

## ВЛИЯНИЕ ЛАНДШАФТНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*)

© 2018 г. А. В. Бобрецов<sup>a, b, \*</sup>, Л. Е. Лукьянова<sup>c, \*\*</sup>, К. В. Маклаков<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, Россия, 169436, Якша, ул. Ланиной, 8

<sup>b</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия, 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

<sup>c</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: avbobr@mail.ru

\*\*e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.12.2017 г.

Изучено влияние ландшафтной неоднородности на изменение численности обыкновенной бурозубки. Проанализированы многолетние временные ряды (1987–2017 гг.) показателей обилия вида в равнинном и предгорном районах Печоро-Ильчского заповедника при помощи метода спектрального анализа Фурье. В динамике численности землероек предгорного района выявлена циклическая составляющая, равная 3 годам, и менее значимая составляющая, равная 5 годам. В равнинном районе изменения обилия животных более хаотические, и периодические компоненты во временном ряду выражены слабо. Также показано влияние ландшафтной неоднородности на численность и амплитуду ее колебаний у данного вида: их показатели значительны в предгорьях и невысоки на равнине.

**Ключевые слова:** ландшафтная неоднородность, обыкновенная бурозубка, динамика численности, циклы численности, амплитуда колебаний

**DOI:** 10.1134/S0367059718060045

Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) — один из самых распространенных и многочисленных видов палеарктических землероек. Ее численность по годам повсеместно колеблется в широких пределах. Считается, что она наиболее изменчива на периферии ареала и более устойчива в его центральных частях [1, 2]. Изменчив и сам характер колебаний обилия вида. В некоторых регионах популяции данного вида являются ациклическими или лишь с тенденцией к правильным 3–4-летним циклам [2–5]. Наряду с ними широко представлены также циклические популяции [1, 6–10]. Причем они встречаются не только в центре ареала данного вида, но и на его периферии [11]. В ряде районов в динамике численности обыкновенной бурозубки произошла смена циклических колебаний на хаотические [12–14]. Какие-либо географические закономерности в распространении типов динамики у данного вида отсутствуют. Нередко популяции с разным типом популяционной динамики соседствуют на относительно небольшой территории. В Финляндии, например, кроме ациклических [3] отмечены и циклические популяции [8, 11].

На формирование типа динамики популяций и амплитуды колебаний численности мелких млекопитающих большое влияние оказывает ландшафт-

ная неоднородность территории [15, 16]. Д. Ломан [17] утверждает, что любые различия в динамике популяций мелких млекопитающих прямо или косвенно должны быть связаны с ландшафтной структурой. В данном контексте наиболее важной ландшафтной характеристикой является “пейзажный рисунок” — состав и соотношение разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация [18].

Связь характера динамики численности с разными типами ландшафтов у мелких млекопитающих была продемонстрирована в основном на полевках. В отношении землероек она изучена очень слабо, поэтому нами были привлечены многолетние данные по обилию обыкновенной бурозубки в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника. Цель настоящей работы — анализ влияния ландшафтной неоднородности территории на характер динамики численности *Sorex araneus*: периодичность, амплитуда колебаний и синхронность изменений. Предполагается, что в разных типах ландшафтов, отличающихся структурой местообитаний и их качеством, динамика популяций данного вида будет различаться.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованы материалы ежегодных учетов мелких млекопитающих в равнинном и предгор-

ном районах Печоро-Ильчского заповедника с 1987 по 2017 г. Численность землероек оценивали при помощи ловчих канавок. Длина канавки составляла 50 м, на ее дно было вкопано 5 конусов. Учеты проводили во второй половине лета (конец июля–август). Ими были охвачены наиболее распространенные типы биотопов в каждом районе. За показатель относительной численности принимали число особей, пойманных за 10 сут работы канавки (ос. на 10 кан.-сут). Всего было отработано 3203 канавко-суток и отловлено 6600 зверьков. Учетные стационары расположены друг от друга на расстоянии 86 км.

Выбор ловчих канавок обусловлен тем, что землеройки довольно плохо идут в давилки на хлебную приманку. Доля обыкновенной бурозубки среди мелких млекопитающих предгорной тайги заповедника в учетах канавками составила 26.6%, тогда как в учетах давилками всего лишь 7.4%. Если в канавки землероек ловили в небольшом числе и в годы депрессий, то в давилках на этой фазе зверьки нередко отсутствовали в уловах. Уловистость в канавках отражает не только численность зверьков, но и их подвижность [19]. Однако, несмотря на это, показатели обилия, полученные при помощи двух методов, достоверно коррелировали между собой: значение коэффициента корреляции Спирмена составило  $+0.73$  ( $t(31) = 5.83$ ;  $p < 0.001$ ).

Важным требованием для использования статистических методов анализа временных рядов является их длительность. По этой причине не рекомендуется применять ряды, включающие менее 25–30 последовательных значений [20]. Наши данные удовлетворяют этим требованиям. Для выявления и оценки цикличности во временных рядах использовали метод спектрального анализа Фурье. Предварительно данные логарифмировали, так как распределение годовых показателей обилия уклонялось от нормального (соответствие проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова). Цель данного метода – разложение временного ряда на отдельные составляющие (гармоники), которые имеют различную амплитуду и частоту. Наиболее мощные из них, имеющие ярко выраженные пики на определенных значениях периодограммы, и представляли циклические составляющие. Для вычислений и построения диаграмм использовали программные пакеты Statistica 6.0 for Windows и PAST v. 3.17.

По данным физико-географического районирования равнинный и предгорный районы Печоро-Ильчского заповедника в качестве самостоятельных ландшафтных районов входят в состав разных физико-географических провинций и стран [21]. Равнинный район расположен в пределах восточной окраины Русской равнины. Он характеризуется однородным рельефом. Растительность этого района весьма однообразна.

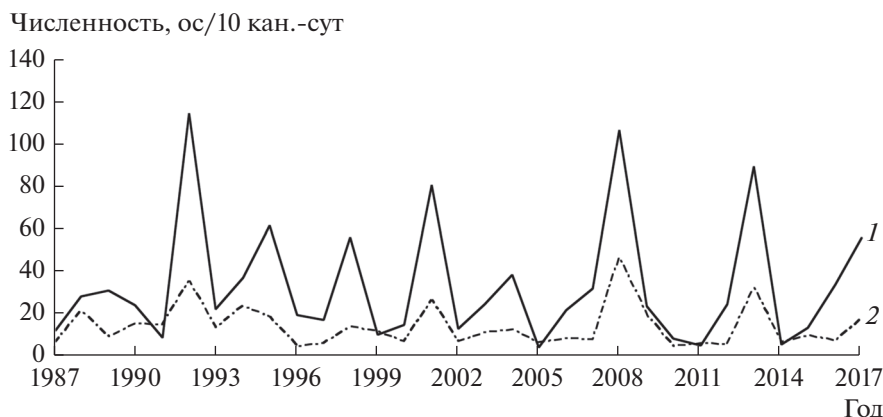
Здесь господствуют сосновые леса разного типа (86%), среди которых около половины (43%) занимают сосняки лишайниковые. Вторым неотъемлемым элементом данного ландшафта являются болота. Чередование сосняков и болот – характерная черта равнинного района. На ельники приходится всего 11% лесопокрытой площади. Они приурочены в основном к долинам рек и сильно фрагментированы.

Предгорный район расположен в пределах Уральской горной страны (Северный Урал) и представляет собой увалистую возвышенную равнину, которую в меридиональном направлении пересекают несколько гряд. Большая часть территории (76%) занята полидоминантной темнохвойной тайгой. Древостои сложены елью с большим участием пихты, кедра, березы и в меньшей степени сосны. Это в основном перестойные леса, для которых характерно развитие мощного мохового покрова. В понижениях между грядами преобладают ельники зеленомошные, долгомошные и сфагновые. Склоны гряд покрыты елово-пихтовыми лесами с большим участием в напочвенном ярусе крупных папоротников. В поймах рек большие площади занимают травяные леса.

Таким образом, рассматриваемые ландшафтные районы значительно различаются между собой по своим природным условиям. Благоприятные условия для обыкновенной бурозубки складываются в предгорном ландшафте, тогда как в равнинном районе преобладают неблагоприятные для землероек сухие сосновые леса и болота.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Показатели численности обыкновенной бурозубки в равнинном районе колебались по годам от 3.8 до 46.2 ос. при среднем уровне  $13.5 \pm 1.9$  ос., в предгорьях Северного Урала – от 3.1 до 114.5 при среднем уровне  $33.5 \pm 5.4$  ос. на 10 кан.-сут (рис. 1). В первом случае обилие землероек изменялось в 12 раз, во втором – в 37 раз. Стандартное отклонение показателей обилия для равнинной популяции равнялось 10.2, тогда как для предгорной оно составило 30. При этом изменения численности землероек в разных ландшафтных районах заповедника были довольно синхронны. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена  $r_s$  между обилием животных равнинного и предгорного районов составил  $+0.71$  ( $t(31) = 5.50$ ,  $p < 0.001$ ). Максимальные пики обилия животных на равнине (1992, 2001, 2008 и 2013 гг.) совпадали во времени со вспышками численности этого вида в предгорьях. Лишь в некоторые годы наблюдалась асинхронность в колебаниях численности.



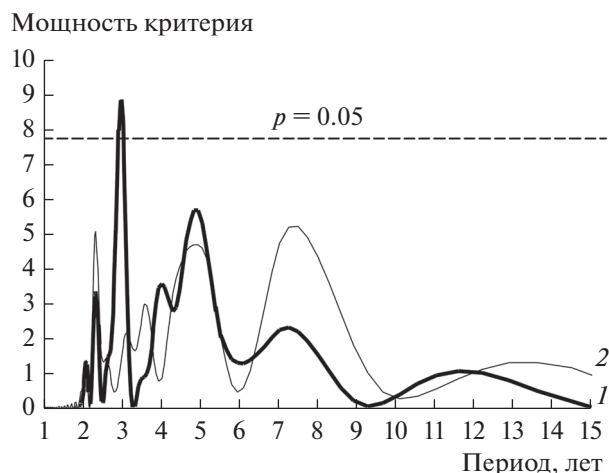
**Рис. 1.** Динамика численности обыкновенной бурозубки в предгорном (1) и равнинном (2) районах Печоро-Илычского заповедника.

Спектральный анализ выявил в динамике численности обыкновенной бурозубки в предгорном районе лишь одну мощную периодическую составляющую, равную 3 годам, и менее значимую составляющую с периодом 5 лет (рис. 2). Из 9 отмеченных здесь циклов 6 пришлись на частоту с периодом 3 года и 3 — на частоту длительностью 5 лет. Во временном ряду численности землероек равнинного района отсутствовали значимые периодические компоненты. В нем относительно невысокие гармоники присутствовали на частотах с периодами, равными 2,3, 5 и 7,7 годам, что свидетельствует о слабых периодических составляющих в динамике численности данного вида в равнинной части заповедника и ее хаотичности.

Траектория изменения обилия зависит от численности предыдущего года. Связь между этими двумя величинами статистически достоверна: показатель ранговой корреляции Спирмена для землероек равнинного района составил  $-0.78$  ( $t(31) = 5.30$ ,  $p < 0.001$ ), для предгорного  $-0.54$  ( $t(31) = 3.37$ ,  $p < 0.01$ ). Это позволяет делать прогноз о численности животных на следующий год. Так, при уровне показателей обилия менее 9 ос. на 10 кан.-сут численность обыкновенной бурозубки на равнине будет всегда увеличиваться, больше 15 ос. — уменьшаться. При уровне обилия от 9 до 15 ос. на 10 кан.-сут дальнейшая траектория изменения численности является неопределенной: она может как увеличиться, так и уменьшиться. В предгорном районе рост показателей происходит при уровне обилия менее 20 ос., уменьшение — при более 38 ос. на 10 кан.-сут. Зона неопределенности в изменении траектории динамики популяции в этом типе ландшафта выше (от 20 до 38 ос. на 10 кан.-сут).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В динамике численности обыкновенной бурозубки разных ландшафтных районов выявлены определенные различия. Наиболее значимые циклические колебания обилия землероек обнаружены только для предгорий Северного Урала (см. рис. 2) — длительность цикла здесь составляет 3 года. Подобные циклические изменения численности у этого вида не редки и отмечены как на периферии ареала, так и в его центре. Так, 3-летние циклы обнаружены у обыкновенной бурозубки в западной части Финляндии [8], 3–4-летние — в южной части Карелии [10]. Приведенные примеры показывают, что формирование циклов у землероек происходит и в относительно неблагоприятных условиях среды на периферии ареала. В центральной части ареала длина периода у циклических популяций обыкновенной бурозубки



**Рис. 2.** Периодограмма варьирования численности обыкновенной бурозубки в предгорном (1) и равнинном (2) районах Печоро-Илычского заповедника.

составляет также от 3 до 5 лет: в Беловежской пуще в Польше – 3 года [9], в средней полосе России – 3–5 лет [1]. Подобная периодичность в колебаниях численности этого вида отмечена и на востоке ареала: в Центральной Сибири – 4 года [6], на юге Западной Сибири – 3–4 года [22].

Следует отметить, что периодическая составляющая, равная 5 годам, присутствует и во временном ряду численности землероек предгорного района, но она относительно слабая: на нее пришлось третья часть общего числа отмеченных циклов. Наличие нескольких отличных по своей длительности циклов во временном ряду – довольно частое явление в динамике популяций животных [23]. Считается, что это увеличивает адаптационные возможности популяции к изменениям внешней среды [24].

В динамике численности обыкновенной бурозубки равнинного района периодические составляющие выражены слабо. Во временном ряду хотя и отмечено несколько пиков на определенных частотах, но эти периодические компоненты оказались статистически незначимыми. Обилие землероек в равнинном районе по сравнению с предгорьями характеризуется довольно низким уровнем – максимальные показатели численности здесь ниже в 2.5 раза.

Численность землероек и их распределение по биотопам определяются главным образом запасами потенциальных кормов и их доступностью [25]. Наиболее богаты в этом отношении ельники травяные, луга и ельники зеленомошные, которые представляют собой оптимальные местообитания для данного вида. В этих типах биотопов на равнине численность дождевых червей (один из основных кормов) составляет от 13.5 до 30.8 экз., а в более бедных (пессимальных) сосновых лесах – от 0.2 до 1.8 экз./м<sup>2</sup> [26]. В ельниках травяных предгорного района обилие дождевых червей возрастает до 80 экз./м<sup>2</sup> [27]. В соответствии с этим меняется и средняя численность землероек в биотопах. Так, в ельнике высокотравном равнинного района она составила 22.4 экз., в сосняке зеленомошном – 7.7 экз., а в сосняке лишайниковом – 3.2 экз. на 10 кан.-сут.

Известно, что изменения в соотношении оптимальных и pessимальных местообитаний в ландшафте влияют на общий уровень численности животных [18, 28]. При этом значение имеют не только изменения в структуре местообитаний, но и их площадь [29]. Увеличение числа оптимальных местообитаний и их площади приводит к возрастанию обилия мелких млекопитающих. В равнинном районе, где преобладают бедные в кормовом отношении сосновые леса, средний уровень численности обыкновенной бурозубки равен 13.5 ос. на 10 кан.-сут. В предгорном районе, где эти типы местообитаний отсутствуют, а

превалируют темнохвойные леса с высокой долей травянистых и зеленомошных стадий, средняя численность землероек составляет уже 33.5 ос. на 10 кан.-сут. При этом сходные биотопы в разных районах различались по уровню обилия животных, что является следствием ландшафтных эффектов. Показатели численности землероек в них были значительно выше в предгорьях, чем на равнине. Например, в ельнике травяном предгорного района среднее значение индекса обилия животных составило 36.9 ос., а в том же биотопе равнинного района – 22.4 ос. на 10 кан.-сут.

Таким образом, в зависимости от ландшафтной композиции (соотношения разных типов местообитаний) и уровня обилия динамика численности обыкновенной бурозубки может различаться. В Южной Карелии, где уровень численности мелких млекопитающих также незначителен, периодические компоненты в рядах динамики численности видов проявляются довольно слабо [30], как и в равнинном районе заповедника. Кроме того, равнинный район для обыкновенной бурозубки можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт, в котором оптимальные местообитания занимают небольшие участки и изолированы друг от друга – они как бы вкраплены в огромные площади неблагоприятных биотопов (сосняки лишайниковые, болота). Известно, что фрагментация ландшафта оказывает негативное воздействие на динамику популяций животных: численность мелких млекопитающих снижается [31] и сокращается ее амплитуда [32].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности обыкновенной бурозубки по своей периодичности и амплитуде колебаний различается между равнинным и предгорным ландшафтами Печоро-Ильчского заповедника. Периодические колебания обилия данного вида хорошо выражены только в предгорьях Северного Урала. Здесь зафиксированы циклы продолжительностью 3 года. Отмечена также слабая периодическая составляющая, равная 5 годам, – из девяти зарегистрированных циклов на нее приходится всего лишь два цикла. Динамика популяции равнинного района характеризуется большей хаотичностью. Численность и амплитуда ее колебаний оказалась выше в 2.5 раза у землероек предгорий Северного Урала, чем у животных равнинной части. Такие показатели во многом обусловлены структурой ландшафтов: в данном случае изменениями в соотношении площади оптимальных и pessимальных местообитаний. В предгорном районе оптимальные местообитания обыкновенной бурозубки занимают большие площади. В равнинном районе их площадь незначительна, к тому же эти участки

изолированы друг от друга. Поэтому равнинный район для обыкновенной бурозубки представляет собой естественный фрагментированный ландшафт, что негативно отражается на показателях численности вида и амплитуде ее колебаний.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ регистрации АААА-А17-117112850235-2) и Института экологии растений и животных УрО РАН “Экологические механизмы устойчивости, изменчивости и адаптивных перестроек популяций и сообществ животных” (№ 01201356803).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ходашева К.С., Елисеева В.И. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука, 1992. 112 с.
2. Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала // Поволжский экол. журн. 2004. № 2. С. 111–122.
3. Henttonen H., Haukisalml V., Kaikusalo A. et al. Long-term population dynamics of the common shrew *Sorex araneus* in Finland // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. № 4. P. 349–355.
4. Popov I.Y. Structure and dynamics of shrews on permanent plots in the European southern taiga // Advances in the Biology of Shrews II (Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists). New York, 2005. V. 1. P. 291–301.
5. Tomášková L., Bejček V., Sedláček F. et al. Population biology shrews (*Sorex araneus* and *S. minutus*) from a polluted area in central Europe // Advances in the Biology of Shrews II (Special publication of the international Society of shrew biologists). New York, 2005. V. 1. P. 189–197.
6. Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. № 4. P. 357–369.
7. Сергеев В.Е., Ильяшенко В.Б., Онищенко С.С., Колесова И.А. Многолетняя динамика таксоцены бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2001. Вып. 6. С. 785–790.
8. Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. Predator induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2005. V. 272. № 1559. P. 193–202.
9. Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bartoń K.A. Voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // Acta Theriol. 2012. V. 57. № 3. P. 205–216.
10. Гусева Т.Л., Коросов А.В., Беспятова Л.А., Аниканова В.С. Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии // Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2014. Т. 2. № 2. С. 13–20.
11. Tast J., Kaikusalo A., Jarvinen A. Population fluctuations of *Sorex araneus* at Kilpisjarvi, Finnish Lapland, as compared with rodent cycles // Advances in the Biology of Shrews II (Special publication of the international Society of shrew biologists). New York, 2005. V. 1. P. 215–228.
12. Дидорчук М.В. Динамика численности и структура населения мелких млекопитающих Рязанской Мещеры // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 1. С. 78–91.
13. Шефтель Б.И. Циклическая динамика популяций мелких млекопитающих и глобальные климатические изменения // Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах. Сургут: ИЦ СурГУ, 2014. С. 19.
14. Катаев Г.Д. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*: многолетние (1962–2015 гг.) наблюдения численности на Кольском полуострове // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ. (X съезд териологич. общ-ва при РАН). М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2016. С. 163.
15. Huitu O., Norrdahl K., Korpimäki E. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations // Oecologia. 2003. V. 135. № 2. P. 209–220.
16. Pearson S.M. Landscape ecology and population dynamics // Encyclopedia of Biodiversity. Waltham, MA: Academic Press, 2013. V. 4. P. 488–502.
17. Loman J. Small rodent population synchrony in western Sweden. Effects of landscape structure // Web Ecology. 2008. V. 8. № 1. P. 14–21.
18. Nabe-Nielsen J., Sibly R.M., Forchhammer M.C. et al. The effects of landscape modifications on the long-term persistence of animal populations // PLoS One. 2010. V. 5(1): e8932.
19. Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
20. Boonstra R., Krebs C.J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // Oecologia. 2012. V. 168. № 3. P. 601–620.
21. Шакиров А.В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.
22. Виноградов В.В. Многолетняя динамика и структура сообществ землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19. № 1. С. 131–139.
23. Ердаков Л.Н., Моролдоев И.В. Изменчивость многолетней цикличности в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 26–36.
24. Колтунов Е.В., Ердаков Л.Н. Особенности цикличности многолетней динамики вспышек массового размножения различных географических популяций сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans*

- sibiricus* Tschetv.) в Сибири // Современ. проблемы науки и образования. [Электронный ресурс]. 2013. № 6. URL: [www.science-education.ru/ru/article/view?id=11003](http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=11003)
25. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
  26. Крылова Л.П., Акулова Л.И., Долгин М.М. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми пединститут, 2011. 104 с.
  27. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шежимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 28–47.
  28. Lidicker W.Z. The landscape concept: something old, something new // *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation*. Ed. W.Z. Lidicker. Minneapolis: University of Minnesota Press. 1995. P. 3–19.
  29. Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press, 1999. 328 p.
  30. Ивантер Э.В., Коросов А.В., Якимова А.Е. Эколого-статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих на северном пределе ареала (Северо-Восточное Приладожье) // *Экология*. 2015. № 1. С. 57–63. [Ivanter E.V., Korosov A.V., Yakimova A.E. Ecological and statistical analysis of long-term changes in the abundance of small mammals at the northern limit of the range (Northeastern Ladoga Region) // *Rus. J. Ecol.* 2015. V. 46. № 1. P. 89–95.]
  31. Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // *Oikos*. 2004. V. 107. № 2. P. 376–392.
  32. Dalkvist T., Sibly R.M., Topping C.J. How predation and landscape fragmentation affect vole population dynamics // *PLoS One*. 2011. V. 6(7): e22834.