

Комиссия по изучению сурков
Териологического общества при Российской академии наук



ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ И БУДУЩЕЕ СУРКОВ ЕВРАЗИИ

Сборник научных трудов

Москва
АБФ Медиа
2015

УДК 599.322.2
ББК 28.693.36

ISBN 978-5-87484-101-0

Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии: Сборник научных трудов. – М.: АБФ Медиа. 2015. – 144 с.: ил.

Сборник составлен из статей, подготовленных авторами на основе докладов, представленных на X Международном совещании по суркам стран СНГ (Горячинск, 2010 г.). В книге публикуются материалы по различным аспектам биологии и охраны сурков Палеарктики. Рассмотрены вопросы эволюции, экологии, популяционной динамики, сохранения и восстановления популяций представителей рода *Marmota*. Обобщен опыт содержания этих животных в домашних условиях.

Издание подготовлено Комиссией по изучению сурков ТО РАН. Предназначено для широкого круга зоологов, специалистов по охране и рациональному использованию ресурсов животного мира, студентов биологических специальностей и т.п.

Редакционная коллегия: А.А. Никольский, К.И. Беловежец,
О.В. Брандлер (ответственный редактор)

Рецензенты: д.б.н., проф. А.А. Никольский (РУДН, г. Москва)
д.б.н., проф. В.И. Машкин (Вятская ГСХА, г. Киров)
к.б.н., О.В. Брандлер (ИБР РАН, г. Москва)

Издание осуществлено с оригинала, подготовленного Комиссией по изучению сурков ТО РАН. В оформлении сборника использована эмблема Комиссии (автор — В.В. Колесников). Иллюстрации к статьям представлены авторами.



**Сборник издан при финансовой поддержке
Федерального государственного унитарного предприятия
«Русский соболь»**

© Комиссия по изучению сурков ТО РАН, 2015

КОПЫТНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КАК СЕЛЕКТИВНАЯ СИЛА ПО ОТНОШЕНИЮ К СУРКАМ (*MARMOTA*)

Е.А. Карпухина, В.С. Орлова, А.А. Никольский¹

Одним из ключевых факторов экологической ниши сурков (*Marmota*) является их биотопическая приуроченность к местам выпаса копытных млекопитающих, диких или домашних. В свою очередь, выпас крупных травоядных животных, обычно имеющих высокую плотность населения, создаёт особые условия воздействия на растительный покров. Главным результатом такого воздействия оказывается особый режим вегетации видов растений, покрывающих пастбища. Копытные, образуя с сурками коадаптивный комплекс, представляют собой по отношению к ним селективную силу, или силу отбора. Ограничивая, направляя и поддерживая пищевые адаптации сурков, копытные не могут не влиять и на более отдалённые последствия таких адаптаций, в частности, на спячку, успешность или неуспешность которой напрямую зависит от того, как и чем кормятся сурки в короткий период активности перед гибернацией.

Привязанность сурков к пастбищам и их связь с копытными давно и широко известны специалистам (напр., Токарский, 1997; Машкин, 1997; Ронкин, Савченко, 2000; Савченко, 2002; Ронкин 2003; Боровик, Боровик, 2006; Никольский, Улак, 2006; Токарский и др., 2006; Савченко, Ронкин, 2006 и др.). Задача же нашей работы состоит в том, чтобы обратить внимание на множество последствий, нередко косвенных и не всегда очевидных, вызванных селективным воздействием копытных млекопитающих на сурков.

Необозримые пространства степей, с давних пор бывшие для России и Украины главным поставщиком пшеницы и многих других сельскохозяйственных продуктов, привлекали естествоиспытателей еще в конце XVIII – начале XIX веков (Pallas, 1796; Teetzmann, 1845; Corniess, 1840(?); Клаус, 1852; Gruner, 1872; Танфильев, 1898 и др.; цит. по Алехин, 1931). Исследования степей привели к появлению в русской ботанико-географической литературе ряда «степных» вопросов, основными из которых были вопрос о происхождении степей, причины безлесья степей, время формирования степных сообществ.

¹ Российский университет дружбы народов, nemorum@mail.ru; eagleson@mail.ru; bobak@list.ru

Закономерно в работах российских степеведов был поднят и вопрос о происхождении степей и о роли копытных животных в формировании этих сообществ. И.К. Пачоский (1908, 1917) впервые показал, что в устойчивом состоянии типично степные сообщества могут поддерживаться только при выпасе животных, в отсутствие же его разрастаются чуждые степям виды. Дальнейшие исследования показали, что умеренный выпас диких и домашних животных, хотя и изменяет облик степных сообществ, не только не приводит к деградации, но и способствует их стабильному и нормальному существованию (Например, Алехин, 1926, 1934; Ипатов, Кирикова, 1997; Опарин и др., 2004; Боровик, Боровик, 2006; Русин, 2006 и др.).

Одним из первых, видимо, отразил воздействие копытных на степные сообщества выдающийся русский и советский лесовод, почвовед, геоботаник и географ Г.Н. Высоцкий (1930). Ему же принадлежит термин «пасквальная (пастбищная) дигрессия» (от лат. *degressio* – движение вниз), означающий смену растительности под влиянием пастбы. В работах И.К. Пачоского и Г.Н. Высоцкого установлен ряд стадий в связи со степенью интенсивности выпаса:

- 1 – стадия отсутствия или недостаточного выпаса,
- 2 – стадия умеренного выпаса,
- 3 – стадия сильного выпаса,
- 4 – стадия чрезмерного выпаса,
- 5 – стадия выгона.

При этом для развития степной растительности наиболее благоприятной является вторая стадия, когда скот, частично разбивая копытами мертвый покров, еще не оказывает угнетающего воздействия на травостой (Алехин, 1934).

Уже в 1934 году в работе одного из крупнейших российских геоботаников В.В. Алехина (1934) названы основные направления воздействия выпаса на растительность:

“1) скот угнетает более слабые элементы, разбивает копытами дерновины ковылей и пр., уничтожая постепенно растения этого рода;

2) разбивает копытами и уничтожает мертвый покров;

3) способствует усиленному разрастанию элементов, чем-либо защищенных (колючие растения, войлочные, пахучие, с млечным соком и пр.);

4) способствует развитию однолетников и весенних эфемеров;

5) засоряет степь чуждыми элементами, заносимыми извне (сорные растения и др.);

6) утаптывает степную почву и тем самым усиливает ее сухость (повышает ее капиллярность), что вызывает появление более сухолюбивой растительности;

7) вносит значительное количество удобрений в почву;

утаптывает семена растений в почву, что способствует их лучшему возобновлению и т.д.” (Алехин, 1934, цит. по: Алехин, 1986, с. 192).

Стоит отметить, что проблемы, связанные с изучением воздействия копытных животных на степные экосистемы и в наши дни привлекают пристальное внимание исследователей (Горшкова, Лобанова, 1972; Юнусбаев, 2001; Юнусбаев и др., 2001; Опарин и др., 2004; Бажа и др., 2008 и многие другие).

«В течение очень длительного периода времени происходила сопряженная эволюция выпасающихся диких животных с другими организмами, входящими в состав соответствующих биоценозов» (Работнов, 1984, с. 275). В результате длительного воздействия выпаса диких, а впоследствии и культурных, животных сформировались устойчивые высокопродуктивные биогеоценозы, в состав которых входят устойчивые к воздействию скота растения, их консорты, плодородные почвы с достаточно хорошо выраженной дерниной (Работнов, 1984). В степных экосистемах, сформированный под воздействием выпаса растительный покров, обеспечивает существование множества животных, при этом, происходящие под воздействием копытных изменения в степных экосистемах, в первую очередь, в растительном покрове степей, как нельзя лучше соответствуют экологическим потребностям сурков.

Отдельные проявления воздействия скота на степную растительность по-разному отражаются на жизни сурков.

1. Изменение видового состава и соотношения видов (Здесь и далее названия видов растений даны по «Флоре средней полосы России» П.Ф. Маевского (2006)).

Копытные съедают и вытаптывают одни растения, изменяют конкурентоспособность других, угнетая слабые элементы травостоя и способствуя разрастанию хорошо защищенных видов (рис. 1). В результате крупное разнотравье с хрупким стеблем (рр. герань *Geranium*, василисник *Thalictrum*) выпадает; затаптываются верховые злаки

(тимофеевка луговая *Phleum pratense*, кострец безостый *Bromopsis inermis*, овсяница луговая *Festuca pratensis*); происходит отбор устойчивых к вытаптыванию низовых злаков (овсяница красная *Festuca rubra*, мятлик луговой *Poa pratensis*, полевица тонкая *Agrostis capillaris*), ползучих растений (клевер ползучий *Trifolium repens*, лапчатка гусиная *Potentilla anserina*), розеточных (одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*, представителей родов подорожник *Plantago*, манжетка *Alchemilla*); внедряются многолетние, а при нарушении дернины и однолетние сорняки (горец птичий *Polygonum aviculare* s.l., виды мари *Chenopodium* и лебеды *Atriplex*); может увеличиться обилие весенних луковичных эфемероидов; разрастаются полыни, колючие и сильно опушенные растения (вероника седая *Veronica incana*, тимьян ползучий *Thymus serpyllum*, крапива двудомная *Urtica dioica*). Вместо осок и злаков с жесткими побегами, сурки получают возможность питаться клеверами и другими бобовыми, однолетними сорными видами, весной – эфемероидами. При изучении особенностей кормового поведения степного сурка (Абеленцев, 1971; Машкин, 1997; Токарский, 1997; Ронкин, 2003 и др.) было показано, что на измененных копытными участках степей появляется набор видов растений, полнее соответствующий пищевой специализации сурков. При этом к хорошо поедаемым сурками растениям относятся многие виды из так называемой рудеральной группы – латук дикий, или компасный, *Lactuca serriola*, горец птичий *Polygonum aviculare*, виды залежей и поздних этапов пастбищной дигрессии – цикорий обыкновенный *Cichorium intybus*, клевер ползучий *Trifolium repens*, одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* и устойчивые к выпасу – василек луговой *Centaurea jacea* и клевер луговой *Trifolium pratense*.

2. Изменение биотопа. Под влиянием выпаса почва уплотняется, полностью или практически полностью исчезает мертвый покров, травяной покров становится более разреженным, увеличивается доступ солнечных лучей к поверхности почвы, меняется гидротермический режим (снижается влажность приземного слоя воздуха, улучшается прогрев почвы в дневные часы и испарение с ее поверхности) и, как следствие, происходит ксерофитизация растительности. Низкорослые (ползучие, некоторые розеточные) растения получают больше света (Работнов, 1984).

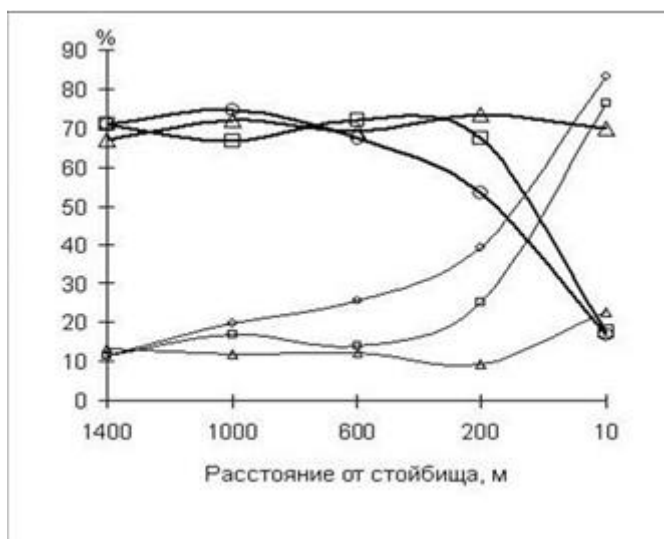


Рис. 1. Изменение доли естественных степных (жирная линия) и сорных (тонкая линия) растений при выпасе разных видов скота (по Юнусбаеву, 2001): о - выпас овец; к - выпас КРС; л - выпас лошадей.

За счет уничтожения мертвого покрова и лучшего прогрева почвы вегетация большинства видов начинается раньше, увеличивая доступность корма весной. Уменьшение высоты и густоты растительного покрова улучшает обзор и облегчает передвижение сурков (Готкарский, 1997).

3. Увеличение продолжительности активной вегетации. На пастбищах для растений характерен более длительный период вегетации: весенние фазы начинаются раньше и протекают быстрее вследствие полного отсутствия или уменьшения толщины мертвого покрова.

Выпас поддерживает растения в состоянии вегетации до осени (Машкин, 1997), особенно при многократном стравливании (Работнов, 1984).

Копытные животные и другие фитофаги, скусывают надземные части растений. Степные растения, постоянно испытывающие по-

следствия стравливания животными, способны к отрастанию (т.е. обладают отавностью). Недетерминированный рост и модульное строение растений позволяют им в благоприятных условиях образовывать новые вегетативные органы вместо съеденных. После стравливания у растений продолжается рост поврежденных побегов и образуются новые побеги из почек (Березина, Афанасьева, 2009). Устойчивые к воздействию копытных виды растений после уничтожения животными части побегов формируют новые побеги с высоким содержанием сахаров и азотистых соединений. В процессе роста в растении активно увеличивается содержание воды, сухого вещества, синтезируются вещества клеточной стенки, белки, липиды. Характерно преобладание небелковых соединений азота (свободных аминокислот, нуклеотидов, нуклеозидов) и общее высокое содержание сахаров, даже выше, чем в меристематических клетках (Кузнецов, Дмитриева, 2005).

Молодые более нежные побеги сурки поедают охотнее, так как по мере старения растения грубеют, в них увеличивается содержание клетчатки, лигнина, резко снижается количество белка и других питательных веществ и витаминов (Работнов, 1984). Так, например, по данным У.Б. Юсунбаева (2001) содержание протеина в степных злаках до колошения в 1,5-2 раза выше, чем во время цветения.

Таким образом, на пастбищах сурки не только могут легко добыть зеленый корм в течение более длительного времени, чем на невыпасаемых участках, но и получают корм, богатый сахарами и азотистыми соединениями, вследствие отрастания новых побегов в течение всего вегетационного сезона.

При этом сурки, поедая молодые побеги, содержащие вышеуказанный набор питательных веществ, накапливают в организме в процессе активного периода гликоген, белки и жирные кислоты. Важную роль в подготовке сурков к спячке играет накопление в организме бурого жира, в котором преобладают ненасыщенные жирные кислоты (линолевая, линоленовая, олеиновая) (Калабухов, 1985). Такой жир у сурков составляет до 36% массы тела.

В процессе спячки, по-видимому, через цепочку метаболических превращений гликогена в глюкозу, активируются белки-промоторы инсулина, способствующие проникновению глюкозы через мембрану клетки. Глюкоза внутри клетки превращается в пировиноградную кислоту, которая впоследствии способствует выработке АТФ и

образованию метаболической воды. Жирные кислоты в процессе β -окисления тоже вносят свой вклад в образование метаболической воды. Таким образом, сурки в течение длительного периода спячки за счёт активации ферментов гликогенолиза, гликолиза, цикла трикарбоновых кислот в сочетании с дыхательной активностью митохондрий имеют возможность непрерывно возобновлять энергию посредством АТФ. Известно, что аденозинтрифосфорная кислота является аккумулятором и переносчиком энергии в организме.

4. Увеличение гетерогенности степных сообществ. Выпас усиливает пространственную и временную гетерогенность степных экосистем: чередуются участки не тронутые, или почти не тронутые животными с участками, где растительность сбита до стадии спорыша или до голой земли (Алехин, 1926, 1934; Ронкин, Савченко, 2006). Для таких участков характерен разный набор видов и разное время начала вегетации одних и тех же видов. В результате в разные периоды вегетационного сезона и в разные годы то одни, то другие участки оказываются оптимальными для питания сурков.

Так, например, на невыпасаемых и малонарушенных степных участках, вследствие накопления неразложившихся растительных остатков, прогрев почвы происходит медленнее, и ранней весной практически нет доступного корма (Токарский, 1997). Напротив, на участках с умеренным выпасом могут разрастаться ранневесенние эфемерониды. На Украине ранней весной сурки охотно едят гусиный лук (*Gagea lutea*), луковичный мятлик (*Poa bulbosa*), тюльпаны (род *Tulipa*) и другие эфемерониды (Абеленцев, 1971).

5. Обеспечение семенного и/или вегетативного размножения растений. Копытные втаптывают в почву семена одних растений, способствуя их лучшему прорастанию, прижимают к почве надземные побеги других, способствуя их укоренению (Работнов, 1984). Известно, что выпас может способствовать вегетативному размножению видов, в нормальных условиях размножающихся только семенным путем (Работнов, 1984).

В процессе выпаса в почву вносится значительное количество удобрений - богатого азотом и легко минерализуемого материала, который повышает активность микрофлоры и мезофауны, что препятствует накоплению в почве недоразложившихся остатков. В некоторых случаях отложение экскрементов может способствовать развитию неоднородностей в растительном покрове (Работнов, 1984).

6. Вероятность существования сложных коадаптивных связей на уровне сообщества. Травоядные животные, как правило, не способны переваривать целлюлозу самостоятельно. Поэтому для каждого вида травоядных млекопитающих характерны симбионты — простейшие и бактерии, облегчающие процесс усвоения растительной клетчатки. Возможно, для копытных и сурков характерен сходный набор симбиотических видов, и при кормлении сурков на пастбище происходит «заражение» необходимым набором симбионтов.

Стоит также добавить, что и сами сурки, находясь под воздействием выпаса копытных, играли в прошлом и продолжают играть и сейчас заметную роль в степных экосистемах: разрыхляя почву и вынося наверх нижние почвенные горизонты, они значительно обогащают почву известью. Меняется микрорельеф. Свежие сурчины обычно покрываются сорными растениями, а недействующие постепенно зарастают типичными видами степных растений. При этом на старых сурчинах предпочитают поселяться виды-кальцифилы и ксерофиты (Алехин, 1934).

Всё сказанное выше подтверждает, что сурки продолжают оставаться идеальным модельным объектом для исследования сложнейших процессов, протекающих как в естественных экосистемах, так и в сообществах, нарушенных вмешательством человека.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абеленцев В.П.*, 1971. Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов. — М.: Изд. МГУ. Вып. 5. С. 217–233.
- Алехин В.В.*, 1926. Растительность Курской губернии // Тр. Курского Губернского планового Сопещания. Курск. 122 с.
- Алехин В.В.*, 1931. Русские степи и методы исследования их растительного покрова // Бюл. МОИП, отд. биол., Т. 40, Вып. 3-4. С. 285-374.
- Алехин В.В.*, 1934. Центральнoчерноземные степи. Воронеж. 96 с.
- Алехин В.В.*, 1986. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М.: Изд-во Моск. Ун-та. 216 с.
- Бажа С.Н., Гунин П.Д., Данжалова Е.В., Казанцева Т.П.*, 2008. Диагностические показатели пастбищной дигрессии степных раститель-

- ных сообществ монгольской биогеографической провинции Палеарктики // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 251-263.
- Боровик Е.Н., 2006. Динамика численности сурка (*Marmota bobac* Muller, 1776) на территории заповедника «Стрельцовская степь» // Фауна в антропогенному середовищі. Праці Теріологічної школи. Випуск 8. Під ред. І. Загороднюка. Луганськ: С. 212–216.
- Боровик А. П., Боровик Е.Н., 2006. Проблема режима сохранения степи в заповедниках: пример Стрельцовской степи // Степной бюллетень. № 20. С. 29-33.
- Березина Н.А., Афанасьева Н.Б., 2009. Экология растений: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: Издательский центр «Академия». 400 с.
- Высоцкий Г.Н., 1930. Этюды по гидрологическим основам почвоведения // Почвоведение, № 4.
- Горшкова А.А., Лобанова И.Н., 1972. Изменение экологии и структуры степных сообществ Забайкалья под влиянием пастбищного режима // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. № 34. С. 38 – 43.
- Ипатов В.С., Кирикова А.С., 1997. Фитоценология. СПбГУ. 315 с.
- Калабухов Н.П., 1985. Спячка млекопитающих. М.: Наука. 264 с.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А., 2005. Физиология растений. М.: Высшая школа. 736 с.
- Маевский П.Ф., 2006. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 600 с.
- Маишкин В.П., 1997. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. Киров: Кировская обл. типография. 160 с.
- Никольский А.А., Улак А., 2006. Ключевые факторы экологической ниши гималайского сурка *Marmota himalayana* Hodgson (1841) // Экология. № 1. С. 50-56.
- Опарин М.А., Опарина О.С., Цветкова А.А., 2004. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволж. экол. журн. № 2. С. 183–199.

- Пачоский И.К., 1908. Причерноморские степи. Ботанико-географический очерк // Зап. Император. о-ва сельск. хоз-ва Южной России. Одесса. 42 с.
- Пачоский И.К., 1917. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон. 366 с.
- Работнов Т.А., 1984. Луговоедение. Учебник. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. Ун-та. 319 с.
- Работнов Т.А., 1992. Фитоценология: Учеб. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ. 352 с.
- Ронкин В.И., 2003. Особенности питания степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) на северо-востоке Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 24 с.
- Ронкин В.И., Савченко Г.А., 2000. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол.журн. Т. 79. № 10. С. 1229–1234.
- Русин М., 2006. О некоторых особенностях резерватогенных сукцесий в степных заповедниках (на примере териофауны) // Фауна в антропогенному середовищі. Праці Теріологічної школи. Випуск 8. Під ред. І. Загороднюка. Луганськ. С. 234—239.
- Савченко Г.А., 2002. Использование территории степным сурком (*Marmota bobak* Müll.) на северо-востоке Украины: Автореф. дис ... канд. биол. наук. М.: 24 с.
- Савченко Г.А., Ронкин В.И., 2006. Роль исходной и привнесенной неоднородности в формировании комплексности степных экосистем северо-востока Украины // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна. № 729. С. 185–192.
- Токарский В.А., Ронкин В.И., Савченко Г.А., 2008. Сельскохозяйственная деятельность человека как ключевой фактор колебания численности европейского подвида степного сурка // Бюл. МОИП. Т. 113. № 1. С. 48-53.
- Токарский В.А., 1997. Байбак и другие виды рода Сурки. Харьков: Изд-во Харьковского териол. об-ва. 304 с.
- Юнусбаев У.Б., 2001. Оптимизация нагрузки на естественные степные

КОПЫТНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ КАК СЕЛЕКТИВНАЯ СИЛА ПО ОТНОШЕНИЮ К СУРКАМ UNGULATE ANIMALS AS SELECTIVE FORCE FOR MARMOTS

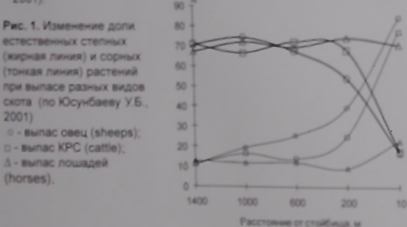
Attachment of marmots to grazing places of ungulate animals has been discussed in literature many times (Tokarskii, 1997; Mashkin, 1997; Ronkin, Savchenko, 2000; Savchenko, 2002; Savchenko, Ronkin, 2006). We consider grazing to be a selective force, influencing the life of marmots. There are at least 6 reasons to think so:

1. Grazing changes flora and species correlation in plant communities. New structure of flora better corresponds to food specialization of marmot.
2. Changes in environment connected with grazing (increasing soil density, disappearance of litter layer, xerophytism of vegetation, early beginning of vegetation, decreasing of plant height) give some advantages to marmots.
3. Grazing prolongs the period of steppe plants growth and development. Young shoots contain more nutrition (proteins, etc.). Eating young parts of plants gives marmots an opportunity to create nutrition stock and use metabolic water.
4. Grazing increases the spatial and temporal heterogeneity of steppe ecosystems. In different periods different steppe plots should be optimal for marmots.
5. Grazing gives some plant species better possibilities to seed and/or vegetative reproduction and also fertilizes the soil.
6. There is a possibility that marmots and ungulate animals have the same species of symbiotic microorganisms in digestive system and marmots became infected with symbionts on pasture.

Привязанность сурков к местам выпаса копытных млекопитающих обсуждалась в литературе неоднократно (напр., Токарский, 1997; Машкин, 1997; Ронкин, Савченко, 2000; Савченко, 2002; Ронкин, 2003; Токарский, Ронкин, Савченко, 2006; Савченко, Ронкин, 2006). Мы рассматриваем выпас копытных как селективную силу, оказывающую влияние на жизнь сурков.

1. Изменение видового состава и соотношения видов. Копытные съедают и вытравливают одни растения, изменяют конкурентоспособность других, угнетая слабые элементы травостой и способствуя разрастанию хорошо защищенных видов (рис. 1). В результате крупное разнотравье с крупным стеблем (pp. *Geranium*, *Thalictrum*) выпадает, затравливаются верховые злаки (*Phleum pratense*, *Bromopsis inermis*, *Festuca pratensis*), происходит отбор устойчивых к выпасу низовых злаков (*Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Agrostis helvis*), ползучих растений (*Trifolium repens*, *Potentilla anserina*), розеточных (*Taraxacum officinale*, pp. *Plantago*, *Alchemilla*); внедряются многолетние, а при нарушении дернины и однолетние сорняки (*Polygonum aviculare* s.l., pp. *Chenopodium*, *Atriplex*); может увеличиться обилие весенних луковичных эфемероидов; разрастаются полины, колонии и сильно опущенные растения (*Veronica incana*, *Thymus serpyllum*, *Urtica dioica*). Вместо осок и злаков с жесткими побегами, сурки получают возможность питаться клеверами и другими бобовыми, однолетними сорными видами, весной – эфемероидами. На измененных копытными участках степей

Fig. 1. Changes in portion of steppe plant species (bold line) and weeds (thin line) in conditions of different ungulate animals grazing (Jusuibaeva, 2001).



2. Изменение биотопов. Под влиянием выпаса почва уплотняется, полностью или практически полностью исчезает мертвый покров, травяной покров становится более разреженным, увеличивается доступ солнечных лучей к поверхности почвы, меняется гидротермический режим и как следствие происходит ксерофитизация растительности. За счет уничтожения мертвого покрова и лучшего прогрева почвы вегетация большинства видов начинается раньше, увеличивая доступность корма весной. Уменьшение высоты и густоты растительного покрова улучшает обзор и облегчает передвижение сурков.



Рис. 2. Поселение гималайского сурка на пастбище яков. Непал.
Fig. 2. Settlement of Himalayan marmot within yak pasture. Nepal.

3. Увеличение продолжительности активной вегетации. Растения, постоянно испытывающие последствия нападения животных, способны к регенерации. Недетерминированный рост и модульное строение растений позволяют им в благоприятных условиях образовывать новые вегетативные органы вместо съеденных. После срастания у растений продолжается рост поврежденных побегов и образуются новые побеги из почек (Березина, Афанасьева, 2009). Устойчивые к воздействию копытных виды растений после срастания формируют новые побеги с высоким содержанием сахаров и азотистых соединений. Молодые побеги сурки поедают охотнее, так как по мере старения растения грубеют, в них увеличивается содержание клетчатки, лигнина, резко снижается количество белка и других питательных веществ и витаминов. Так, например, по данным У.Б. Юсуббаева (2001) содержание протеина в степных злаках до поселения в 1,5-2 раза выше, чем во время цветения. При этом сурки, поедая молодые побеги, содержащие вышеуказанный набор питательных веществ, накапливают в организме в процессе активного периода гликоген, белки и жирные кислоты. В процессе сна, по-видимому, через цепочку метаболических превращений гликогена в глюкозу, активируются белки-протомоторы инсулина, способствующие проникновению глюкозы через мембрану клетки. Глюкоза внутри клетки превращается в пируватогранульную кислоту, которая впоследствии способствует выработке АТФ и образованию метаболической воды. Жирные кислоты в процессе β-окисления тоже вносят свой вклад в образование метаболической воды. Таким образом, сурки в течение длительного периода сна за счет активации ферментов гликолиза, гликолиза, цикла трикарбоновых кислот в сочетании с дыхательной активностью митохондрий имеют возможность непрерывно возобновлять энергию посредством АТФ. Известно, что аденозинтрифосфорная кислота является аккумулятором и переносчиком энергии в организме.

4. Увеличение гетерогенности степных сообществ. Выпас усиливает пространственную и временную гетерогенность степных экосистем: чередуются участки не тронутые, или почти не тронутые животными с участками, где растительность сбита до стадии спорыша или до голой земли (Алехин, 1934; Ронкин, Савченко, 2006). Для таких участков характерен разный набор видов и разное время начала вегетации одних и тех же видов. В результате в разные периоды вегетационного сезона и разные годы то одни, то другие участки оказываются оптимальными для питания сурков.

Карпухина Е.А., Орлова В.С., Никольский А.А.

Karpukhina E.A., Orlova V.S., Nikol'skii A.A.

Российский университет дружбы народов

Russian Peoples' Friendship University

nemorum@mail.ru, eagleson@mail.ru, bobak@list.ru



Рис. 3. Гетерогенность местообитаний степного сурка. Украина, Харьковская область, Великобурлукский р-он.
Fig. 3. Heterogeneity of sites, inhabited by steppe marmot. Ukraine, Kharkov region, Velikoburlyukskiy district.

5. Обеспечение семенного и/или вегетативного размножения растений. Копытные втаптывают в почву семена одних растений, способствуя их лучшему прорастанию, прижимают к почве надземные побеги других, способствуя их укоренению (Работнов, 1984). Известно, что выпас может способствовать вегетативному размножению видов, в нормальных условиях размножающихся только семенным путем (Работнов, 1984). В процессе выпаса в почву вносятся значительное количество удобрений – богатое азотом и легко минерализуемого материала, который повышает активность микрофлоры и мезофауны, что препятствует накоплению в почве недоразложившихся остатков. В некоторых случаях отложение экскрементов может способствовать развитию неоднородностей в растительном покрове (Работнов, 1984).



Рис. 4. Гималайский сурок на пастбище. Непал.
(фотография Антона Никольского)

Fig. 4. Marmota himalayana in the pasture. Nepal.



Рис. 5. Побеги осоки, обкусанные сурком.
Fig. 5. Shoots of sedges, partly eaten by a marmot.

6. Вероятность существования сложных коадaptивных связей на уровне сообщества. Травоядные животные, как правило, не способны переваривать целлюлозу самостоятельно. Поэтому для каждого вида травоядных млекопитающих характерны симбионты – простейшие и бактерии, облегчающие процесс усвоения растительной клетчатки. Возможно, для копытных и сурков характерен сходный набор симбиотических видов, и при кормлении сурков на пастбище происходит «заражение» необходимым набором симбионтов.



Рис. 6. Поселение степного сурка. Украина, Харьковская область, Великобурлукский р-он.
Fig. 6. Settlement of Marmota bobak. Ukraine, Kharkov region, Velikoburlyukskiy district.

Всё сказанное выше подтверждает, что сурки продолжают оставаться идеальным модельным объектом для исследования сложнейших процессов, протекающих как в естественных экосистемах, так и в ценозах, нарушенных вмешательством человека.



Рис. 7. Выпас яков на поселении гималайского сурка. Непал.
Fig. 7. Yak pasture within the settlement of Marmota himalayana