полупустыне Калмыкии. В целом пирогенный фактор благоприятствует сохранению злаковых травостоев, каждый раз отбрасывая сообщество назад по уже пройденному пути смены и задерживая восстановление пустынных полукустарничков (полыней, кохии). Регулярное повторение подобных нарушений может привести к формированию на значительной части Черных земель своеобразного рецидивного злакового субклимакса. Именно поэтому детальное исследование пирогенных сукцессий на фоне общей тенденции восстановления растительности позволит более точно прогнозировать дальнейшее развитие растительного покрова значительных по площади участков Черных земель Калмыкии.

В районе наших работ до 1995 г. пожары практически не отмечались, а при возникновении носили узко локальный характер. Они стали обычным явлением лишь в последнее десятилетие. В 100 км восточнее района исследований в заповеднике “Черные земли” пожары также начали регистрироваться лишь после 1995 г. [44].

После пожара ландшафт полупустыни представляет голую обугленную землю, полностью лишенную наземной растительности. В верхних горизонтах почвы у обгоревших дерновин сохраняется подземные части растений. Постоянные и сильные ветры, типичные для этих мест, способствуют эрозии почвы и возникновению пыльных бурь. Скорость восстановления растительности на пожарищах целиком зависит от режима выпадения осадков.

Степные пожары (палы) выступают как весьма мощный трансформирующий растительность фактор, приводящий к изменению обилия отдельных видов и структуры фитоценозов. Успешность возобновления травостоя на гари зависит от биологических особенностей растений, их возраста, даты пожара и экологических условий местообитания. Травостой злаковых ассоциаций в целом возобновляется хорошо, поскольку выгорание стеблей в пределах дерновин стимулирует их кущение, а уничтожение видов-конкурентов усиливает в дальнейшем семенное возобновление [10, 32]. На полынные сообщества пожар воздействует негативно, что связано с поверхностным расположением почек возобновления у взрослых экземпляров полукустарничков. Только у молодых одно–трех-летних особей корневые шейки находятся на некоторой глубине и лучше защищены от действия огня. Именно эти экземпляры и возобновляют рост на следующий год.

Важнейшей особенностью первых этапов возобновления наземной растительной массы на пожарищах является обилие зеленых всходов растений, прежде всего дерновинных злаков (ковылей, житняка, тонконога). В последующие сезоны на всех участках наблюдений отмечено полное восстановление наземной растительности после пожара. Итоговым результатом воздействия пала стала лишь некоторая общая гомогенизация растительного покрова, проявившаяся в расширении площадей ковыльных ассоциаций и сокращении участков, занятых полыньниками. В сообществах подобной вторичной песчаной степи отмечено также некоторое возрастание роли сорно-пасквальных однолетников летне-осеннего цикла развития, что обусловлено ослаблением конкурентной роли некоторых многолетних растений полупустыни (прежде всего полкустарничков и кустарничков).

Фауна грызунов пустынь и полупустынь исторически не связана с пожарами. Когда огонь распространяется по поверхности, зверьки прячутся в норы и выживают. На популяцию, попавшую в зону бедствия, может оказывать влияние резкое нарушение привычных защитных и кормовых условий, вызванных временной гибелью наземной части растительного покрова.

Многолетний анализ общей численности фоновых видов грызунов Черных земель (полуденная и тамарисковая песчанки, общественная полевка) показал, что пожары не привели к существенному изменению видового состава грызунов, равно как и не сказались на общей численности отдельных видов в трендах многолетней динамики. Однако, в зависимости от экологических требований численность зеленоядных видов (тамарисковая песчанка, общественная полевка) на выгоревших участках сразу после пожара снизилась, а у ксерофильной и семенной полуденной песчанки – возросла.

Наблюдения показали, что при самой экстремальной ситуации полуденные и тамарисковые песчанки и даже зеленоядная общественная полевка в течение достаточно длительного времени сохраняются на пожарищах. На ключевых экспериментальных участках численность оседлого населения практически не отличалась от предыдущих сезонов, а характер использования территории (оседлость, структура и размеры индивидуальных участков) соответствовали норме. Там, где на площадках частично сохранился растительный покров, зверьки не обнаружили тенденции к концентрации. Поскольку наземная растительность на гарях полностью отсутствовала, песчанки и полевки на протяжении двух месяцев питались почти исключительно подземными частями растений и сохранившимися в почве семенами. Неблагоприятные кормовые условия, очевидно,

привели к снижению темпов размножения у обоих видов песчанок, что вызвало резкое сокращение их численности к весне следующего года. Напротив, появление зеленых всходов на пожарищах спровоцировало осеннее размножение общественных полевок и, соответственно, рост их численности в следующем сезоне. После пожара на всех выгоревших территориях не обнаружены домовые мыши.

Таким образом, полное разрушение наземной растительности после пожара в необычных условиях полупустыни влияет на население грызунов неоднозначно. Фоновые виды (полуденная и тамарисковая песчанки, общественная полевка) сохраняются на пожарищах и, видимо, за счет депонированных адаптивных возможностей выживают, используя в своем рационе дополнительные пищевые объекты. Без сомнения, в этот период проявляются и другие ранее не известные в условиях нормы экологические, физиологические и поведенческие реакции (например – особенности пищеварения, специфика защиты от пернатых хищников на голой земле и т.д.). Сейчас такими данными мы не располагаем. Скорее всего эти новые реакции, не проявляющиеся в норме, позволяют животным сохранить видоспецифичные признаки пространственной структуры даже при резком нарушении внешней среды. Можно выявить определенную инертность в реакции животных (в нашем случае – грызунов) на изменение внешней среды.

При проведении полевых работ большую и постоянную помощь нам оказывали С.И. Исаев, В.А. Кузнецов, Д.Б. Васильев, студенты и аспиранты, которых мы сердечно благодарим. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОНЗ РАН “Развитие технологий мониторинга, экосистемное моделирование и прогнозирование при изучении природных ресурсов в условиях аридного климата” (проект 3.6), программы исследований ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” и Фонда поддержки отечественной науки.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Будаишко Ф.Г., Гражданов А.К., Кусаинов Б.Н.* // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана): Сб. тез. междунар. совещ. М.: 2004. С. 19.
2. *Буваев Д.А.* // Вестн. Калм. ин-та социально-экономических и правовых исследований РАН. Элиста: 2002. С. 168.
3. *Воронов А.Г.* Геоботаника. 2-е изд. М.: Высш. школа, 1973. 384 с.
4. *Гордеева Т.К.* // Ботан. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1238.

5. Грибова С.А., Исаченко Т.И. // Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972. С. 137.
6. Громов В.С., Чабовский А.В. // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 134.
7. Доскач А.Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука, 1979. 142 с.
8. Иванов В.В. // Изв. Всесоюзн. геогр. о-ва. 1950. Т. 82. № 5. С. 541.
9. Иванов В.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. Вып. 1. С. 62.
10. Иванов В.В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 288 с.
11. Исаев С.И., Савинецкая Л.Е. // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 3. С. 358.
12. Капитонов В.И., Борисенко В.А. // Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 3. Грызуны (песчанки, полевки, алтайский цокор). Алма-Ата: Наука КазССР, 1978. С. 366.
13. Касаткин М.В., Исаев С.И., Савинецкая Л.Е. // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 5. С. 582.
14. Касаткин М.В., Неронов В.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 4. С. 92.
15. Кучерук В.В. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 5.
16. Лавренко Е.М. // Проблемы ботаники. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 530.
17. Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 169 с.
18. Левина Ф.Я. Растительность полупустыни северного Прикаспия и ее кормовое значение. М.-Л.: Наука, 1964. 336 с.
19. Линдемман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.
20. Максимова В.Ф. // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 220.
21. Мальшиева Г.С., Малаховский П.Д. // Ботан. журн. 2000. Т. 38. № 6. С. 905.
22. Неронов В.В. // Аридные экосистемы. 1997. Т. 3. Вып. 5. С. 82.
23. Неронов В.В. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 5. С. 597.
24. Неронов В.В. Динамика растительности и населения грызунов на юге Калмыкии в изменяющихся условиях среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2002. 24 с.
25. Опарин М.Л., Опарина О.С. // Поволжский экол. журн. 2003. № 2. С. 158.
26. Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. Песчанки мировой фауны. М.: Наука, 1990. 368 с.
27. Полищук И.К. // Актуальні питання збереження і відновлення степових екосистем. Асканія-Нова: 1998. С. 64.
28. Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А. // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5.
29. Работнов Т.А. // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1605.
30. Родин Л.Е. // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1673.
31. Семенова-Тян-Шанская А.М. Динамика степной растительности. М.: Наука, 1966. 172 с.
32. Тереножкин И.И. // Природа. 1936. № 9. С. 45.
33. Тишков А.А. // Вопросы степеведения. 2003. № 4. С. 9.
34. Формозов А.Н. // Зоол. журн. 1937. Т. 16. № 3. С. 407.
35. Фрисман Л.В., Краснов Б.Р. // IV съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1986. С. 107.
36. Хашиева М.Г. Сравнительный анализ потребления и переработки корма грызунами (на примере гребенщиковой песчанки, хомяка Радде, общественной полевки): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, 1993. 23 с.
37. Чабовский А.В. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, 1993. 18 с.
38. Чабовский А.В., Александров Д.Ю. // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 12. С. 1842.
39. Шилова С.А. // Биота и природная среда Калмыкии. М.-Элиста, 1995. С. 158.
40. Шилова С.А., Касаткин М.В. // Экология. 2000. № 4. С. 287.
41. Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., Щипанов Н.А., Марова И.М., Пожариский Д.В. // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 6. С. 917.
42. Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В. // Изв. РАН. Сер. биол. 2000. № 3. С. 332.
43. Шилова С.А., Чабовский А.В., Неронов В.В. // Экологические процессы в аридных биогеоценозах: Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Вып. 19. М., 2001. С. 9.
44. Эрдненов Г.И. // Экология и природная среда Калмыкии. Элиста, 2005. С. 75.
45. Abaturov B.D., Kassaye F., Kuznetsov G.V., Magomedov M.-R.D., Petelin D.A. // *Ecography*. 1995. V. 18. P. 164.
46. Abrams M.D. // *Southwestern Naturalist*. 1988. V. 33. P. 65.
47. Ecological effects of fire in south African ecosystems / Ed. by P. die Booysen, N.M. Tainton. Berlin: Springer Verlag, 1984. 423 p.
48. Fire in North American tallgrass prairies / Ed. by S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press, 1990. 238 p.
49. Frost P.G.H. // Ecological effects of fire in south African ecosystems Berlin: Springer Verlag, 1984. P. 273.
50. Neal B.R. // *Rev. zool. et bot. afr.* 1970. V. 81. № 1-2.
51. Shenbrot G.I., Krasnov B.R. // 8-th Int. sympos. on African small mammals. Paris: IRD Editions, 2001. P. 512.

## **Fires at the Current Stage of Evolution of Semi-desert in Southern Russia: the Influence on Vegetation and Rodent Populations**

**S. A. Shilova<sup>1</sup>, V. V. Neronov<sup>1</sup>, M. V. Kasatkin<sup>2</sup>, L. E. Savinetskaya<sup>1</sup>, A. V. Tchabovsky<sup>1</sup>**

*<sup>1</sup>Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow, Russia*

*<sup>2</sup>Timiryazev State Biological Museum, Moscow, Russia*

The effects of fires on the dynamics of vegetation and populations of rodents were studied in southern Kalmykia (Chernye Zemli) in 1995–2005. The increase in the annual production of the aboveground phytomass in the plant communities at the stage of the secondary sandy steppe (with *Stipa* dominant) was revealed to become a reason for the widespread fires that were not usual for natural ecosystems of the semi-desert. The rate of the restoration of vegetation after fires is related to precipitation. Fires did not affect the general abundance of the key species, *Meriones meridianus*, *M. tamariscinus*, and *Microtus socialis*. During two months after the fire, the number of these species was the same. The number of xerophilous *Meriones meridianus* increased in burnt areas. After the fires, the rate of breeding in *Meriones meridianus* and *M. tamariscinus* decreased, but the reproductive output of social vole increased as green shoots appeared in its food. The species of rodents were preserved on burnt areas due to their adaptive capabilities and use of additional food sources. The number and structure of rodents' settlements was restored in a year after fires.