

УДК 599.-19

РЕЧНЫЕ СИСТЕМЫ ГУМИДНЫХ ЗОН И АНАЛОГИЧНЫЕ ИМ ОБРАЗОВАНИЯ В АРИДНЫХ ЗОНАХ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА ФАУН ПРИРОДНЫХ ЗОН ПАЛЕАРКТИКИ (НА ПРИМЕРЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ)

В.Ю. Дубровский

В результате анализа литературных фактологических материалов и собственных данных определена степень влияния биотопов речных долин, речных систем и других линейно-вытянутых понижений рельефа гидроморфного происхождения (овражно-балочная сеть, сухие русла, ложбины стока и т.п.) на загущение кружева ареалов мелких млекопитающих и формирование видового богатства зональных фаун Палеарктики. Показано, что чем выше густота речной сети той или иной природной зоны, тем больше в ее составе видов, обитающих за пределами оптимумов своих ареалов в биотопах долинного комплекса. Там они находят приемлемые условия существования, что позволяет формировать устойчивые поселения вне доминирующих по площади плакоров, занятых зональной растительностью и не отвечающих требованиям этих видов.

Ключевые слова: природная зональность, речные долины, речные системы, мелкие млекопитающие.

Механизм формирования видового богатства фаун природных зон – важный вопрос биогеографии. В предыдущих статьях (Дубровский В.Ю., 1994; 1998; 2002; и др.) было показано, что для отдельных видов речные системы могут выполнять функцию экологических русел расселения. Долины рек, в первую очередь малых, образующих густую сеть, способствуют загущению кружева ареалов мелких млекопитающих. По речным долинам в глубь обширных лесных массивов проникают и формируют устойчивые поселения луговые, околородные виды и виды, предпочитающие влажные местообитания. Сходные функции в аридных зонах выполняют аналогичные по генезису протяженные и разветвленные формы рельефа флювиального происхождения – овражно-балочная сеть, ложбины стока, сухие русла, вады и т.п. (Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А., 2007; Дубровский В.Ю., 2010а, 2010б).

Считаем полезным подробное (в зональном плане) рассмотрение особенностей этого процесса ввиду его важного биогеографического значения. Известно, что животное население той или иной природной зоны складывается как из зональных видов, успешно существующих на плакорах, занятых зональными биотопами, так и из представителей иных фаун – видов, имеющих оптимум ареала в других подзонах или соседних зонах (Кучерук, 1959; Кулик 1972; и др.). Под оптимумом ареала мы понимаем территорию, в ме-

стообитаниях которой вид способен достигать максимальной численности. Виды, обитающие далеко за пределами оптимумов своих ареалов, как правило, предпочитают интразональные местообитания (т.е. встречаются только в них, заметно повышают здесь численность, или имеют станции переживания). По соотношению числа видов, успешно существующих в зональных сообществах, и видов, предпочитающих линейно-вытянутые понижения рельефа флювиального происхождения, можно оценить вклад долинных местообитаний в процесс формирования животного населения природной зоны.

Зона тундр

В зоне тундр население мелких млекопитающих на плакорах представлено небольшим числом видов. На Кольском полуострове обитает норвежский лемминг (*Lemmus lemmus*), а восточнее от устья Северной Двины до устья р. Лены присутствуют три зональных вида – лемминги обский (*L. sibiricus*), копытный (*Dicrostonyx torquatus*) и полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi*). Восточнее от п-ова Таймыр вплоть до устья р. Колыма обитает северосибирская полевка (*M. hyperboreus*). В тундрах Чукотского полуострова – берингийский суслик (*Spermophilus parryi*) и трансарктическая бурозубка (*Sorex cinereus*). Зональное население мелких млекопитающих тундр Палеарктики весьма скудно и насчитывает в раз-

ных регионах от 1 до 3–4 видов. При этом полевка Миддендорфа населяет кочковатые осоковые болота (в том числе и в речных долинах), северосибирская – склоны речных террас (Мейер и др., 1996). Беренгийский суслик наиболее плотные поселения образует по речным долинам (Кищинский, 1972; Чернявский, 1972; Ревы, 2005), трансарктическая бурозубка приурочена преимущественно к долинным лесам и кустарникам (Юдин, 1971). По закустаренным, а порой и облесенным долинам в глубь тундры проникают представители таежной фауны: полевки (красная (*Clethrionomys rutilus*), красно-серая (*Cl. rufocanus*), экономка (*Microtus oeconomus*), узкочерепная (*M. gregalis*)) и бурозубки (обыкновенная (*Sorex araneus*), бурая (*S. roboratus*), средняя (*S. caecutiens*), крупнозубая, (*S. daphaenodon*) тундряная (*S. tundrensis*), крошечная (*S. minutissimus*) (Юдин, 1989)). По речным долинам эти животные встречаются севернее на 250–300 км и более, нежели на водоразделах (Телегин, 1963).

В гористых тундрах Кольского полуострова наиболее плотные зимние поселения норвежского лемминга образуются в долинах ручьев по склонам коренного берега в вороничниковой (шикшевой), морошко-моховой и сфагновых тундрах. В годы низкой численности зверьков их отмечали летом вдоль ручьев, но уже по пойме, в сильно увлажненных понижениях, занятых осоково-пушицевой тундрой (Флинт, 1977). В горной тундре, где отсутствуют постоянные водотоки, станции переживания вида приурочены к понижениям рельефа со злаково-пушицевыми растительными ассоциациями (Насимович и др., 1948). В лесном поясе такие местообитания встречаются в долинах рек и ручьев.

По материалам Е.В. Карасевой с соавторами (1976), на п-ове Ямал (бассейны рек Танловая и Щучья) полевка-экономка встречается только по долинам рек, полностью отсутствуя на плакорах, а обский

лемминг в пойменных местообитаниях увеличивает свою численность в 4 раза по сравнению с таковой в окружающих тундрах. В пределах лесотундры п-ова Ямал из 10 обитающих здесь видов грызунов 7 видов обитают исключительно по долинам рек. К этим видам относятся полевки (красная, красно-серая, узкочерепная, экономка), а также белка (*Sciurus vulgaris*), бурундук (*Tamias sibiricus*) и летяга (*Pteromys volans*) (Калякин, 1980). Обыкновенная бурозубка по ивово-ерниковым зарослям в поймах рек и ручьев проникает в лесотундру и Большеземельскую тундру (Большаков и др., 1996).

На о. Врангеля обский и копытный лемминги, по материалам В.Е. Флинта (1977), имеют сезонную смену местообитаний. Это отмечено как для прибрежных равнинных тундр, так и для центральной части острова с холмистым рельефом. Летом оба вида достаточно равномерно распределены по территории, а зимой образуют поселения на склонах коренного берега речных долин и прирусловых валов, где зимой скапливаются наиболее значительные запасы снега. На возвышенностях и ровных местах его сдувает. Под толстым слоем снега зимовка проходит успешнее. Это характерно и для холмистых тундр Северного Таймыра, равнинной тундры низовьев Индигирки (Флинт, 1977).

Таким образом, зональные виды тундр используют речные долины в первую очередь как формы рельефа, способные к накоплению больших запасов снега и обладающие хорошо дренированными склонами. Это явление хорошо известно. Важную роль «бровки коренных берегов» в жизни животных Арктики отмечал еще В. М. Сдобников (1937). Характер использования долинных местообитаний разными видами и их соотношение показано в табл. 1.

Фауна мелких млекопитающих зоны тундр насчитывает 17 видов. Из них 10 успешно существуют только в речных долинах. В зональных местообитаниях обитают 7 видов, но из них 4 вида достига-

Т а б л и ц а 1

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих зоны тундр

Характер использования долины	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	таежные виды	10	58	82
Повышают численность	тундровые виды	4	24	
Используют временно		3	18	18
Всего видов	–	17	100	

ют высокой численности только в речных долинах. Лишь 3 вида леммингов используют речные долины как временные зимовочные станции. Таким образом, 82% (4/5) всего населения мелких млекопитающих тундры в своем существовании тесно связаны с речными долинами, из которых заселяют зональные местообитания.

Кроме мелких млекопитающих в тундру по речным долинам проникают сугубо таежные звери – лоси (*Alces alces*), здесь они держатся по ивняковым зарослям. Такие миграции обычны в летнее время, но бывают встречи лосей по тундровым речкам и зимой. Это наблюдали в Малоземельской тундре, на Ямале, Гыданском полуострове, Таймыре и в Восточной Сибири (Успенский, 1960).

Лесная зона

Видовой состав мелких млекопитающих лесной зоны значительно шире, нежели в тундре – 50 видов. Обширная зона лесов включает две крупные подзоны – широколиственных лесов и тайги, которые в свою очередь подразделяют на более дробные категории по типу растительности (темнохвойные таежные леса, лиственнично-таежные, сосновые, смешанные хвойно-широколиственные и т.п.). В зависимости от характера растительности (типа леса) изменяется и видовой состав животного населения. Но собственно «лесных» видов (обитателей плакоров) не так много. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах с высокой численностью обитают четыре вида мышей: лесная (*Apodemus sylvaticus*) и малая лесная (*A. uralensis*), желтогорлая (*A. flavicollis*), восточно-азиатская (*A. peninsulae*), южная мышовка (*Sicista strandi*) и рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) (Кулик, 1972). Далеко в тайгу проникает рыжая полевка, где она находит оптимальные местообитания в речных долинах. За пределами широколиственных лесов обитают малая лесная и желтогорлая мыши. Первую привлекают в речные долины злаковые разнотравья, вторую – пойменные дубравы. В долинных местообитаниях выше численность сибирского (*Talpa altaica*) и европейского крота (*T. europea*), большой (*Mogera robusta*) и средней могеры (*M. wogura*) (Юдин, 1971).

Четыре таежных вида (полевки (красная и красносерая), амурский (*Lemmus amurensis*) и лесной лемминги (*Myopus schisticolor*)) повышают свою численность в долинных местообитаниях.

Все 11 видов бурозубок, чьи ареалы лежат в пределах лесной зоны, имеют более высокую численность в долинах рек, нежели на плакорах. Это крупнозубая, обыкновенная, тундряная, когтистая (*Sorex*

unguiculatus), равнозубая (*S. isodon*), бурая, средняя, дальневосточная (*S. gracilimus*), крошечная, малая (*S. minutus*) и беренгийская (*S. beringianus*) бурозубки (Юдин, 1971). Всего 25 видов.

Нет данных о повышении численности в долинных местообитаниях видов, ведущих древесно-лазающий образ жизни. К ним относятся четыре вида сонь (полчок (*Glis glis*), садовая (*Eliomys guercinus*), лесная (*Dryomys nitedula*) и орешниковая (*Muscardinus avellanarius*)), а также белка, бурундук и летяга (всего 7 видов).

Ряд видов, чей ареал расположен на территории лесной зоны, избегают сплошных лесных массивов и обитают в открытых разнотравных местообитаниях – заливных лугах, по опушкам и в агроценозах. Это мышь-малютка (*Micromys minutus*), лесная мышовка (*Sicista betulina*), все виды серых полевок – обыкновенная (*Microtus arvalis*), восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis*), экономка, пашенная (*M. agrestis*), дальневосточная (*M. fortis*) и подземная (*M. subterraneus*) (Мейер и др., 1996). Избегает сплошных лесных массивов обыкновенный еж (*Erinaceus europaeus*), по речным долинам вид проникает в тайгу и полупустыню (9 видов).

По долинам рек в лесной зоне обитают четыре вида, оптимум ареала которых находится в степной или лесостепной зонах. Это полевая мышь (*Apodemus agrarius*), обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), узкочерепная полевка, малая белозубка. И пять околотовных видов: ондатра (*Ondatra zibethicus*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), речной бобр (*Castor fiber*), водяная кутора (*Neomys fodiens*) и выхухоль (*Desmana moschata*).

В лесной зоне только (или преимущественно) по долинам рек обитают, загущая кружево своих ареалов, 18 видов (36% всех видов) грызунов и насекомоядных лесной фауны (табл. 2). Это и типично околотовные виды (5), виды открытых пространств и разнотравных биоценозов (9), степные виды (4), популяции которых успешно существуют в речных долинах среди обширных лесных массивов.

Грызуны и насекомоядные (транспалеаркты), успешно существующие на облесенных плакорах, имеют в долинах лесных речек более высокую численность и сохраняются здесь при депрессиях численности и быстрее ее восстанавливают (15 видов). Виды широколиственных лесов, проникая в тайгу, находят оптимальные условия в долинных сообществах (10 видов). Отсутствуют данные по этому вопросу для грызунов, ведущих древесный образ жизни (7 видов). Вероятно, только им свойственно индифферент-

Т а б л и ц а 2

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих лесной зоны

Характер использования долины	Фаунистическая и ценогическая принадлежность, экологическая специализация	Число видов	Доля видов, %	
			36	86
Обитают только или преимущественно в долинах	Виды разнотравий, околотовые, степные	18	36	86
Повышают численность, станции переживания	Виды широколиственных лесов, транспалеаркты	25	50	
Нет данных	Древесно-лазающие виды	7	14	14
Всего видов	–	50	100	

ное отношение к речным долинам. Таким образом, из 50 видов грызунов и насекомоядных, обитающих на территории лесной зоны, 36% в своем существовании тесно связаны с речными долинами. А половина (50%), используя их наряду с зональными, повышают здесь численность.

Расширение границ ареалов по долинам рек в лесной зоне – достаточно обычное явление. Нами это отмечено для равнозубой бурозубки (Дубровский В.Ю., 2000), которую обнаружили на юге Брянской обл. (заповедник Брянский лес) в 400 км к югу от ранее известной южной границы ареала этого вида. Интересно, что все наши находки за прежней границей ареала вида приурочены к долинам малых рек. Многие исследователи (Шефтель, 1983; Долгов, 1985; Юдин, 1989; Куприянова, 1994) отмечали тяготение равнозубой бурозубки к влажным, особенно к приречным и приручьевым местообитаниям. Вполне возможно, что большое количество поимок этих бурозубок в весьма короткий промежуток времени в местах, где зверьков ранее не регистрировали, можно объяснить тем, что мы, кроме зональных местообитаний на плакорных, целенаправленно облавливали различные пойменные станции малых рек и ручьев. На территориях, близких к оптимуму ареала (Северо-Восток Европейской России), равнозубая бурозубка встречается не только в приречных и приручьевых местообитаниях, которым отдает предпочтение, но и на плакорных (Колоскова, 1981; Куприянова, 1994).

В связи с тем, что «сплошной» ареал равнозубой бурозубки в пределах Европейской России расположен в основном на территории Волжского речного бассейна, а заповедник Брянский лес – это территория Днепровского бассейна, могут возникнуть сомнения в возможности расселения зверьков по речным долинам. Дело в том, что роль экологических русел здесь выполняют, в первую очередь, долины малых

рек и ручьев, покрывающих всю территорию густой сетью водотоков и составляющих верховья речных систем. Водораздельные пространства между ручьями, как правило, очень узки (не превышают нескольких километров) и не представляют для зверьков непреодолимой преграды. Известно, что даже такой гидрофильный вид, как водяная кутора, в период расселения молодняка достаточно часто встречается на пространствах междуречий (Максимов, 1974).

Поимки красно-серой полевки на 100 км южнее известной границы ареала в Костромской обл. также приурочены к долинам лесных речек (Дубровский В.Ю., Румянцев, 2000).

Случаи проникновения млекопитающих за пределы сплошного ареала по каким-либо линейным формам ландшафта лесной зоны (долины рек, транспортные пути) известны для черного хорька (*Mustela putorius*), продвинувшегося на север на 300 км по рекам Онега, Северная Двина и вдоль Северной железной дороги (Паровщиков, 1959). Широко известен факт расселения рыжей полевки на север по долине р. Енисей после зарегулирования его стока (Шефтель, 1980).

Роль речных долин в жизни крупных млекопитающих также велика. По мнению Л.М. Баскина (2009), коренная станция лоса на всем его ареале – это приречные местообитания, богатые веточным кормом и водной растительностью. И лишь после начала интенсивной антропогенной трансформации ландшафтов (образование обширных вырубков и гарей в лесных массивах) вид, привлеченный молодой порослью, в первую очередь осины, стал заселять плакорные пространства. По мере взросления молодняков, когда подростные деревья «уходят из-под морды», лоси покидают эти местообитания. При смене мест выпаса с пойменных на плакорные происходят изменения и в структуре популяции: уменьшается возраст самок,

вступающих в размножение, увеличивается численность. Широко известен факт использования лосем речных долин как путей передвижения в многоснежные зимы в бассейне р. Печора (Теплов, Теплова, 1947). При сезонных миграциях лоси перемещаются на значительные расстояния, используя для этого обычно долины рек, особенно в случаях совпадения направлений миграции и течения реки. При этом звери выходят на водоразделы редко – как правило, для сокращения пути (Филонов, 1983).

Пойменные биоценозы малых рек имеют большое значение для кабана (*Sus scrofa*). По мнению Г.И. Ивановой (1982), кабаны из всех типов лесных угодий отдают предпочтение именно долинам малых рек и ручьев как наиболее кормным и ремизным угодьям. Расселение кабана происходит именно вдоль малых рек и ручьев (Фадеев, 1970; 1973; Иванова, 1982).

Степная зона

Подробный анализ степного фаунистического комплекса млекопитающих сделал В.В. Кучерук (1959). Основываясь на выделенных им фаунистических группировках, мы попытались определить соотношение сугубо зональных видов – обитателей плакоров и видов, успешно существующих только в сообществах сети флювиальных понижений рельефа или использующих их у границ своих ареалов.

На территории зоны степей обитают 52 вида грызунов и насекомоядных, из которых к степным относятся 20. Интенсивно используют долины рек, овражно-балочную сеть и сухие русла 11 видов. Из них 6 видов селятся преимущественно в долинах, образуют здесь наиболее плотные поселения – рыжеватый (*Spermophilus major*) и даурский (*S. dauricus*) суслики, большой земляной зайчик (*Allactaga major*), тушканчик-прыгун (*A. sibirica*), маньчжурский цокор (*Myospalax psilurus*) и обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus*); 2 вида используют как станции переживания – байбак (*Marmota bobac*) и тарбаган (*M. sibirica*); 3 вида образуют ленточные поселения на окраинах своих ареалов – крапчатый (*S. suslicus*), малый (*S. pygmaeus*) и краснощекий (*S. erythrogegnys*) суслики. Остальные 9 видов используют линейно-вытянутые понижения рельефа наравне с зональными местообитаниями (или данные по этому вопросу отсутствуют). К ним относятся даурский еж (*Erinaceus dauuricus*), степная мышовка (*Sicista subtilis*), обыкновенный хомяк, хомячки Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*), даурский (*Cricetulus barabensis*), длиннохвостый (*C. longicaudatus*), крысовидный (*Tscherskia triton*) и джунгарский

(*Phodopus sungorus*), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti*).

Все транспалеаркты и лесные виды (Кучерук, 1959) в степной зоне тесно связаны с долинами степных рек и овражно-балочной сетью, где находят необходимую им кустарниковую и древесную растительность или непересыхающие русла. Первую группу составляют малая, обыкновенная и средняя бурозубки, водяная кутора и водяная полевка, вторую – обыкновенный еж, выхухоль, мыши (полевая, лесная, малютка) и полевки (обыкновенная, восточная, экономка, рыжая и красная). Всего 15 видов. Распространившись на юг, представители лугового и лесного комплексов мелких млекопитающих осваивают искусственные лесные массивы и на плакорах (Власов, 1996; Коробченко, 2009).

Насчитываются четыре вида пустынь и полупустынь, использующие долинные местообитания. Это обыкновенная белозубка (*Crocidura suaveolens*), желтый суслик (*S. fulvus*), монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*) и серый хомячок (*Cricetulus migratorius*). Не обнаруживают тяготения к речным долинам три вида: ушастый еж (*Hemiechinus auritus*), общественная полевка (*M. socialis*) и обыкновенная слепушонка (*Elobius talpinus*).

Пять видов горных степей и тундр обитают преимущественно в линейно-вытянутых депрессиях рельефа. К ним относятся длиннохвостый (*Spermophilus undulatus*) и тянь-шаньский (*S. relictus*) суслики, гималайский сурок (*Marmota himalayana*), алтайская мышовка (*Sicista napaea*) и узкочерепная полевка. Вне долин обитают пять видов: горный белозубый слепыш (*Spalax leocodon*), закавказский хомячок (*Colomyscus urartensis*), алтайский цокор (*Myospalax myospalax*), серебристая (*Alticola argentatus*) и плоскочерепная (*A. strelzowi*) полевки.

Таким образом, 35 видов (67%) грызунов и насекомоядных успешно существуют в степной зоне благодаря наличию сети флювиальных форм рельефа, причем 15 из них (29%) проникают сюда исключительно по долинам (табл. 3).

Степная пищуха (*Ohotona pusilla*), некогда имевшая широкое распространение почти по всей степной зоне, в Актюбинских степях населяет густые заросли кустарников по речным долинам и ложбинам стока, в которых всегда имеется обильная мезофильная растительность. Здесь зверьки посещают до 80–100% имеющих нор. В то же время в кустарниковой степи на водоразделах и среди камней на вершинах сопек, где в зарослях спиреи или караганы господствуют узколистный злаки, менее привлекательные для пищух,

Т а б л и ц а 3

Роль речных систем в формировании фауны мелких млекопитающих зоны степей

Характер использования долин	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	Лесные виды, транспалеаркты	15	29	68
Повышают численность, станции переживания	Виды степей, пустынь, горных степей и тундр	20	39	
Наравне с зональными	Степные виды	9	17	32
Не используют	Виды пустынь, горных степей и тундр	8	15	
Всего видов	–	52	100	

норы обычно необитаемы (Дубровский Ю.А., 1959; 1963). Наличие плотных поселений степной пищухи в закустаренных оврагах и балках отмечают и другие авторы (Лукьянов, 2001; Рощина, 2005).

По уремам рек Урал, Илек и Карган А.Н. Формозов (1987) отмечает норку (*Mustela lutreola*), в высокоствольной уреме р. Урал – лесную куницу (*Martes martes*).

Отмечены заходы лосей по пойменным лесам в лесостепь, степь, и даже в северную часть полупустыни (Филонов, 1983). В позапрошлом веке и ранее в степной и лесостепной зонах по долинам рек обитали такие лесные виды, как белка, заяц-беляк (*Lepus timidus*), бобр, лось, благородный олень (*Cervus elaphus*) (Кириков, 1952; 1959).

Зона пустынь

На территории равнинной части зоны пустынь обитают 90 видов грызунов и насекомых, для которых имеются данные по рассматриваемому вопросу. Наиболее ярко влияние речных долин на формирование животного населения в пустыне видно на примере тугаев и тростниковых зарослей, подробно описанных А.Н. Формозовым (1987). Здесь в речных долинах, непосредственно примыкающих к типично пустынным ландшафтам (глинистым пустыням и пескам с такырами), формируется чрезвычайно мозаичный комплекс биотопов – сочетание водоемов, древесных насаждений и тростниковых зарослей с участками луговой травянистой растительности. Но тугаи присутствуют в долинах водотоков только с постоянным течением, а их в пустынях немного: Амударья, Сырдарья, Мургаб, Теджен, Сары-су, Чу, Или. Значительно чаще встречаются сухие русла, долины давно исчезнувших рек, временные водотоки. В пустыне и полупустыне по таким линейным формам ландшафта расселяются и загущают кружево своих

ареалов многие фоновые виды этих зон. Оба вида сусликов, обитающих в пустынях (желтый и рыжеватый), так же как и в степной части своих ареалов, предпочитают селиться и расселяться по долинам рек, сухим руслам, оврагам.

Тесно связаны с реками пластинчатозубая крыса (*Nesokia indica*), закаспийская полевка (*Microtus transcaspicus*) и акклиматизированные виды – нутрия (*Myocastor coypus*) и ондатра.

Представители многочисленного семейства песчанок интенсивно используют сухие русла, долины давно исчезнувших рек, ложбины стока. Это наиболее ярко проявляется в Северной Африке и на всей азиатской части ареала семейства. Здесь 34 вида из 42, обеспеченных данными, формируют поселения по ложбинам стока в периферических частях ареалов, они же обеспечивают существование видов в пессимальных местообитаниях внутри их ареалов (Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А., 2007).

Расширение границ ареала по интразональным биотопам особенно наглядно у тamarисковой песчанки (*Meriones tamariscinus*) в Волго-Уральских песках, где оно идет на север в виде нескольких «языков», протянувшихся примерно на 150 км по рекам Урал, Кушум, Большой и Малый Узень (Мокроусов, 1978) и вдоль линии Приволжской железной дороги (Дубровский В.Ю., Быков, 1990).

В глинистой полупустыне Северного Прикаспия по долинам рек и закустаренным балкам на юг проникают лесная и полевая мыши (Быков, 1984)

По сравнению с другими природными зонами Палеарктики в пустыне обитает большее число сугубо плакорных видов. Это малая белозубка, ушастый и длинноиглый (*Hemiechinus hypomelas*) ежи, обыкновенная и афганская (*Ellobius fuscocapillus*) слепшонки, все 42 вида представителей семейства тушканчиков (кроме мышовок) (Пантелеев, 1998) и тон-

копальный суслик (*Spermophilopsis lepodactylus*). Нам не удалось найти каких бы то ни было упоминаний о повышении численности этих видов в сухих руслах и других линейно-вытянутых понижениях рельефа. В своем распределении по территории совершенно индифферентен к рельефу пегий пutorак (*Diplomesodon pulchellum*), экологию которого мы в течение трех лет изучали в Волго-Уральских песках (Дубровский В.Ю. и др., 2009; 2011). Нет данных по селевинии (*Selevinia betpaddalensis*), копетдагскому хомячку (*Calomyscus mistax*) и мышевидной сонне (*Myomimus personatus*).

Из рассмотренных нами 90 видов мелких млекопитающих, обитающих в зоне пустынь, лишь 4 вида не встречаются вне долин, а 38 видов используют их как станции переживания, пути расселения и образуют там более плотные поселения. В сумме 42 вида (47%) в той или иной степени связаны с долинными и овражно-балочными местообитаниями, а не используют их 48 видов (табл. 4).

Общие закономерности

Итак, зональные виды мелких млекопитающих в различных типах тундр используют речные долины как места постоянного обитания (берингийский суслик), иногда наравне с плакорами (полевки Миддендорфа и северосибирская), как станции переживания (норвежский лемминг) и при сезонной смене местообитаний, как места зимних поселений (обский и копытный лемминги). По долинам тундровых рек происходит проникновение таежных видов на север, в этом случае долинные местообитания представляют собой лесные и кустарниковые сообщества.

В лесной зоне по долинам рек обитает, загущая кружево своих ареалов, половина всех видов грызунов и насекомоядных лесной фауны. Это и типично

околоводные виды, и виды открытых пространств и разнотравных биоценозов, популяции которых успешно существуют в речных долинах среди обширных лесных массивов. Грызуны и насекомоядные, успешно существующие на облесенных плакорах, сохраняются в долинах лесных речек при депрессиях численности и быстрее ее восстанавливают. Крупные млекопитающие (лось, кабан) тесно связаны с долинами лесных рек и речек (как кормовыми станциями), используя их в качестве путей расселения и при миграциях.

Южнее, в степной зоне, станции переживания и пути расселения после депрессий численности у зональных степных видов сурков и сусликов приурочены к долинам рек и овражно-балочной сети. Как и в тундре, линейно-вытянутые депрессии мезорельефа – это часто облесенные или закустаренные сообщества: байрачные и пойменные леса, по которым лесные виды проникают в глубь степных пространств. Но и степные виды по лугам высокой поймы и берегам балок расширяют границы своих ареалов на север.

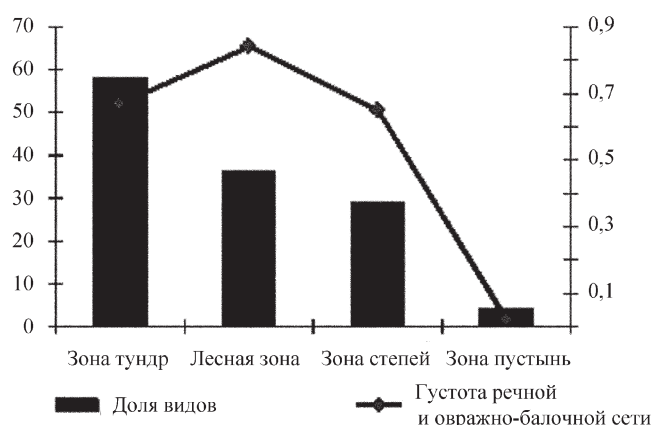
В пустыне к речным долинам, к сухим руслам давно исчезнувших рек и к временным водотокам приурочены станции переживания зональных видов сусликов и песчанок. Линейно-вытянутые гидроморфные формы ландшафта служат экологическими руслами расселения для зональных видов при загущении ими кружева своих ареалов. Реже вдоль них происходит проникновение на север в полупустыню.

Выполняя функции экологических русел расселения и влияя на расширение видового состава, речные системы и аналогичные им образования во всех рассмотренных природных зонах Палеарктики несомненно участвуют (в разной степени) в формирова-

Т а б л и ц а 4

Роль речных систем в формировании фауны зоны пустынь

Характер использования долин	Фаунистическая принадлежность	Число видов	Доля видов, %	
Обитают только в долинах	Степные, акклиматизированные	4	5	47
Ленточные поселения, станции переживания, пути расселения	Виды пустынь, степей	38	42	
Индифферентны	Виды пустынь	48	53	53
Всего видов	–	90	100	



Зональное изменение густоты речной и овражно-балочной сети (км/км²) (Рохмистров, 2004) и доли видов мелких млекопитающих, обитающих только или преимущественно в долинах (от числа видов в каждой природной зоне)

нии зональных фаун. Густота речной и овражно-балочной сети уменьшается в направлении с севера на юг от гумидных зон к аридным. Та же тенденция прослеживается в изменении доли, которую занимают в зональных фаунах виды, способные успешно существовать только в долинных местообитаниях, проникающие по ним из других природных зон и подзон (рисунок).

Таким образом, чем гуще сеть речных долин и других линейно-вытянутых флювиальных форм рельефа, тем больше в зональной фауне видов, обитающих за пределами оптимумов своих ареалов.

Причина этого явления, на наш взгляд, заключается в том, что строение речных долин в различных природных зонах сходно. Сходны и условия способствующие формированию здесь широкой мозаики растительных сообществ. Долинным местообитаниям свойствен чрезвычайно широкий спектр условий, часто находящихся в дефиците на плакорных (отсутствующих на водоразделах или встречающихся там редко), но жизненно необходимых для существования видов с различной экологической специализацией. В лесной зоне — это заливные луга, в открытых ландшафтах — древесная и кустарниковая растительность. Такое разнообразие обеспечивает возможность видам с различной ценотической и фаунистической принадлежностью, используя густую сеть биотопов речных

долин, широко заселять и достаточно успешно существовать здесь, среди значительных по площади водоразделов, где зональные условия не отвечают их требованиям.

Наиболее заметна роль речных долин в формировании структуры населения и в распределении наземных позвоночных в природных зонах с густой речной сетью — в тундре, лесной зоне и в степях, а также в горах всех рассмотренных зон. В пустынях линейно-вытянутые понижения рельефа интенсивно используют многие зональные виды, но вместе с тем возрастает число сугубо плакорных видов, которые не заселяют такие биотопы даже временно, в отдельные сезоны или периоды их жизни. Вероятно, в пустынях, где речная сеть заметно менее густа, нежели в более северных зонах, особенно многочисленны виды, адаптированные к успешному обитанию в сугубо зональных условиях и совершенно индифферентные к депрессиям рельефа.

Речные долины всех природных зон Палеарктики имеют общие характерные свойства — понижение рельефа и, как следствие, хорошую дренированность склонов, наличие сильно увлажненных участков в пойме, а также присутствие склонов противоположных экспозиций. В связи с этим растительные ассоциации в долине отличны от плакорных, что расширяет ассортимент кормов. В разных зонах и для разных видов ведущими становятся разные факторы.

В тундре для зональных видов наиболее важен дренаж склонов, зимние запасы снега, для лесных видов — наличие в пойме сочетания лесной и луговой растительности. В лесной зоне для околородных видов важно наличие самого водного потока, для зеленоядных и семеноядных видов — обильного осоково-злакового разнотравья заливных лугов. В тайге важно присутствие неморальных типов леса. В зонах степей и пустынь особенно важны удобные условия норения на склонах, более растянутые сроки вегетации кормовых растений (для зональных видов) и наличие древесной и кустарниковой растительности для лесных видов. В горных районах этих зон для видов норников особенно важна возможность успешного проведения зимней спячки — наличие толстого слоя мелкозема по берегам рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баскин Л.М. Проблема соседства // Воспоминания о Е.Н. Матюшкине. М., 2009. С. 120–127.

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург, 1996. 267 с.

- Быков А.В. Распространение и экология мышей в глинистой полупустыне Заволжья // Экология. 1984. № 2. С. 85–88.
- Власов А.А. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центральнoчерноземного заповедника за последние 40 лет // Экология. 1996. № 1. С. 72–76.
- Долгов В.А. Бурозубки Старого Света. М., 1985. С. 218.
- Дубровский В.Ю. Особенности формирования структуры населения наземных позвоночных в долинах малых рек лесной зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 3–14.
- Дубровский В.Ю. Мелкие млекопитающие долин малых рек лесной зоны Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 8–13.
- Дубровский В.Ю. Новые находки равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Insectivora, Sorexidae) в европейской части России // Зоол. журн. 2000. Т. 73. № 11. С. 1367–1368.
- Дубровский В.Ю. Многолетняя динамика структуры населения мелких млекопитающих в зональных и интразональных лесных сообществах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 13–21.
- Дубровский В.Ю. Влияние линейно-вытянутых понижений рельефа на распределение поселений сурков в Палеарктике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010а. Т. 115. Вып. 1. С. 3–9.
- Дубровский В.Ю. Влияние линейно-вытянутых понижений рельефа на распределение поселений сусликов в Палеарктике. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010б. Т. 115. Вып. 6. С. 25–31.
- Дубровский В.Ю., Быков А.В. Изменение фауны грызунов глинистых полупустынь Заволжья вдоль транспортных путей // Биол. науки. 1990. № 11. С. 52–60.
- Дубровский В.Ю., Румянцев С.П. Новые находки красной полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Rodentia, Cricetidae) в европейской части России. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 10. С. 1247–1248
- Дубровский В.Ю., Дубровский Ю.А. Значение линейно-вытянутых понижений рельефа аридных ландшафтов в распределении песчанок (*Gerbillidae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 3. С. 7–12.
- Дубровский В.Ю., Брагин М.А., Булычев В.П., Лазовский А.Р., Лазовская М.В., Осипов В.П., Федорович В.В. Биотопическое распределение пегого поторака (*Diplothesodon pulchellum* Licht. 1823) в Волго-Уральских песках. // Мат-лы конф. Сохранение биоразнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2009. С. 349–351.
- Дубровский В.Ю., Брагин М.А., Булычев В.П., Лазовский А.Р., Лазовская М.В., Мир-Касимова С.А., Осипов В.П., Федорович В.В. Особенности биологии пегого поторака (*Diplothesodon pulchellum* Licht. 1823) в Волго-Уральских песках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 3. С. 24–31
- Дубровский Ю.А. Зимние запасы степной пищи в Актюбинских степях // Тр. Ин-та зоологии. Алма-Ата, 1959. Т. 10. С. 254–257.
- Дубровский Ю.А. Распространение степной пищи и некоторые черты ее экологии на западе Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 4. С. 44–49.
- Иванова Г.И. Размещение кабана (*Sus scrofa* L.) в европейской части СССР // Сб. науч. тр. ЦНИЛ главохоты РСФСР. Промысловые звери РСФСР (пространственные и временные изменения населения). М., 1982. С. 9–33.
- Калякин В.Н. Биоценотическая роль мышевидных грызунов лесотундры южного Ямала // Грызуны. Мат-лы V всесоюз. совещ. М., 1980. С. 338–339.
- Карасева Е.В., Чернуха Ю.Г., Телицин Ю.М., Бокштейн Ф.М., Дервиз Д.Г., Пичуган В.Ю. К изучению биологии обских леммингов и полевки-экономки и их роль в природном очаге лептоспироза на Ямале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 32–39.
- Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала // М., 1952. 412 с.
- Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX) степная зона и лесостепь. М., 1959. 175 с.
- Кищинский А.А. Новые данные о распространении и биологии млекопитающих Колымского нагорья // Териология. Новосибирск, 1972. С. 192–205;
- Колоскова Н.И. Эколого-фаунистический анализ мелких млекопитающих восточно-европейской лесотундры. // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М., 1981. С. 81–100.
- Коробченко М.А. Расширение ареала крота европейского (*Talpa europaea*) в долине реки Северный Донец // Зоол. ж. 2009. Т. 88. № 4. С. 465–472.
- Кулик И.Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 11–24.
- Куприянова А.В. Равнозубая бурозубка // Фауна Европейского северо-востока России. Млекопитающие. СПб., 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 54–62.
- Кучерук В.В. Степной фаунистический комплекс млекопитающих в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М., 1959. С. 45–87.
- Лукьянов С.Б. История ареала, современное распространение и некоторые черты биологии европейской малой пищухи // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 26 с.
- Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин // Новосибирск, 1974. 260 с.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабали С.И., Саблина О.В. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий. // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб., 1996. Т. 232. 320 с.
- Мокроусов Н.Я. Подсемейство песчанки – Gerbillinae // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата, 1978. Т. 1. Ч. 1. С. 7–115.
- Насимович А. А., Новиков Г.А., Семенов Тянь-Шанский О.И. Норвежский лемминг (его экология и роль в природном комплексе Лапландского заповедника) // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 203–262.
- Пантелеев П.А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. М., 1998. 117 с.
- Паровицков В.Я. Изменения ареалов млекопитающих Севера европейской части СССР // География населения наземных животных и методы их изучения. М., 1959. С. 54–61.
- Реву Ю.В. Обзор распространения арктического суслика (*Spermophilus parryi* Rich., 1825), в северо-восточной Азии. Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия // Мат-лы Росс. научн. конф. М., 2005. С. 86–89.

- Рохмистров В.Л.* Малые реки Ярославского Поволжья. Ярославль, 2004. 55 с.
- Рощина Е.Е.* Экология степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall., 1768) в государственном природном заповеднике Оренбургский. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 25 с.
- Сдобников В.М.* Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале // Тр. Всес. аркт. ин-та. 1937. С. 23–45.
- Телегин В.И.* Долины северных рек как места концентрации и пути проникновения таежных видов животных на крайний север // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Тр. Томск. гос. ун-та. Томск., 1963. С. 343–349.
- Теплов В.П., Теплова Е.Н.* Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1947. Вып. 5. С. 3–84.
- Успенский С.М.* Летние миграции лосей в тундре востока европейской части СССР // Миграции животных. Вып. 2. М., 1960. С. 38–41.
- Фадеев Е.В.* Естественное и искусственное расселение кабана в европейской части РСФСР // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 1970. № 1. С. 30–37.
- Фадеев Е.В.* К биологии кабана Центральной России // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение. 1973. № 5. С. 20–28.
- Филонов К.П.* Лось. М., 1983. С. 248.
- Флинт В.Е.* Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., 1977. 182 с.
- Формозов А.Н.* Животный мир Казахстана. М., 1987. 149 с.
- Чернявский Ф.Б.* О распространении и географической изменчивости американского длиннохвостого суслика (*Citellus parri* Rich., 1827) северо-восточной Сибири // Основные проблемы териологии. М., 1972. С. 199–214.
- Шефтель Б.И.* Особенности населения мелких млекопитающих поймы Енисея подзоны средней тайги // Докл. МОИП, зоол и ботан. Некоторые аспекты изуч. флоры и фауны СССР. М., 1980. С. 19–21.
- Шефтель Б.И.* Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих Енисейской тайги и лесотундры // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 184–203.
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск, 1971. 170 с.
- Юдин Б.С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск, 1989. 358 с.

Поступила в редакцию 05.03.14

RIVER SYSTEMS OF HUMID ZONES AND SIMILAR FORMATIONS OF ARID REGIONS AS THE FACTOR FORMING SPECIES' DIVERSITY OF PALAEARCTIC NATURAL ZONES FAUNAS (IN TERMS OF SMALL MAMMALS)

V.Yu. Dubrovsky

Basing on the analysis of literary data, influence of biotopes of river valleys, river systems and others linear relief depressions of a hydromorphic origin (ravine networks, dry riverbeds, etc.) on thickening of species areas and formation of species' variety of zonal Palaeartic faunas is defined. It is shown that the higher the density of a river network of one natural zone is, the more species living outside of their optimum the fauna of that zone includes. Such species find conditions of valley complex acceptable and as a result, they form stable settlements at extensive plakors with their zonal communities.

Key words: natural zonality, river valleys, river systems, small mammals.

Сведения об авторе: Дубровский Владимир Юрьевич – науч. сотр. отдела научных исследований Московского зоопарка, канд. биол. наук (vdubr@live.ru).