

УДК 599.323.4:591.526

СТРУКТУРНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ В НАСЕЛЕНИИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS*, RODENTIA) ПРЕДГОРИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА

© 2015 г. А. В. Бобрецов¹, А. Н. Петров², Л. Е. Лукьянова³, Н. М. Быховец²

¹Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, Якша 169436, Россия
e-mail: avbobr@mail.ru

²Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар 167982, Россия

³Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

Поступила в редакцию 10.04.2014 г.

В предгорной тайге Северного Урала (Печоро-Ильчский заповедник) в последнее десятилетие выявлены значительные структурные перестройки в населении лесных полевок. Они заключаются в смене доминирующих видов: красную полевку во всех местообитаниях вытеснила рыжая полевка. Повышение численности рыжей полевки обусловлено рядом факторов, среди которых важную роль играет естественная трансформация местообитаний. Она является следствием изменения климата, сопровождающегося усилением ветровальных процессов. В результате в перестойных лесах района увеличилось число “окон” в лесном пологе. В них формируется среда обитания, более благоприятная для рыжей полевки.

Ключевые слова: лесные полевки, структурные перестройки в населении, изменение климата, трансформация местообитаний

DOI: 10.7868/S0044513415060070

Мелкие млекопитающие считаются удобными объектами мониторинга за состоянием среды благодаря широкому набору у них различных адаптаций и способности к их быстрой реализации. Они чувствительны к различным факторам изменения среды. Поэтому изменение климата, охватившее многие регионы северного полушария, вызвало непосредственный отклик у этой группы животных (Истомин, 2009; Moritz et al., 2008; Myers et al., 2009 и др.).

Информацию о его воздействии могут дать изменения в популяционной динамике, причем еще задолго до изменения биологии видов, границ видовых ареалов (Захаров и др., 2011). Было показано, что численность мелких млекопитающих в некоторых регионах Евразии и Северной Америке в последние годы значительно изменилась. В некоторых лесных центральных районах европейской части России и в районе Великих озер в Северной Америке этот показатель у ряда видов грызунов увеличился (Бернштейн и др., 2004; Истомин, 2009а; Myers et al., 2009; Franc et al., 2010). В ряде северных регионов, например в Фенноскандии, изменение климата привело к нарушению цикличности динамики популяций у полевок и леммингов и уменьшению их численности (Verteaux et al., 2006; Hörnfeldt et al., 2006; Ims et al., 2008; Kausrud et al., 2008). Основные по-

следствия потепления климата, сказывающиеся на популяционной динамике мелких млекопитающих, – трансформация среды обитания, изменение доступности пищи и выживаемости животных (Newman, Macdonald, 2013). Кроме того, не исключается различное влияние климатических факторов в определенные годы или сезоны (McMillan et al., 2005), а также их взаимодействие с другими факторами (Москвитина и др., 2000). Климат, безусловно, является одним из важнейших, но и трудно уловимых предикторов изменения численности животных (Deitloff et al., 2010).

В настоящей работе представлены результаты многолетнего мониторинга за мелкими млекопитающими предгорного района Печоро-Ильчского заповедника. Рассматриваются причины изменения численности у двух близких видов лесных полевок.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ, РАЙОН РАБОТЫ

Использованы материалы ежегодных учетов мелких млекопитающих в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника (стационар Гаревка) с 1989 по 2013 гг. Учеты проводились ловчими канавками в трех местообитаниях, расположенных в разных структурных элементах ландшафта, – ельнике зеленомошном на водораздельной части

(плакор), ельнике высокотравном (пойма р. Печоры) и ельнике зеленомошно-папоротниковом (гряды). Канавки длиной 50 м с 5 конусами открывали в первой половине августа на 12–15 дней. Конусы на 1/3 заливались водой. За показатель относительной численности принимали число животных, отловленных на 100 конусо-суток (экз. на 100 конусо-сут.). Всего отработано 5550 конусо-суток, поймано 3223 особи лесных полевок.

Для выявления связей численности животных с факторами среды применяли непараметрические и параметрические статистические методы. В первом случае широко использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Холлендер, Вульф, 1983), во втором – линейный множественный регрессионный анализ с пошаговым выбором переменных (Ферстер, Ренц, 1983). Регрессионное моделирование с успехом применяется в современных исследованиях по динамике популяций (Жигальский, 2002; Кшняев, 2004 и др.). Вычисления проводились с использованием программного пакета Statistica 6.0 for Windows.

Район исследований представляет собой увалистую возвышенную равнину, которую в меридиональном направлении пересекает несколько гряд. Распространение растительных сообществ тесно связано здесь со структурой ландшафта. В поймах рек представлены луга, ивняки, черемушники и высокотравные еловые леса с участием пихты, кедра, березы и осины. Равнинные водораздельные пространства (плакорные) между грядами занимают еловые леса зеленомошного, долгомошного и сфагнового типов. Нижние склоны гряд покрыты елово-пихтовыми лесами с большим участием в напочвенном ярусе крупных папоротников. В древесном ярусе помимо ели встречаются пихта, кедр, береза, реже осина и сосна. Насаждения, как правило, спелые или перестойные.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе предгорного стационара отмечены все три вида лесных полевок – красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), рыжая полевка (*C. glareolus*) и красно-серая полевка (*C. rufocanus*). Они занимают в уловах этого рода соответственно 48.5, 47.8 и 3.7%. Средняя численность первых двух видов за все годы наблюдений оказалась практически равной и составила 29.0 ± 1.8 и 28.6 ± 2.7 экз., а последнего вида незначительной – 2.2 ± 0.4 экз. на 100 конусо-сут. Небольшой уровень численности красно-серой полевки, которая на Европейском Севере тесно связана с каменистыми россыпями, объясняется отсутствием в данном районе оптимальных местообитаний. Обилие рыжей полевки, для которой Печоро-Илычский заповедник – периферия ареала, оказалось здесь выше, чем в соседних западных районах Русской равнины (Боб-

рецов и др., 2004). В окрестностях стационара значительные площади занимают ельники зеленомошные и долгомошные (около 57%), которые являются наиболее благоприятными местообитаниями для красной полевки.

Численность лесных полевок значительно варьировала по годам. У красной полевки в среднем по всем местообитаниям она изменялась от 3.2 до 76.8 экз. на 100 кон.-сут, у рыжей полевки – от 0 до 110.2 экз. на 100 кон.-сут, у красно-серой полевки – от 0 до 19.8 экз. на 100 кон.-сут. Изменения показателей обилия имеют явно периодический характер (рис. 1). Годы с минимальным и максимальным уровнем численности у разных видов в большинстве случаев совпадали. Результаты автокорреляционного и спектрального анализа подтвердили, что динамика лесных полевок в предгорьях Северного Урала является циклической. Длительность периода циклов колебалась у них от 3 до 4 лет и составляла чаще всего 4 года. В результате динамика популяций видов оказалась синхронной. Показатели ранговой корреляции Спирмена между изменениями обилия разных видов колебались от +0.49 до +0.51 ($p < 0.01$).

В динамике популяций лесных полевок (за исключением красно-серой полевки) прослеживаются определенные тенденции. У рыжей полевки значения годовых показателей численности устойчиво увеличивались. Многолетние изменения обилия красной полевки носят более сложный характер. Однако и в этом случае выявлен тренд, но уже в сторону уменьшения численности вида. В многолетнем аспекте хорошо различаются три периода – 1989–1994 гг., 1995–2007 гг. и 2008–2013 гг. (табл. 1), характеризующиеся различиями в соотношении этих видов. В первый период на стационаре доминировала красная полевка, доля которой в уловах в среднем по всем биотопам достигала 71%. Особенно много ее было в ельниках плакорных (82.2%). Она также преобладала в высокотравных ельниках в поймах рек (59.4%), в которых условия оптимальны больше для рыжей полевки. Однако уже в этот период наблюдалось некоторое снижение показателей обилия красной полевки. Во второй период соотношение видов выравнивается за счет уменьшения численности красной полевки, однако при этом она все еще удерживает лидерство. В среднем по всем местообитаниям удельный вес красной полевки составил уже 56.7%. Рыжей полевки стало больше в ельниках пойменных (53.1%), но в других биотопах она была все еще относительно малочисленной (менее 30% в уловах). Начавший рост численности обоих видов в начале века мало повлиял на соотношение видов. Наиболее заметные изменения в нем произошли в третий период. В это время численность рыжей полевки продолжала увеличиваться, а красной полевки пошла на понижение. В результате среднее обилие красной



Рис. 1. Многолетние изменения численности лесных полевок предгорного района Печоро-Илычского заповедника. Горизонтальная линия – средняя многолетняя численность.

полевки уменьшилась по сравнению с первым периодом на 55%, в то время как численность рыжей полевки возросла в три раза. Рыжая полевка стала доминирующим видом (73.6%). Она стала преобладать во всех биотопах и вытеснила красную полевку из ее коренных стаций – ельников плакорных. Особенно резкий подъем численности рыжей полевки наблюдался в последние два года. Средние показатели выросли в 3.7 раза по сравнению с первыми годами этого периода и составили 96.2 экз. на 100 конусо-сут. В отдельных местообитаниях они увеличились до 129 экз. на 100 конусо-сут. Доля рыжей полевки достигла максимальных значений: в ельнике плакорном до 85.2%, в ельнике пойменном до 86.0%, в ельнике на гряде до 88.3%.

Структурные перестройки в населении лесных полевок произошли на фоне существенных изменений климатических параметров среды. С середины 60-х годов прошлого века среднегодовая температура воздуха стала увеличиваться (рис. 2).

Если в первое десятилетие этот показатель составлял -1.6°C , то в последние десять лет – уже $+0.5^{\circ}\text{C}$. Различия между этими крайними отрезками времени превысили 2.1°C и оказались достоверными ($t = 3.48, p < 0.01$). Температурные показатели в последние годы колебались от -0.7 до $+2.0^{\circ}\text{C}$, в 60–70-е годы прошлого века – от -4.2 до $+1.1^{\circ}\text{C}$. Увеличение температуры воздуха в годы исследований произошло в основном за счет апреля, октября и ноября. Эти месяцы стали более теплыми: в октябре этот показатель в 2008–2013 гг. увеличился на 2.2°C по сравнению с периодом с 1989 по 1996 гг., а в ноябре – на 4.5°C . В отношении годовой суммы осадков подобный тренд отсутствовал. Значительные различия отмечены в годы исследований только в отдельные месяцы. В последнее время (2008–2013 гг.) уменьшилось количество осадков в мае, июне, июле и октябре, но увеличилось их число в сентябре (в среднем на 24.5 мм).

Таблица 1. Численность и значимость видов лесных полевок в разные периоды наблюдений

Параметр	1989–1996	1997–2007	2008–2013
Красная полевка			
Численность, экз. на 100 кон.-сут.	35.3 ± 8.2	29.5 ± 5.4	19.5 ± 4.2
Доля вида, %	66.4	56.9	26.4
Рыжая полевка			
Численность, экз. на 100 кон.-сут.	17.9 ± 5.9	22.4 ± 5.5	54.0 ± 16.0
Доля вида, %	33.6	43.1	73.6

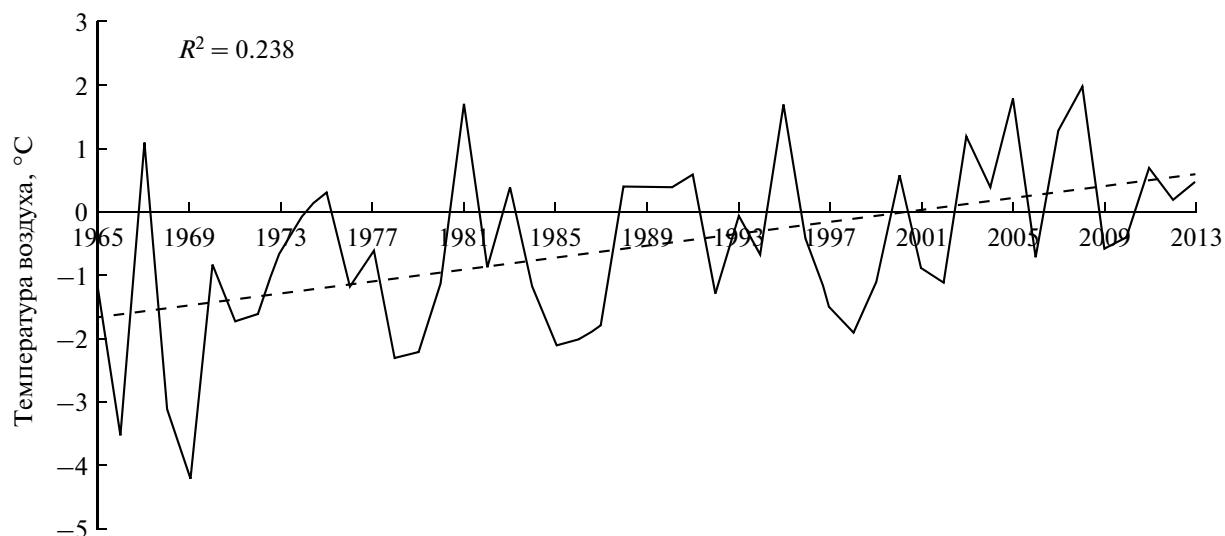


Рис. 2. Динамика среднегодовой температуры воздуха (кривая) и ее тренд (горизонтальная линия) по станции Якша.

ОБСУЖДЕНИЕ

Приведенные данные свидетельствуют о противоположных тенденциях в изменениях численности лесных полевок в предгорном районе заповедника. Подобные изменения среди близких видов мелких млекопитающих отмечены в последние десятилетия во многих регионах. Постепенное снижение численности красной полевки и повышение обилия рыжей полевки зафиксировано в Удмуртии и на севере Архангельской обл. (Окулова и др., 1998, 2004), уменьшение обилия красной полевки — в Карелии (Якимова, 2008). Увеличение численности рыжей полевки наблюдается в Центральной России (Пузаченко, Власов, 2000; Окулова и др., 2005; Истомин, 2009). В Северной Америке в 1981–2007 гг. по сравнению с периодом 1883–1980 гг. отмечен значительный рост обилия белонного хомячка (*Peromyscus leucopus*) (Myers et al., 2009), который сопровождается в некоторых районах уменьшением численности луговой полевки (*Microtus pennsylvanicus*) (Deitloff et al., 2010). В нагорье Большой Бассейн за 80 лет документально зарегистрировано значительное падение численности мелких млекопитающих (Rowe et al., 2011).

Эти изменения многие исследователи связывают с глобальным потеплением климата. Так, Окулова и Катаев (2006) считают, что трансформация численности лесных полевок на европейском Севере вызвана изменением температурного режима. Согласно данным Пузаченко и Власова (2000) расселение рыжей полевки из лесов в степи в Центрально-Черноземном заповеднике обусловлено увеличением количества осадков весной и в начале лета. По результатам исследований Мартина (Martin, 2010) повышение обилия

белонного хомячка в районе Великих озер в Северной Америке совпало со значительным ростом показателей минимальной температурой апреля. Нарушение цикличности полевок и леммингов в последние десятилетия Аарс, Имс (Aars, Ims, 2002) и Хёрнфельдт (Hörnfeldt, 2004) объясняют преимущественно возрастанием частоты теплых зим.

Безусловно, климатические факторы являются один из важнейших предикторов изменчивости численности мелких млекопитающих. В Карелии, например, поголовье перезимовавших особей рыжей полевки еще в начале лета (в июне) на 80% определяется погодными условиями, среди которых количество осадков и температура воздуха в сентябре и октябре предшествующего года составляют 35%, а в апреле и мае — 27% общей объяснимой дисперсии (Ивантер, Жигальский, 2000). Подобные связи между обилием лесных полевок и климатическими параметрами обнаружены и в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника. На численность красной полевки достоверно влияют три фактора, на численность рыжей полевки — шесть факторов (табл. 2). Это существенно меньше по сравнению с другими районами Европейского Севера, где обилие лесных полевок находится под контролем большего числа климатических параметров, как текущего года, так и предыдущего сезона (Окулова и др., 2004; Ивантер, 2005). Возможно, сокращение числа факторов связано с неустойчивостью климата в Предуралье, обусловленной пограничным положением района между равниной и горами.

Отмечена связь численности красной полевки в Печоро-Ильчском заповеднике с температурой воздуха в феврале и апреле и количеством осадков в марте (в это время они выпадают еще в виде снега). Чем холоднее в феврале, тем меньше осенняя

Таблица 2. Оценка влияния климатических факторов на динамику численности лесных полевок по результатам множественного регрессионного анализа

Фактор	Красная полевка			Рыжая полевка		
	β	t	p	β	t	p
Температура воздуха						
февраль текущего года	-0.432	2.32	0.031	—	—	—
март текущего года	—	—	—	-0.578	3.89	0.0008
апрель текущего года	-0.470	2.44	0.024	—	—	—
октябрь предыдущего года	—	—	—	+0.667	4.25	0.0003
Количество осадков						
март текущего года	+0.41	2.20	0.040	—	—	—
июнь текущего года	—	—	—	-0.430	3.10	0.008
август предыдущего года	—	—	—	+0.357	3.04	0.009
сентябрь предыдущего года	—	—	—	+0.395	2.91	0.012
октябрь предыдущего года	—	—	—	-0.320	2.25	0.041

Примечание. β – стандартизированный коэффициент регрессии, t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости.

численность полевок. Эта зависимость найдена у этого вида и на севере Архангельской обл. (Окулова и др., 2004). Теплая погода в апреле негативно влияет на осеннюю численность красной полевки, что обусловлено высокой смертностью животных в печорской тайге ранней весной в период их полового созревания. Под воздействием положительных температур в апреле раньше времени разрушается снежный покров, возникают нестабильные условия среды в приземном слое; в результате частых возвратов холодов значительная часть зверьков гибнет (Бобрецов, 2009). Увеличение осадков в виде снега в марте сдерживает разрушение снежного покрова в апреле, что положительно сказывается на выживании полевок в этот период.

Вместе с тем, у рыжей полевки связь между ее численностью и этими климатическими факторами отсутствовала. Для этого вида более значимым оказался температурный режим в марте текущего года (чем холоднее, тем больше численность) и в октябре предыдущего года (чем теплее месяц, тем выше численность на следующий год). Большое значение имел показатель количества осадков в июне текущего года (благоприятными были годы с умеренной влажностью), а также в августе, сентябре и октябре предыдущего года. Дождливая погода в августе и сентябре, скорее всего, оказывает не прямое воздействие на обилие рыжей полевки, а косвенное через урожайность различных сезонных кормов. Такой же эффект имеет и количество осадков в июне. На это в свое время указывал Теплов (1960), анализируя динамику численности лесных полевок в верхнепечорской тайге. Сухая погода в октябре в сочетании с более высокой температурой воздуха имеет положительное

воздействие на выживание животных, по сравнению с дождливой и прохладной поздней осенью.

Таким образом, климатические факторы влияют на обилие разных видов лесных полевок предгорий Северного Урала дифференцировано и главным образом в “переходные” сезоны года (весна, осень). Последнее объясняется тем, что весной и осенью организм животного, и прежде всего механизмы терморегуляции, находятся в стадии перестройки, и полевки в эти периоды особенно чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям (Ивантер, Якимова, 2010). Из общего числа выявленных климатических факторов, оказывающих воздействие на численность полевок, только пять имели существенные изменения во времени – температура воздуха в апреле текущего года и температура воздуха октября предыдущего года, сумма осадков в июне текущего года и в сентябре, октябре предыдущего сезона. Однако сами по себе они (значения их β -коэффициентов регрессии оказались относительно небольшими) не смогли бы вызвать таких значительных изменений в динамике популяций полевок за короткий срок, хотя и дают некоторые преимущества для рыжей полевки.

Важным фактором изменений численности полевок является трансформация местообитаний, которая стала особенно заметной в последние десятилетия. Она происходит на фоне усыхания древостоев и увеличения частоты сильных ветров. Повторяемость сильных ветров за последние два десятилетия в северном регионе значительно возросла (Васильев, 2009). Они вызывают вывалы одиночных деревьев, так и их групп и формирование “окон” в лесном пологом, а также катастрофические явления в виде ветровалов на огром-

ных площадях. Этому процессу в данном районе способствует возраст древостоев (леса в основном перестойные) и рост числа усыхающих деревьев, которые вываливаются во время ветров в первую очередь. В результате количество “окон” в окрестностях стационара существенно возросло, а часть территории подверглась ветровалам. Суммарная доля трансформированной территории составила в целом 25%.

На этой территории уже в первые годы среда обитания значительно меняется: увеличивается разнообразие и обилие травянистых растений и кустарников. Для одних видов мелких млекопитающих она становится более благоприятной, для других – малоприспособленной для жизни. Наибольшее преимущество в этих условиях среди лесных полевок получает рыжая полевка, которая тесно связана с неморальными травянистыми сообществами. Тесная связь с ними на уровне микростадий отмечена для этого вида в плакорных ельниках данного района (Лукьянова, Бобрецов, 2005). Увеличение мозаичности территории и доли площади благоприятных местообитаний и стало одной из причин увеличения численности рыжей полевки и последующих видовой перестройки в населении мелких млекопитающих в этом районе. Известно, что широкая трансформация местообитаний довольно быстро приводит к перестройкам видовой структуры животных (Истомин, 2009; Лукьянова, 2013). Подобная смена доминантов среди лесных полевок была отмечена в средней тайге Республики Коми в бассейне среднего течения Вычегды (Куприянова, Бобрецов, 2006). Пусковым механизмом изменения в соотношении близких видов в этом случае стало значительное увеличение площади зарастающих вырубок. При этом обилие рыжей полевки выросло как на вырубках, так и в коренных лесных местообитаниях, а численность красной полевки уменьшилась, в том числе и в ельниках моховых.

Между близкими видами лесных полевок в местах их совместного обитания существует конкуренция (Кошкина, 1971; Eccard, Ylönen, 2003; Hoset, Steen, 2007). Одним из механизмов ее ослабления является расхождение видов по разным местообитаниям (Шенброт, 1986). На Европейском Севере оптимальными местообитаниями для рыжей полевки служат травяные ельники в поймах рек, а для красной полевки – моховые ельники на плакоре. Как правило, рыжая полевка появляется в заметном количестве в плакорных ельниках только в периоды высокой численности, тогда как во время депрессий она здесь редка или отсутствует. Такая типичная ситуация наблюдалась в первые годы исследований и в предгорьях Северного Урала. В последние годы, когда обилие рыжей полевки резко возросло, она стала повсеместно господствовать, в том числе и в нехарактерных для этого вида биотопах. Это привело

к значительному уменьшению численности красной полевки, однако при этом синхронность в популяционной динамике близких видов лесных полевок сохранилась.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За 25 лет наблюдений в предгорной тайге Печоро-Илычского заповедника произошла постепенная смена доминирующих видов среди лесных полевок. Типично таежный вид – красная полевка – была вытеснена неморальным видом – рыжей полевкой. Увеличение численности рыжей полевки произошло не только в оптимальных для этого вида местообитаниях, но и в таких нетипичных стадиях как ельники зеленомошные плакорные. Доля данного вида в последние два года превысила 80% в уловах. Для рыжей полевки – периферийного вида для территории заповедника – это беспрецедентное явление.

Структурные перестройки в населении полевок произошли на фоне значительных изменений климата. Климатические факторы оказали дифференцированное воздействие на динамику численности видов. Для красной полевки достоверное значение имели температура воздуха в феврале и апреле, а также количество осадков в марте текущего года. На обилие рыжей полевки влияла температура воздуха в марте и количество осадков в июне текущего года, а также количество осадков в августе, сентябре и октябре предыдущего года. Однако прямое воздействие климатических факторов на популяционную динамику оказалось незначительным: значения коэффициентов корреляции были невысокими.

Основной причиной является трансформация местообитаний, которая происходит в результате ветровальных процессов. Образование “окон” в лесном пологе темнохвойной тайги и ветровалов способствовало улучшению условий для рыжей полевки. Их площадь в последнее десятилетие в окрестностях стационара существенно увеличилась. В этих условиях большое преимущество получила рыжая полевка, которая ответила резким подъемом численности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана проектом Программы Президиума РАН “Видовое, ценоотическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми” (12-П-4-1018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Коротков Ю.С., Демин В.Т., Хворенков А.В., 2004. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом: экологические

- предпосылки активизации европейских лесных очагов // Изменение климата и здоровье России в XXI веке. М.: Товарищество "АдамантЪ". С. 105–113.
- Бобрецов А.В.*, 2009. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоологический журнал. Т. 88. № 9. С. 1115–1126.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П.*, 2004. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во. 464 с.
- Васильев Е.В.*, 2009. Условия возникновения и краткосрочный прогноз сильных шквалов на Европейской территории России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Жигальский О.А.*, 2002. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г.*, 2011. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Ивантер Э.В.*, 2005. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Биогеография Карелии. Труды КарНЦ РАН. Серия "Биология". Вып. 7. С. 48–63.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А.*, 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоологический журнал. Т. 79. № 8. С. 976–989.
- Ивантер Э.В., Якимова А.Е.*, 2010. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинга и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: ИБ КарНЦ РАН. С. 170–195.
- Истомин А.В.*, 2009. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестник Российского гос. у-та им. И. Канта. Вып. 7. С. 15–22.
- Истомин А.В.*, 2009а. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 50 с.
- Кошкина Т.В.*, 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В.*, 2006. Региональные особенности разноможения лесных полевок на Европейском Севере // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала. Сб. матер. науч.-практ. конф., посвященной 75-летию Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар. С. 87–92.
- Княсев И.А.*, 2004. Избранные методы статистического анализа: приложения в исследованиях динамики численности и структуры популяций мелких млекопитающих // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар. Ч. 2. С. 86–96.
- Лукьянова Л.Е.*, 2013. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 42 с.
- Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В.*, 2005. Распространение лесных полевок в предгорных ельниках Северного Урала // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар. Вып. 14. С. 183–188.
- Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г.*, 2000. Динамика популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) восточной периферии ареала // Сибирский экологический журнал. № 3. С. 373–382.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д., Копылова Л.Ф.*, 1998. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полевок в Удмуртии // Циклы природы и общества: Материалы 5-й Международной конф. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та. Ч. 2. С. 208–210.
- Окулова Н.М., Зубчанинова Е.В., Хляп Л.А., Слюсарев В.И.*, 2005. Многолетние изменения природы, состава сообществ и численности мелких млекопитающих Приокско-Террасного заповедника. Сообщение 1. Динамика природы и видового состава зверьков // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Приок.-Террас. гос. природ. биосфер. заповедник. Пушино. С. 167–177.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д.*, 2006. Многолетние тенденции в природе и численность лесных полевок Русского Севера // Матер. междунар. конф. "Экологические проблемы Севера". Апатиты: Изд. КНЦ РАН. Ч. 2. С. 166–168.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В.*, 2004. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования. СПб. Т. 5. С. 33–47.
- Пузаченко А.Ю., Власов А.А.*, 2000. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Черноземного заповедника / Труды Центр.-Чернозем. гос. заповедника. Тула. Вып. 16. С. 152–170.
- Теплов В.П.*, 1960. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных пещорской тайги / Труды Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 8. С. 5–22.
- Ферстер Э., Ренц Б.*, 1983. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика. 302 с.
- Холлендер М., Вульф Д.А.*, 1983. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика. 518 с.
- Шенброт Г.И.*, 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар. Ч. 2. С. 86–96.

- вых сообществ позвоночных. Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология позвоночных. Т. 14. С. 5–70.
- Якимова А.Е., 2008. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразия: проблемы и перспективы сохранения: Материалы междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та. Ч. 2. С. 306–308.
- Aars J., Ims R.A., 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles // *Ecology*. V. 83. № 12. P. 3449–3456.
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J., Lima M., McAdam A.G., et al., 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // *Climate Research*. V. 32. № 2. P. 151–158.
- Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R., 2010. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // *Journal of Mammalogy*. V. 91. № 1. P. 193–199.
- Eccard J.A., Ylönen H., 2003. Interspecific competition in small rodents: from populations to individuals // *Evolutionary Ecology*. V. 17. № 4. P. 423–440.
- Franc K.E., Hayhoe K., Saunders M., Maurer E.P., 2010. Ecosystem adaptation to climate change: Small mammal migration pathways in the Great Lakes states // *Journal of Great Lakes Research*. V. 36. P. 86–93.
- Hörnfeldt B., 2004. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // *Oikos*. V. 107. № 2. P. 376–392.
- Hörnfeldt B., Christensen P., Sandstrom P., Ecke F., 2006. Long-term decline and local extinction of *Clethrionomys rufocanus* // *Oikos*. V. 50. № 7. P. 103–113.
- Hoset K.S., Steen H., 2007. Relaxed competition during winter may explain the coexistence of two sympatric *Microtus* species // *Annales Zoologici Fennici*. V. 44. № 6. P. 415–424.
- Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T., 2008. Collapsing population cycles // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 23. № 2. P. 79–86.
- Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H., Vik J.O., Ostbye E., et al., 2008. Linking climate change to lemming cycles // *Nature*. V. 456. № 7218. P. 93–97.
- Martin N., 2010. Effects of climate change on the distribution of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*), an ecologically and epidemiologically important species. PhD Thesis. University of Michigan. 24 p.
- McMillan B.R., Kaufman G.A., Kaufman D.W., 2005. Factors influencing persistence of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Prairie Naturalist*. V. 37. P. 29–40. Режим доступа: <http://www.sdstate.edu/nrm/organizations/gpnss/tpn/upload/37-1-McMillan-et-al.pdf>
- Moritz C., Patton J.L., Conroy C.J., Parra J.L., White G.C., Beissinger S.R., 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA // *Science*. V. 322. № 5899. P. 261–264.
- Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G., Haraminac A.P., Seto S.H., 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region // *Global Change Biology*. V. 15. № 6. P. 1434–1454.
- Newman C., Macdonald D.W., 2013. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals // Terrestrial biodiversity Climate change impacts report card Technical paper. WildCRU, Zoology, University of Oxford. 40 p. Режим доступа: <http://www.lwec.org.uk/sites/default/files/Mammals.pdf>
- Rowe R.J., Terry R.C., Rickart E.A., 2011. Environmental change and declining resource availability for small-mammal communities in the Great Basin // *Ecology*. V. 92. № 6. P. 1366–1375.

STRUCTURAL CHANGES IN THE POPULATION OF FOREST VOLES (CLETHRIONOMYS, RODENTIA) IN FOOTHILLS OF THE NORTHERN URAL MOUNTAINS

A. V. Bobretsov¹, A. N. Petrov², L. E. Lukyanova³, N. M. Bykhovets²

¹*Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha 169436, Russia*

e-mail: avbobr@mail.ru

²*Institute of Biology, Komi Science Centre, Syktyvkar 167982, Russia*

³*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*

In the last ten years, significant structural changes were revealed in the population of forest voles inhabiting the taiga in foothills of the Northern Urals (Pechora-Ilych Nature Reserve). These changes mainly consist in the replacement of dominant species: in all the habitats, red-backed voles were displaced by bank voles. The increase in the number of bank vole was determined by several factors, among which the natural transformation of habitats played an important role. Recently, under global climate changes in mature and overmature forests, the dynamics of spontaneous “windows” become more intense increasing the mosaic pattern of the forest cover and creating optimal conditions for bank vole.

Keywords: forest voles, structural transformation of population, climate changes, transformation of habitats