

Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2021. Т. 126. № 4. С. 22–36.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). Москва: Наука, 1976. 217 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Ya., Karimova O.A. Morphological variability of a rare species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and adjacent territories // International Journal of Plant Biology. 2023. Vol. 14. № 3. P. 755–769.

УДК 574:3

Мухачева С. В., Безель В. С., Изварин Е. П.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ПОТРЕБЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ НА ФОНОВЫХ И АНТРОПОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Для трех модельных видов (рыжая полевка, обыкновенная и средняя бурозубка), принадлежащих к разным трофическим уровням, оценивали суточное потребление энергии одной особью из контрастных по уровню загрязнения территорий в окрестностях медеплавильного завода.

Ключевые слова: рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, средняя бурозубка, суточное потребление энергии

Mukhacheva S. V., Bezel V. S., Izvarin E. P.
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia

ENERGY CONSUMPTION BY SMALL MAMMALS IN BACKGROUND AND ENVIRONMENTAL POLLUTED AREAS

For three model species (bank vole, common shrew, Laxmann's shrew) belonging to different trophic levels, the daily energy consumption in food was assessed by individuals inhabiting in the vicinity of a large copper smelter in the areas with contrasting levels of pollution.

Key words: bank vole, common shrew, Laxmann's shrew, daily energy consumptions.

Сбалансированность энергетического обмена – один из важнейших факторов устойчивости природных экосистем. По мере увеличения их

структурно-функциональной сложности растет энергетическая стоимость гомеостаза экосистем. С другой стороны, снижение биоразнообразия и продуктивности экосистем в результате антропогенного воздействия приводит к уменьшению потока энергии. Поэтому данные о количестве энергии, потребляемой животными разных трофических групп важны для оценки их вклада в формирование потоков вещества и энергии в природных и антропогенно нарушенных экосистемах.

Энергетические потребности разных видов мелких млекопитающих (ММ) традиционно изучают в лабораторном эксперименте путем прямого определения (Кулюкина, 1975; Нуриманова и др., 2009; Gębczyński, 1965; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969), реже прибегают к непрямым оценкам (Poppitt et al., 1993). Для ММ из природных популяций обычно ограничиваются регистрацией состава и встречаемости отдельных кормов (без учета массы и калорийности) в содержимом желудочно-кишечного тракта (Ивантер, Макаров, 2001; Hanski, 1984; Hansson, 1985).

В реальности рацион каждого вида ММ имеет сложный состав, а соотношение компонентов зависит от физиологического состояния и возраста особей, сезона, качества среды, погодных условий. Между тем, в любых условиях устойчивость популяций определяется возможностью особей обеспечить необходимые энергетические потребности. Особенно важно реализовать это в условиях антропогенной деградации среды, поскольку кардинальные изменения затрагивают не только защитные свойства местообитаний, но и кормовую базу.

В ходе многолетних (с 1990 г.) исследований лесных биоценозов, расположенных в зоне действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), установлено, что в результате хронического (с 1940 г.) воздействия промышленного загрязнения отдельные компоненты биоты (почва, растительность, население беспозвоночных, птиц, ММ) претерпевают существенные изменения (Воробейчик и др., 1994). Показано, что вблизи СУМЗ кормовая база для ММ – грызунов и мелких насекомоядных – существенно обеднена (Мухачева, 2021, 2022; Мухачева, Безель, 2023).

Предполагали, что для обеспечения устойчивого существования популяций ММ разных трофических групп в условиях промышленного загрязнения животным потребуется увеличить объем потребляемой пищи, либо повысить калорийность рационов за счет селективного выбора корма.

В работе использованы материалы, полученные в 1990-2000 гг. в ходе изучения населения ММ в двух контрастных зонах: импактной (1-3 км от завода) и фоновой (20-30 км). Животных отлавливали ежегодно в течение бесснежного сезона линиями ловушек-плашек (25 шт. через 5-7 м друг от друга, экспозиция 3-5 суток с однократной ежедневной проверкой) одновременно на всех участках. Характеристика источника загрязнения, участков исследования и схемы отловов опубликованы (Мухачева, 2021).

Для сравнения выбраны ММ двух трофических уровней – консументы 1-го (фитофаги) и 2-го (зоофаги) порядков. Первый представлен рыжей полевкой

(*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – типичным для лесов бореальной зоны видом, который в период исследования доминировал на обоих участках. Второй включал два вида бурозубок – среднюю (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) и обыкновенную (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), которые различались размерами тела и объемом потребляемого корма. У добытых особей определяли вид, пол, возраст, репродуктивный статус. В анализируемую выборку были включены только прибылые особи.

При камеральной обработке у зверьков отбирали образцы содержимого желудка, которые высушивали на предметных стеклах до воздушно-сухого состояния при температуре 75 °С. Затем образцы помещали в пластиковые пакеты и хранили до аналитических работ. Калорийность рационов (содержимого желудков) *C. glareolus* ($n = 16$), *S. araneus* ($n = 6$) и *S. caecutiens* ($n = 4$) определяли методом дифференциальной сканирующей калориметрии и термогравиметрии. Измерения проводили на приборе синхронного термического анализа STA 449 F3 Jupiter (NETZSCH). Суточное потребление корма (г, сухой массы, далее DW) особями *C. glareolus* оценивали по методике Г. В. Кузнецова и А. П. Михайлина (1985), для бурозубок расчеты выполнены на основе литературных сведений о количестве корма, поедаемого разными видами (Hanski, 1984; Wołk, 1969), и данных о массе тела экспериментальных особей. Оценки выполнены для 894 особей ММ, в том числе *C. glareolus* – 694, *S. araneus* – 144, *S. caecutiens* – 56. Показатель суточной калорийности рациона был рассчитан как произведение величины суточного потребления корма и энергетической ценности единицы корма.

Для рассмотренных параметров были рассчитаны описательные статистики (среднее арифметическое, ошибка среднего, минимальное и максимальное значения), либо интервальные оценки. Анализ первичных данных по калорийности корма выполнен в программе NETZSCH Proteus v.5.0.1., значимость различий выборок определяли по критерию Манна-Уитни. Для выявления различий других показателей использовали ANOVA (значения предварительно логарифмировали). В статистических тестах значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты

Суточное потребление корма модельными видами зависело от видовой принадлежности, массы тела зверьков и уровня загрязнения территории ($p < 0,001$). В ряду *C. glareolus* > *S. araneus* > *S. caecutiens* количество потребленного корма (в расчете на 1 особь) закономерно снижалось при увеличении нагрузки и уменьшении массы тела особей модельных видов (табл. 1). Согласно нашим расчетам особь *C. glareolus* на 1 г массы тела использовала в пищу 0,15 г (DW) смешанного корма, т. е. зверек массой 20 г потреблял в сутки около 3 г корма (DW). Полученные данные хорошо согласуются с результатами других авторов (Кулюкина, 1975; Drożdż, 1968; Peacock, Speakman, 2001), оцененных иными методами (0,10-0,23 г).

Прямые данные о количестве корма, поедаемом за сутки землеройками р. *Sorex* в природных условиях, в литературе отсутствуют, а результаты

лабораторных экспериментов сильно варьируют. В пересчете на 1 г массы тела зверьки потребляют в сутки от 0,20-0,30 г до 0,40-0,72 г корма (DW) (Hanski, 1984; Gębczyński, 1965; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969). По нашим оценкам на 1 г массы тела бурозубки потребляли в среднем около 0,35 г корма, что в 2 раза выше аналогичных значений для *C. glareolus*.

Таблица 1

Калорийность рационов (ккал/г) и суточное потребление корма (г сухой массы) и энергии (ккал) прибылыми особями ММ из окрестностей СУМЗ и с фоновых территорий

Участок	Выборка	Масса тела, г	Калорийность корма, ккал/г	Суточное потребление (в расчете на особь)	
				корма, г	энергии, ккал
<i>Clethrionomys glareolus</i>					
Фоновый	489	19,04±0,17 (10,00–36,20)	3,19±0,19	2,94±0,01 (2,22–4,32)	7,08÷13,78
Импактный	205	18,12±0,27 (8,60–28,40)	3,43±0,13	2,87±0,02 (2,11–3,69)	7,24÷12,66
<i>Sorex araneus</i>					
Фоновый	104	7,64±0,09 (5,45–10,50)	3,37±0,24	2,68±0,06 (1,90–3,68)	6,40÷12,40
Импактный	40	6,69±0,10 (5,50–7,80)	3,13±0,24	2,34±0,06 (1,93–3,36)	6,04÷10,51
<i>Sorex caecutiens</i>					
Фоновый	16	3,94±0,12 (3,10–4,60)	3,06±0,15	1,38±0,04 (1,09–1,61)	3,34÷4,92
Импактный	40	3,70±0,12 (3,15–5,50)	3,33±0,24	1,30±0,03 (1,10–1,92)	4,33÷6,39

Примечание: приведены среднее арифметическое значение и ошибка среднего, в круглых скобках – минимальные и максимальные значения.

Калорийность пищевых комков *S. araneus* и *S. caecutiens*, определенная инструментально, не зависела от уровня загрязнения территории и видовой принадлежности особей ($p > 0,05$). Вероятно, это обусловлено сходством кормовых спектров (особенно около завода) и ярусами кормодобывания (Ивантер, Макаров, 2001; Мухачева, 2022). Это позволило объединить в единую выборку данные, полученные для обоих видов бурозубок. Расчетная калорийность единицы корма в этой группе составила $3,3 \pm 0,1$ ккал и оказалась сопоставимой с таковой у *C. glareolus* ($3,4 \pm 0,1$ ккал).

Наши оценки потребления энергии с кормом животными модельных видов показали, что сутки в организм *S. araneus* поступало в два раза больше энергии, чем у *S. caecutiens* (табл. 1). При этом в пересчете на 1 г массы тела отличий не обнаружено (1,1-1,4 ккал на 1 г массы тела для обоих видов). Эти оценки близки к литературным сведениям для *S. minutus* и *S. araneus* (Gębczyński, 1965; Grodzinski, 1971; Hanski, 1984; Poppitt et al., 1993; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969): в зависимости от функционального состояния животных и сезона

исследований суточное потребление энергии с кормом варьировало от 8,3 до 22,5 ккал на особь (соответственно 1,4 и 1,1 ккал на 1 г массы тела). Суточное потребление энергии с пищей у особей *C. glareolus* не зависело от уровня загрязнения и варьировало в диапазоне от 7,1 до 13,8 ккал на особь ($0,52 \pm 0,06$ ккал/г массы тела). Эти результаты также хорошо согласуются с литературными данными (Кулюкина, 1975; Peacock, Speakman, 2001): особь *C. glareolus*, не принимающая активного участия в размножении, потребляла с кормом 10-19 ккал. Сопоставление ежедневного поступления энергии с кормом у животных модельных видов показало, что у грызунов его относительное (в расчете на единицу массы тела) значение существенно ниже (в 2-3 раза), чем у мелких насекомоядных ($p < 0,001$).

Обсуждение

Вероятные адаптации ММ к промышленному загрязнению среды предполагают участие в этих процессах популяционных механизмов. Поддержание необходимого энергетического баланса зависит не только от таксономической принадлежности и эколого-физиологической специфики особей, но и от качества местообитаний, в том числе, кормовой базы (обилия, разнообразия и доступности корма).

Исходно в сравниваемых зонах был представлен один тип леса – ельник-пихтарник липняковый. В результате хронического воздействия загрязнения в импактной зоне изменился видовой состав, структура и обилие растительного покрова. Травяно-кустарничковый ярус занимал < 10-15% площади, характеризовался сниженным видовым разнообразием и упрощенной структурой и представлен, главным образом, злаками и хвощом. Около 20-30% территории покрыто моховым покровом, от 30 до 50% – толстым слоем опада и почти лишено растительности. Таким образом, вблизи завода кормовая база фитофагов существенно обеднена и ограничена по сравнению с фоновой зоной.

Кардинальные изменения отмечены также в численности и составе беспозвоночных – основных кормовых объектов мелких насекомоядных (Мухачева, 2022). В импактной зоне одни группы (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *Arachnidae*, *Diptera*) резко уменьшили численность, другие (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*, *Diplopoda*, *Mollusca*) – полностью исчезли. Кроме того, вблизи завода почвенные беспозвоночные активно перемещались в подстилку – здесь сосредоточено до 50-80% от общей численности против 10-30% на фоновых участках. Таким образом, вблизи завода рационы бурозубок отличаются меньшим разнообразием и большим сходством, чем в фоновой зоне.

Ожидали, что в условиях жесткого лимита кормовых ресурсов у ММ, населяющих импактные территории, смена рационов отразится на объемах и/или энергетической ценности потребляемой пищи. Поскольку мелкие насекомоядные по сравнению с грызунами отличаются более интенсивным метаболизмом, то для обеспечения нормальной жизнедеятельности им требуется больше корма. По нашим оценкам относительная (в пересчете на единицу массы тела) масса корма, съеденного бурозубками за сутки, в 2-3 раза превышает аналогичные показатели для полевок. Однако, в пределах одной

трофической группы потребление корма животными с контрастных территорий не различалось.

Поскольку спектр кормовых объектов у особей разных трофических групп сильно отличается, то и калорийность рационов должна быть неодинаковой. Традиционно наименее калорийной среди ММ считается пища типичных зеленоядов. В рационе грызунов со смешанным рационом доля высококалорийных компонентов в отдельные периоды достигает 30-50%. Энергетическая ценность пищи насекомоядных сильно варьирует в зависимости от содержания протеинов липидов и жидкости. Заметим, что калорийность протеина, составляющего значительную часть рациона бурозубок, сопоставима с углеводами, преобладающими в рационе фитофагов. Например, энергетическая ценность единицы корма (ккал/г массы тела) у зеленоядных серых полевок (*p. Microtus*) варьировала в диапазоне от 0,53 до 0,58 (Кулюкина, 1975; Drożdż, 1968), у лесных полевок (*p. Clethrionomys*) со смешанным типом питания – от 0,53 до 0,70 (Кулюкина, 1975; Hansson, 1985; Peacock, Speakman, 2001), у плотоядных бурозубок (*p. Sorex*) – от 0,94 до 1,49 ккал/г массы тела (Gębczyński, 1965; Grodzinski, 1971; Hanski, 1984; Poppitt et al., 1993; Wolk, 1969). Согласно нашим расчетам калорийность рациона модельных видов оказалась сопоставимой несмотря на особенности питания (табл. 1), а значения укладывались в диапазоны, приводимые другими авторами.

Таким образом, наши предположения об изменении калорийности рационов и объема потребления пищи модельными видами в условиях лимита кормовой базы на загрязненных территориях подтвердились частично. Энергетическая ценность единицы корма у насекомоядных и грызунов была сопоставимой и не зависела от уровня загрязнения. В то же время потребление корма (в расчете на 1 особь) при увеличении нагрузки и уменьшении массы тела особей закономерно снижалось в ряду *C. glareolus* > *S. araneus* > *S. caecutiens*.

ПРИМЕЧАНИЯ

Воробейчик Е. Л. Садыков О. Ф., Фарафонов М. Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.

Кузнецов Г. В., Михайлин А. И. Особенности питания и динамика численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 134–142.

Кулюкина Н.М. Потребление кормов мышами и полевками. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1975. 14 с.

Мухачева С. В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76.

Мухачева С. В. Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в организме землероек р. *Sorex* в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 5. С. 370–384.

Мухачева С. В., Безель В. С. Участие мелких млекопитающих в биогенном транзите микроэлементов при химическом загрязнении среды // Геохимия. 2023. Т. 68. № 10. С. 1059–1072.

Нуриманова Е. Р., Жигарев И. А., Алпатов В. В. Некоторые механизмы трофических адаптаций рыжей полевки в рекреационных лесах Подмосковья // Вест. РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». 2009. № 3. С. 10–20.

Drożdż A. Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents // Acta Theriol. 1968. Vol. 13. № 21. P. 367–389.

Gębczyński M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus* // Acta Theriol. 1965. Vol. 10. № 22. P. 303–331.

Grodziński W. Energy flow through populations of small mammals in the Alaskan taiga forest // Acta Theriol. 1971. Vol. 16. № 17. P. 231–275.

Hanski I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*) // Ann. Zool. Fenn. 1984. Vol. 21. P. 157–165.

Hansson L. *Clethrionomys* food: generic, specific and regional differences // Ann. Zool. Fennici. 1985. Vol. 22. P. 315–318.

Peacock W. L., Speakman J. R. Effect of high-fat diet on body mass and energy balance in the bank vole // Physiol. & Behav. 2001. Vol. 74. № 1. P. 65–70.

Poppitt S. D., Speakman J. R., Racey P. A. The energetics of reproduction in the common shrew (*Sorex araneus*) comparison of indirect calorimetry and the doubly labeled water method // Physiol. Zool. 1993. Vol. 66. P. 964–982.

Rychlik L., Jancewicz E. Prey size, prey nutrition, and food handling by shrews of different body sizes // Behav. Ecol. 2002. Vol. 13. № 2. P. 216–223.

Wolk E. Body weight and daily food intake in captive shrews // Acta Theriol. 1969. Vol. 14. №. 4. P. 35–47.

УДК 574:3

Мухачева С. В.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ОКРЕСТНОСТЯХ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ

Выявлены различия в стратегии освоения пространства близкими по экологическим требованиям видами лесных полевок: при увеличении техногенной

ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет»
(филиал в г. Нижний Тагил), Россия
ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», Россия
ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Россия
ФГБУН «Институт экологии растений и животных» Уральского отделения Российской
академии наук, Россия
ФГБУН «Ботанический сад» Уральского отделения Российской академии наук, Россия
Институт ботаники Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
Азербайджан
Самаркандский государственный университет имени Шарафа Рашидова, Узбекистан
Таджикский национальный университет, Таджикистан

СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ

**ХIII ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО СЕМИНАРА
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
ПАМЯТИ Н.В. ГЛОВОА
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Часть II

Уфа
Аэтерна
2024