

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное учреждение
Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН

ТРУДЫ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Выпуск 17

Сыктывкар 2015

УДК 502.4 (1-924.93) (066)

Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2015. Вып. 17. 186 с. (Коми НЦ УрО РАН).

Представлены результаты очередного этапа изучения экосистем Печоро-Илычского заповедника, отмечающего в этом году свое 85-летие. Приведены сведения по истории заселения верховьев рек Печоры и Уньи; изучению палеозойских органогенных сооружений и останцев плато Мань-пупунер; видовому составу, распределению и экологии различных групп растений и животных. Дана периодизация природных явлений в заповеднике, обобщены многолетние данные по отлову млекопитающих. Ряд статей посвящен комплексному изучению ненарушенных лесных массивов верховий р. Печора.

Книга предназначена для научных сотрудников и специалистов различного профиля в области биологии, геологии, заповедного дела и охраны природы, преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Ответственный редактор Л.В. Симакин

ISBN 978-5-89606-538-8

Фото на обложке Л.В. Симакина

© ФГБУ «Печоро-Илычский государственный
природный биосферный заповедник», 2015
© ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2015
© Коми НЦ УрО РАН, 2015

ВСПЫШКА ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS*) В ПРЕДГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

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

¹ Печоро-Ильчский государственный природный заповедник

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

³ Институт экологии растений и животных УрО РАН

E-mail: avbobr@mail.ru, tpetrow@ib.komisc.ru, lukyanova@ipae.uran.ru

Приводятся результаты многолетнего мониторинга (1988-2014 гг.) за численностью рыжей полевки в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника. До конца прошлого века ее обилие здесь было относительно невысоким и составляло 20.1 экз. 100 кон.-сут. С 2001 г. отмечен рост численности вида, а в 2012-2013 гг. она достигла рекордных показателей для региона – 110.3 экз. на 100 кон.-сут. Доля рыжей полевки в уловах лесных полевков составила 80.9%. Причин этого беспрецедентного явления несколько, и все они напрямую или косвенно связаны с переменной климата. Климатические изменения, происшедшие в период резкого подъема численности рыжей полевки, оказались более благоприятными для этого вида, чем для красной полевки. Заметная трансформация лесных массивов (появление большого числа окон в лесном пологе) в окрестностях стационара привела к увеличению мозаичности лесов и улучшению условий для рыжей полевки. Комплексное воздействие всех отмеченных факторов привело к вспышке численности рыжей полевки в припечорской части предгорного района заповедника.

Ключевые слова: *рыжая полевка, динамика численности, влияние климата*

Численность мелких млекопитающих находится под совокупным контролем как внешних, так и внутренних факторов (Жигальский, 2002; Ивантер, 2005; Lidicker, 1988). При этом они могут дифференцированно влиять на динамику численности (Жигальский, 2011; Reed, Slade, 2008). Механизмы их взаимодействия в большинстве случаев остаются неясными (Krebs, 2011). Более того, возможно влияние синергического эффекта, проявляющегося в результате совместного воздействия разных факторов (Goswami et al., 2011).

В последние десятилетия популяционная динамика многих видов мелких млекопитающих в разных регионах северного полушария стала существенно меняться. По мнению многих исследователей, это является следствием глобального изменения климата (Истомин, 2009; Moritz et al., 2008; Myers et al., 2009 и др.). Оно привело к увеличению численности у одних видов (Бернштейн и др., 2004; Истомин, 2009; Myers et al., 2009; Franc et al., 2010) и уменьшению численности, а также нарушению цикличности – у других (Berteaux et al., 2006; Hörnfeldt et al., 2006; Ims et al., 2008). Основные последствия потепления климата, сказывающиеся на популяционной динамике мелких млекопитающих, – это трансформация среды обитания, изменение доступности пищи и выживаемости животных (Newman, Macdonald, 2013).

Климат, безусловно, является одним из важнейших, но и трудноуловимых предикторов изменения численности животных (Deitloff et al., 2010). Он может оказывать как прямое, так и косвенное воздействие. В первом случае климатические факторы (температура воздуха, осад-

ки) влияют на выживаемость животных (Окулова, Мышкин, 1973; Goswami et al., 2011 и др.). К примеру, нарушение цикличности полевков в Фенноскандии некоторые авторы объясняют увеличением числа теплых зим (Hoset et al., 2009). В такие зимы в приземном слое часто образуется корочка льда, которая способствует высокой смертности животных. Неблагоприятные погодные условия могут спровоцировать депрессию численности животных на огромной территории (Млекопитающие..., 1994). Во втором случае климатические перемены оказывают влияние на динамику мелких млекопитающих через урожаи ягод, семян хвойных и лиственных деревьев. В годы обильных урожаев или сразу после них часто регистрируются вспышки численности грызунов (Башенина, 1977; Jensen, 1982; Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996).

В настоящей работе представлены результаты многолетнего мониторинга за мелкими млекопитающими в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника. Основное внимание уделяется описанию вспышки численности рыжей полевки и возможных причин этого уникального для данного района явления.

Материалы и методы

Мониторинг мелких млекопитающих в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника был организован в 1984 г. в урочище Гаревка в 5 км выше кордона Шежым-Печорский. Количественные учеты животных проводились здесь ежегодно во второй половине лета с использованием стандартных методов – ловушко-линий, а начиная с 1988 г. – и ловчих канавок. Ими были охвачены наиболее распространенные ме-

стообитания в разных структурных элементах ландшафта – ельник зеленомошный на плакоре, ельник высокотравный в пойме р. Печоры и ельник зеленомошно-папоротниковый на гряде. В работе использованы данные с 1988 по 2014 г.

Метод ловушко-линий заключался в расстановке на стационарной линии 100 шт. давилок Геро через 5 м друг от друга. В качестве приманки брали хлебные кубики, смоченные в растительном масле. Учет проводился в течение 4-5 сут. Проверка ловушек осуществлялась один раз в сутки – утром. За показатель относительной численности принимали число особей, приходящихся на 100 ловушко-суток (лов.-сут.). Этот метод характеризуется определенной избирательностью: основную массу отловленных зверьков составляют лесные полевки, которые охотно идут на хлебную приманку. За период исследований было отработано 36 440 лов.-сут. и отловлено 6580 зверьков, из которых 2613 экз. (39.7%) составляла рыжая полевка.

В качестве ловчих канавок использовали траншеи протяженностью 50 м. На дно каждой канавки вкапывали пять конусов, расположенных на расстоянии 10 м друг от друга. Конусы на 1/3 заливались водой, что способствовало быстрой гибели зверьков и их сохранности. Животные, как правило, попадали в канавки в ночное время, поэтому их проверяли один раз в сутки в утренние часы. За показатель относительной численности принимали число животных, отловленных на 100 конусо-суток (экз. на 100 кон.-сут.). В отличие от метода ловушко-суток, этот метод лишен избирательности. Всего отработано 6100 кон.-сут и поймано 13 525 особей разных видов, из которых только 1615 экз. (11.9%) пришлось на рыжую полевку.

Для выявления связей численности животных с факторами среды применяли непараметрические и параметрические статистические методы. В первом случае 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). Анализ временных рядов рыжей полевки проводили при помощи автокорреляционного и спектрального анализов. Исходные данные предварительно логарифмировали, так как распределение годовых показателей численности сильно уклонялось от нормального (соответствие проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова). Все вычисления проводились с использованием программного пакета Statistica 6.0 for Windows.

Результаты

В районе предгорного стационара отмечены три вида лесных полевок – красная *Myo-*

des (Clethrionomys) rutilus, рыжая *M. glareolus* и красно-серая *M. rufocanus*. Последняя является здесь редким видом, что объясняется отсутствием в данной местности оптимальных местообитаний, которыми служат каменистые россыпи. По отловам в давилки доля этого вида среди лесных полевок составила 0.2%, по отловам в канавки – 3.6%. Красная и рыжая полевки – многочисленные виды, входящие в число доминантов среди мелких млекопитающих. За период многолетних исследований их соотношение сильно менялось. Обилие рыжей полевки, для которой Печоро-Ильчский заповедник является периферией ареала, оказалось здесь выше, чем в соседних западных районах Русской равнины (Бобрецов и др., 2004).

Для рыжей полевки предгорного района характерны циклические изменения численности (рис. 1). При расчете автокорреляционной функции значимыми оказались периоды в четыре и два года. В первом случае коэффициент корреляции составил +0.36, во втором –0.53. Это означает, что подъемы численности полевки регистрируются каждые четыре года с последующим ее падением на второй год. Близкие результаты показал и спектральный анализ. Он выявил достоверные высокочастотные циклы в 3.3 и 4.2 года. При этом показатели численности вида, полученные в результате отловов давилками и канавками, изменялись синхронно. Корреляция между ними была высокой ($r = +0.86$; $t = 8.53$; $p = 0.0000$).

До начала 2000-х гг. средняя численность рыжей полевки, судя по данным отловов в канавки, была относительно невысокой и составляла 20.1 экз. 100 кон.-сут. Показатели обилия на фазе пика обычно не превышали 30 экз. на 100 кон.-сут. Исключение составил лишь 1988 г. (58.0 экз.), но такая высокая численность продержалась всего лишь один год. В этот период в уловах доминировала красная полевка, а доля рыжей полевки составляла лишь 36.9%. Рост обилия последней отмечен с 2001 г. одновременно с красной полевкой. Это отразилось, прежде всего, на высоте пиков численности. У рыжей полевки показатели обилия на этой фазе составляли в среднем 53.2 экз. на 100 кон.-сут. Ее удельный вес в уловах лесных полевок с 2001 по 2007 г. несколько уменьшился из-за роста численности красной полевки (34.3%). Но уже с 2008 по 2011 г. на фоне снижения обилия красной полевки увеличился до 58.8%. Самые значительные изменения в численности рыжей полевки произошли в последние годы. Уже на фазе подъема в результате интенсивного размножения животных показатели обилия вида к концу сезона составили 82.3 экз. на 100 кон.-сут., а его доля – 84.9%. На следующий год рост численности, несмотря на его высокий уровень, продолжился. В 2013 г. зарегистрировано максимальное обилие рыжей полевки на предгорном стационаре: средний показатель по всем биотопам достигал 110.3 экз. на 100 кон.-сут. Ее доля в отловах составила

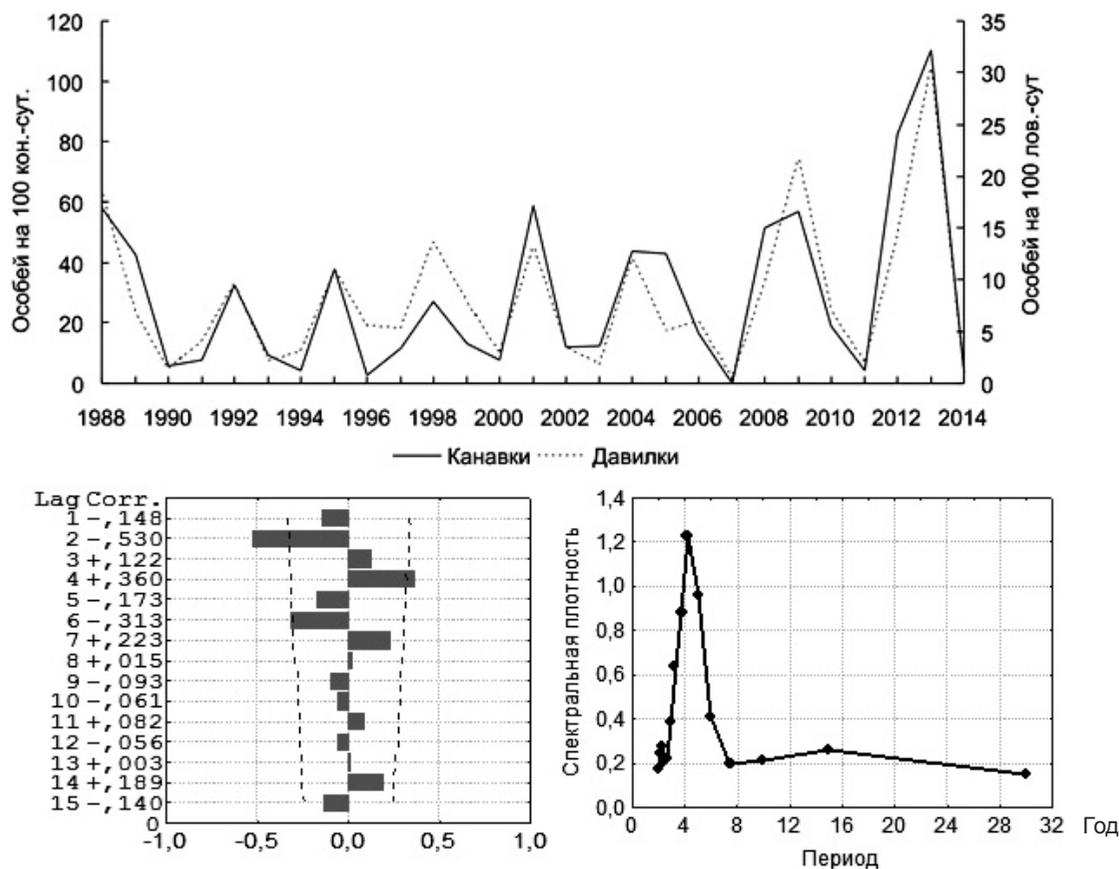


Рис. 1. Динамика численности рыжей полевки в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника. Внизу слева – коррелограмма численности, справа – спектральная плотность численности (построены на основе показателей учета давилками).

80.9%. В 2014 г. численность лесных полевков уменьшилась до минимума, но при этом обилие рыжей полевки (2.5 экз.) было несколько выше красной (1.6 экз. на 100 кон.-сут.). Таким образом, рыжая полевка в течение всего последнего цикла господствовала среди лесных полевков. В 2012 г. она занимала первое место среди всех видов мелких млекопитающих, а в 2013 г. уступала по численности обыкновенной и средней бурозубкам. При этом изменения обилия рыжей полевки были синхронизированы во времени с красной полевкой. Показатель корреляции Спирмена между ними равнялся +0.60 ($t = 3.74$; $p = 0.0009$). За весь период наблюдений расхождение пиков между этими видами наблюдалось лишь в самом его начале. Однако этого не произошло во время вспышки численности рыжей полевки: пики обилия у этих видов в данном случае совпали.

Аналогичная картина наблюдалась и по отловам в давилки. Средний уровень численности на фазе пиков до 2007 г. составлял всего 12.9 экз., а в последний цикл – 30.4 экз. на 100 лов.-сут. Соответственно, менялась и доля рыжей полевки в сборах лесных полевков – от 43.5 до 69.2%. Особенно она была значительной на фазах подъема и пика обилия – 83.7-85.6%.

Поведение популяции во времени наиболее удобно визуализировать путем построения фазового портрета динамики численности ви-

да, образованного значениями обилия в настоящий момент времени (ось абсцисс) и значениями скорости изменения обилия (ось ординат) (рис. 2). Годы, приходящиеся на определенную фазу популяционного цикла, образуют компактные группы в фазовом пространстве. По ширине фазового портрета можно судить об устойчивости колебаний численности. В целом, для рыжей полевки предгорий характерна относительно незначительная амплитуда колебаний. Исключение составил лишь 2008 г., когда на фазе роста обилия полевков сильно возросло, что свидетельствует о некоторой хаотичности в динамике популяции. Большинство циклов на фазовом портрете ограничены значениями обилия от 0 до 58 экз. на 100 кон.-сут и скоростью изменения численности от -16.6 до 8.8. На этом фоне последний цикл (2011-2014 гг.) значительно отличается от остальных. Его особенностью являются высокие показатели численности (2012-2013 гг.) в диапазоне ее скорости изменения от 19.9 до -22.1.

В разных местообитаниях динамика популяции рыжей полевки имеет определенные особенности. Это обусловлено, прежде всего, степенью благоприятствования условий в биотопах для данного вида. Рыжая полевка была обычной в ельниках высокотравном и зеленомошно-папоротниковом (табл. 1). Однако только в первом биотопе она превышала численность

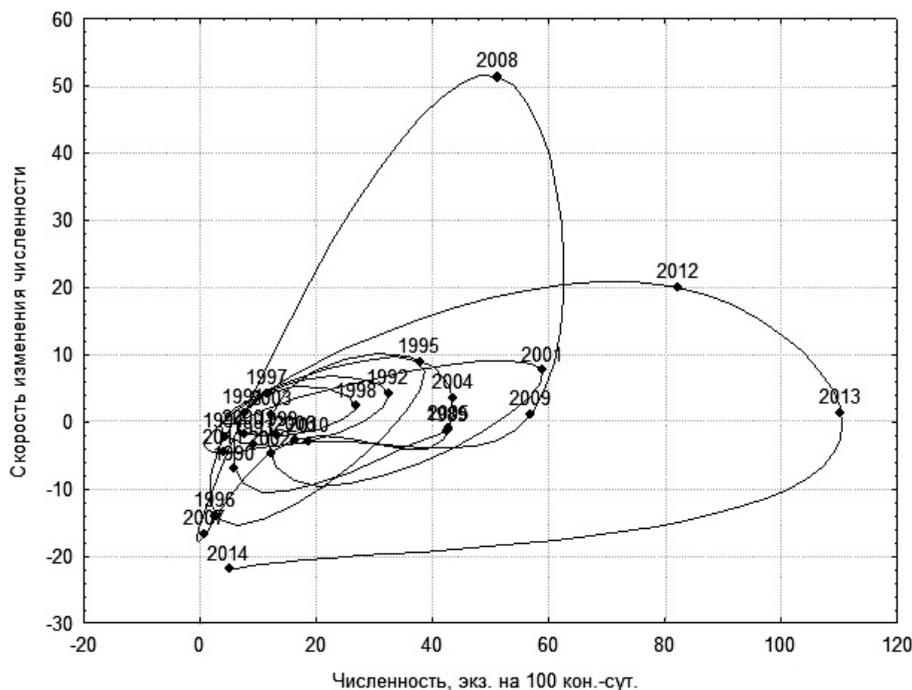


Рис. 2. Фазовый портрет динамики численности рыжей полевки в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника.

красной полевки: по отловам в давилки ее доля здесь составила 64.2%. В ельнике зеленомошном на плакоре рыжая полевка была редким видом (11.8%). В этом местообитании средние показатели ее обилия в два (по отловам в канавки) и пять раз (по отловам в давилки) ниже, чем в самых оптимальных стациях. На фазе пика индексы обилия рыжей полевки в ельнике зеленомошном колебались от 2.0 до 8.6 (в среднем 4.3) экз. на 100 лов.-сут, и только в 1989 г. этот показатель составил 14.3 экз. на 100 лов.-сут. В ельнике высокотравном численность была более стабильной по годам. На фазе пика она изменялась от 16.5 до 26.0 (в среднем 20.6) экз. на 100 лов.-сут. Во время вспышки обилия рыжая полевка стала наиболее многочисленным видом среди лесных полевок во всех местообитаниях, в том числе и в несвойственных ей стациях. В 2013 г. ее доля в уловах давилками в ельнике зеленомошном плакорном достигала

80%. Показатель численности красной полевки в этом «коренном» для нее местообитании составил 6.0 (при среднем уровне 10.1) экз., тогда как для рыжей полевки – 24 экз. на 100 лов.-сут. Вспышка численности рыжей полевки произошла на фоне существенных изменений климатических параметров среды. С середины 60-х гг. прошлого века отмечен рост среднегодовой температуры воздуха (Бобрецов и др., 2001). Если в период с 1965 по 1999 г. этот показатель составлял $-0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, то уже с 2000 по 2013 г. – $+0.4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Различия между этими периодами превысили $1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ и оказались достоверными ($t = 3.82; p < 0.001$). Годы резкого подъема численности рыжей полевки характеризовались значительными отклонениями в температуре воздуха и сумме осадков в наиболее неблагоприятные для мелких млекопитающих сезоны – весной и осенью (табл. 2). В летние месяцы отмечено уменьшение количества осадков, но увеличение их числа в начале зимы. В целом, изменение этих условий можно считать вполне благоприятными для полевок.

Обсуждение

Изменение численности лесных полевок в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника является частью общей закономерности, обусловленной глобальным изменением климата. Подобные перемены среди близких видов мелких млекопитающих отмечены в последние десятилетия во многих регионах. Постепенное снижение численности красной полевки и повышение обилия рыжей зафиксировано в Уд-

Таблица 1
Численность рыжей полевки и ее доля среди лесных полевок в разные периоды в предгорьях Печоро-Илычского заповедника

Биотопы	Периоды					
	До 2012 г.			2012-2014 гг.		
	Min-max	Индекс обилия	Доля вида	Min-max	Индекс обилия	Доля вида
Канавки (1988-2014 гг.)						
Ельник зеленомошный	0-64.0	18.8	30.3	2.0-127.3	72.0	68.3
зеленомошно-папоротниковый	1.7-72.0	31.0	41.6	3.6-129.1	60.6	91.4
высокотравный	0-72.5	28.4	51.0	9.4-110.8	64.9	70.8
Давилки (1985-2014 гг.)						
Ельник зеленомошный	0-14.3	2.0	11.8	0-24.0	9.7	53.5
зеленомошно-папоротниковый	0-28.0	7.9	34.1	0.2-31.8	13.8	73.0
высокотравный	0-28.4	11.4	64.2	2.3-35.5	22.1	70.9

Таблица 2

**Характеристика климатических параметров
в разные временные периоды**

Климатические параметры	Периоды		Отклонение
	1985-2009 гг.	2010-2013 гг.	
Температура воздуха текущего года			
средняя годовая	-0.2	+0.2	+0.4
февраль	-15.2	-18.0	-2.8
март	-6.5	-10.2	-3.7
апрель	+0.04	+2.6	+2.7
май	+6.9	+8.8	+1.9
июнь	+14.2	+15.3	+1.1
июль	+16.9	+18.1	+1.2
Температура воздуха предыдущего года			
сентябрь	+7.1	+8.7	+1.6
октябрь	+0.8	+2.4	+1.6
ноябрь	-9.5	-6.05	+3.4
Сумма осадков текущего года			
годовая	675.0	619.9	-55.1
март	38.1	29.7	-8.4
апрель	38.1	55.2	+17.1
май	58.1	44.4	-13.7
июнь	75.4	59.3	-16.1
июль	79.7	46.8	-32.9
Сумма осадков предыдущего года			
август	81.2	72.3	-8.9
сентябрь	64.1	75.1	+11.0
октябрь	62.7	60.7	-2.0
ноябрь	53.1	73.1	+20.0

муртии и на севере Архангельской области (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 последние десятилетия отмечен значительный рост обилия белоногого хомячка *Peromyscus leucopus* (Myers et al., 2009), который сопровождался в некоторых районах уменьшением численности луговой полевки *Microtus pennsylvanicus* (Deitloff et al., 2010).

Основными факторами таких изменений зачастую выступают разные климатические параметры. Так, Н.М. Окулова и Г.Д. Катаев (2006) считают, что трансформация численности лесных полевок на европейском Севере вызвана изменением температурного режима. Ключевым фактором расселения рыжей полевки из лесов в степи в Центрально-Черноземном заповеднике стало увеличение количества осадков весной и в начале лета (Пузаченко, Власов, 2000). Повышение обилия белоногого хомячка *Peromyscus leucopus* в районе Великих озер в Северной Америке совпало со значительным ростом показателей минимальной температуры апреля (Martin, 2010).

Безусловно, климат является одним из важнейших факторов изменчивости численности мелких млекопитающих. Например, в Карелии уровень численности перезимовавших животных рыжей полевки 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 объясняемой дисперсии (Ивантер, Жигальский, 2000). Подобные связи между обилием лесных полевок и климатическими параметрами обнаружены и в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника. На численность рыжей полевки достоверно влияют шесть факторов, красной полевки – три (табл. 3). Это существенно меньше по сравнению с другими районами европейского Севера, где обилие лесных полевок находится под контролем

большого числа климатических параметров как текущего года, так и сезонов предыдущего (Окулова и др., 2004; Ивантер, 2005). Возможно, сокращение числа факторов связано с неустойчивостью климата в Предуралье, обусловленной пограничным положением района между равниной и горами.

Вместе с тем, на разные виды полевок Печоро-Илычского заповедника оказывают влияние различные факторы. Для рыжей полевки значимыми оказались температурный режим в марте текущего года (чем холоднее, тем больше численность) и в октябре предыдущего года (чем теплее месяц, тем выше численность жи-

Таблица 3

**Оценка влияния климатических факторов
на динамику численности лесных полевок
по результатам множественного регрессионного анализа**

Факторы	Рыжая полевка			Красная полевка		
	β	t	p	β	t	p
Температура воздуха						
в феврале текущего года	–	–	–	-0.432	2.32	0.031
в марте текущего года	-0.578	3.89	0.0008	–	–	–
в апреле текущего года	–	–	–	-0.470	2.44	0.024
в октябре предыдущего года	+0.667	4.25	0.0003	–	–	–
Осадки						
в марте текущего года	–	–	–	+0.41	2.20	0.040
в июне текущего года	-0.430	3.10	0.008	–	–	–
в августе предыдущего года	+0.357	3.04	0.009	–	–	–
в сентябре предыдущего года	+0.395	2.91	0.012	–	–	–
в октябре предыдущего года	-0.320	2.25	0.041	–	–	–

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

вотных на следующий год). Большое значение имели осадки 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 имеют и осадки в июне. На это в свое время указывал В.П. Теплов (1960), анализируя динамику численности лесных полевок в верхнепечорской тайге. Сухая погода в октябре в сочетании с более высокой температурой воздуха лучше сказывается на выживании животных, чем дождливая и прохладная. Из всех перечисленных факторов наиболее значительные изменения в 2010-2013 гг., по сравнению с предыдущим периодом, произошли в температуре воздуха, и они были благоприятными для полевок. Март оказался холоднее на 3.7 °С, а октябрь предыдущего года – теплее на 1.6 °С. Вклад этих параметров в общую изменчивость численности рыжей полевки выше количества осадков.

В то же время ухудшение или улучшение условий среды для красной полевки в этот период может оказывать сильное влияние на численность рыжей полевки. Среди выявленных факторов, с которыми отмечена связь численности красной полевки в Печоро-Илычском заповеднике, – температура воздуха в феврале и апреле и количество осадков в марте (в это время они выпадают еще в виде снега). Интерпретировать первую зависимость с биологической точки зрения очень сложно, хотя подобная связь отмечена у красной полевки и на севере Архангельской области (Окулова и др., 2004). В 2010-2013 гг. этот месяц был значительно холоднее (на 2.8 °С) по сравнению с предыдущим годом. Теплая погода в апреле негативно влияет на осеннюю численность красной полевки. Это связано с тем, что наибольшая смертность животных в печорской тайге наблюдается ранней весной в период их полового созревания. Положительные температуры в апреле раньше времени разрушают снежный покров, вызывая нестабильность условий среды в приземном слое: в результате частых возвратов холодов существенная часть зверьков погибает (Бобрецов, 2009). Этот месяц оказался на 2.7 °С теплее, что явилось неблагоприятным фактором для красной полевки. Кроме того, сумма осадков в марте стала немного меньше, что при увеличении температуры воздуха приводит к раннему разрушению снежного покрова в апреле.

Подводя итоги анализа влияния разных климатических факторов на динамику численности лесных полевок, можно утверждать, что погодная ситуация в 2010-2013 гг. являлась более благоприятной для рыжей полевки. Вместе с тем, наблюдалось устойчивое негативное воздействие температурного режима на обилие красной полевки ранней весной. Однако сами по се-

бе эти факторы (значения их β -коэффициентов регрессии оказались относительно небольшими) не смогли бы вызвать такой мощной вспышки численности рыжей полевки.

Важным фактором сильного влияния на обилие мелких млекопитающих является трансформация местообитаний. Рыжая и красная полевки довольно четко разделены в пространстве, расходясь по разным местообитаниям. Рыжая полевка тесно связана с неморальными растительными сообществами (Европейская рыжая полевка, 1981; Шварц и др., 1992), поэтому на европейском Севере этот вид – типичный обитатель пойменных травяных местообитаний, а также зарастающих вырубков. На периферии ареала обычно стенотопность видов возрастает (Башенина, 1977). В предгорном районе Печоро-Илычского заповедника рыжая полевка концентрируется в поймах рек, но и здесь она в некоторые годы уступает по численности красной полевке. В плакорных моховых лесах вид отмечен в небольшом количестве только во время подъемов численности.

Трансформация местообитаний в предгорных ельниках идет за счет «оконной» динамики лесов и катастрофических явлений – ветровалов. Они вызывают сильные ветры, повторяемость которых за последнее два десятилетия в северном регионе значительно возросла (Васильев, 2009). Об их масштабе говорит тот факт, что на севере Пермского края и на сопредельных районах Республики Коми (куда входит и стационар) с 2001 по 2012 г. выявлено 16 участков массовых ветровалов общей площадью более 11.5 тыс. га. Протяженность самого крупного из них составила 85 км при максимальной ширине в 19 км (Шихов, 2013). Крупномасштабные ветровалы могут приводить к существенным изменениям на ландшафтном уровне (Уланова, Чередниченко, 2012). Однако на самом стационаре они занимают относительно небольшую площадь – около 5%. Более существенным оказывается влияние ветров на спонтанную («оконную») динамику лесов, которая является естественным процессом в перестойных и спелых лесах (Громцев, 2008) и сопровождается вывалом как отдельных деревьев, так и их групп. В последнее десятилетие на стационаре наблюдался рост числа «оконов» в древостоях. Выпадение деревьев ускоряется и тем, что здесь увеличивается число усыхающих деревьев, которые раньше других падают во время сильных ветров.

Уже в первые годы после ветровальных воздействий среда обитания в окнах и на ветровалах сильно меняется. В ельниках моховых появляются травянистая растительность и лиственный подрост. В них формируются относительно благоприятные условия и для рыжей полевки. Поэтому при увеличении численности вид может закрепляться на этих небольших трансформированных участках. Широкая трансформация местообитаний довольно быст-

ро приводит к перестройкам видовой структуры животных (Истомин, 2009; Лукьянова, 2013). Например, в средней тайге Республики Коми в бассейне среднего течения Вычегды, по наблюдениям И.Ф. Куприяновой, за очень короткий срок произошла смена доминантов среди лесных полевков: красная полевка была замещена рыжей (Куприянова, Бобрецов, 2006). Пусковым механизмом изменения в соотношении близких видов в данном случае стало значительное увеличение площади зарастающих вырубок. При этом обилие рыжей полевки выросло как на вырубках, так и в плакорных лесных местообитаниях, а численность красной – уменьшилась, в том числе и в моховых ельниках.

Заключение

Впервые за 25 лет наблюдений за мелкими млекопитающими в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника была отмечена вспышка численности рыжей полевки. Средний показатель обилия в 2012-2013 гг. превысил 100 экз. на 100 кон.-сут. До этого времени численность вида на фазе пиков обычно не превышала 30 экз. на 100 кон.-сут. Высокая численность полевки держалась в течение двух лет. В этот период рыжая полевка была самым многочисленным видом среди мелких грызунов во всех местообитаниях. Она преобладала и в таких нетипичных стациях, как ельники зеленомошные плакорные. При этом численность близкого вида – красной полевки – значительно снижена по сравнению с предыдущими годами. Эта вспышка особенно тем, что она произошла в периферийной части ареала рыжей полевки.

Причин этого беспрецедентного явления несколько, и все они напрямую или косвенно связаны с изменением климата. Климатические параметры входят в число важных факторов среды, непосредственно влияющих на популяционную динамику мелких млекопитающих. На это указывает наличие достоверных связей показателей обилия животных с температурой и суммой осадков. Правда, число таких связей невелико, к тому же значения коэффициентов корреляции относительно незначительны. Но все же климатические изменения, происшедшие в период резкого подъема численности рыжей полевки, оказались более благоприятными для этого вида, чем для красной полевки. Кроме того в последнее время произошла заметная трансформация лесных массивов в окрестностях стационара. В результате усиления повторяемости сильных ветров на фоне усыхания древостоев ускорился процесс спонтанной динамики лесов, следствием чего стало появление большого числа ветровальных «окон» в лесном пологом. Увеличение мозаичности лесов (в особенности на плакоре) сказалось на улучшении условий среды для рыжей полевки. Комплексное воздействие всех отмеченных факторов привело к вспышке численности ры-

жей полевки в припечорской части предгорного района заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.
- Бернштейн А.Д., Алекина Н.С., Коротков Ю.С. и др. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом: экологические предпосылки активизации европейских лесных очагов // Изменение климата и здоровье России в XXI веке. М.: Изд-во «АдамантЪ», 2004. С. 105-113.
- Бобрецов А.В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн., 2009. Т. 88. № 9. С. 1115-1126.
- Бобрецов А.В., Ануфриев В.М., Братцев А.А. и др. Изменения климата Северо-Востока Европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет, 2001. С. II-48-II-55.
- Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М. и др. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 2004. 464 с.
- Васильев Е.В. Условия возникновения и краткосрочный прогноз сильных шквалов на европейской территории России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.
- Громцев А.Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск, 2008. 238 с.
- Европейская рыжая полевка / Отв. ред. Н.В. Башенина. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн., 2002. Т. 81. № 9. С. 1078-1106.
- Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Известия РАН. Сер. биол., 2011. № 6. С. 733-746.
- Ивантер Э.В. Популяционные факторы динамики рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. С. 48-63. – (Тр. Карельского НЦ РАН; Вып. 7).
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн., 2000. Т. 79. № 8. С. 976-989.
- Истомин А.В. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестник Российского гос. ун-та им. И. Канта, 2009. Вып. 7. С. 15-22.
- Куприянова И.Ф., Бобрецов А.В. Региональные особенности размножения лесных полевков на европейском Севере // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала: Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2006. С. 87-92.
- Лукьянова Л.Е. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 42 с.
- Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / Под ред. А.А. Естафьева. СПб.: Наука, 1994. 280 с. – (Фауна европейского северо-востока России. Млекопитающие. Т. 2. Ч. 1).

- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д., Копылова Л.Ф. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полевок в Удмуртии // Циклы природы и общества: Матер. V Междунар. конф. Ставрополь, 1998. Ч. 2. С. 208-210.
- Окулова Н.М., Зубчанинова Е.В., Хляп Л.А., Слюсарев В.И. 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. Пушино, 2005. С. 167-177.
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Многолетние тенденции в природе и численность лесных полевок Русского Севера // Экологические проблемы Севера: Матер. Междунар. конф. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2006. Ч. 2. С. 166-168.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования, 2004. Т. 5. С. 33-47.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зол. журн., 1973. Т. 52. Вып. 12. С. 1849-1860.
- Пузаченко А.Ю., Власов А.А. 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. Тула, 2000. Вып. 16. С. 152-170.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар, 1960. Вып. 8. С. 5-222.
- Уланова Н.Г., Чередниченко О.В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского НЦ РАН, 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1399-1402.
- Ферстер Э., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983. 302 с.
- Холлендер М., Вульф Д.А. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика, 1983. 518 с.
- Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.
- Шихов А.Н. Исследование последствий сильных шквалов и смерчей в пермском крае с применением данных дистанционного зондирования Земли // Географический вестник, 2013. № 1 (24). С. 78-87.
- Якимова А.Е. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пензенского гос. пед. ун-та, 2008. Ч. 2. С. 306-308.
- Berteaux D., Humphries M.M., Krebs C.J. et al. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // *Climate Research*, 2006. Vol. 32. P. 151-158.
- Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // *Journal of Mammalogy*, 2010. Vol. 91. № 1. P. 193-199.
- Franck K.E., Hayhoe K., Saunders M., Maurer E.P. Ecosystem adaptation to climate change: Small mammal migration pathways in the Great Lakes states // *Journal of Great Lakes Research*, 2010. Vol. 36. P. 86-93.
- Goswami V.R., Getz L.L., Hostetler J.A. et al. Synergistic influences of phase, density, and climatic variation on the dynamics of fluctuating populations // *Ecology*, 2011. Vol. 92. № 8. P. 1680-1690.
- Hörnfeldt B., Christensen P., Sandstrom P., Ecker F. Long-term decline and local extinction of *Clethrionomys rufocanus* // *Oikos*, 2006. Vol. 50. P. 103-113.
- Hoset K.S., Galliard J.F.L., Gundersen G. Demographic responses to a mild winter in enclosed vole populations // *Popul. Ecol.*, 2009. Vol. 51. P. 279-288.
- Ims R.A., Henden J.A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // *Trends in Ecology and Evolution*, 2008. Vol. 23. № 2. P. 79-86.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic // *Acta Theriol.*, 1996. Vol. 41. № 1. P. 1-34.
- Jensen T.S. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests // *Oecologia*, 1982. Vol. 54. P. 184-192.
- Krebs C.J. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada // *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.*, 2011. Vol. 278. № 1705. P. 481-489.
- Lidicker W. Solving the enigma of microtine «cycles» // *J. Mammal.*, 1988. Vol. 69. № 2. P. 225-235.
- Martin N. Effects of climate change on the distribution of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*), an ecologically and epidemiologically important species. PhD Thesis. University of Michigan, 2010. 24 p.
- Moritz C., Patton J.L., Conroy C.J. et al. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA // *Science*, 2008. Vol. 322. № 5899. P. 261-264.
- Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G. et al. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region // *Global Change Biology*, 2009. Vol. 15. № 6. P. 1434-1454.
- Newman C., Macdonald D.W. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals // *Terrestrial biodiversity Climate change impacts report card* Technical paper. University of Oxford, 2013. 40 p. Режим доступа: <http://www.lwec.org.uk/sites/default/files/Mammals.pdf>.
- Reed A.W., Stale N.A. Density-dependent recruitment in grassland small mammals // *Journal of Animal Ecology*, 2008. Vol. 77. P. 57-65.