

<b>Вестник Сыктывкарского университета</b> (научный журнал)	<b>Серия 2</b>  Биология Геология Химия Экология	<b>12+</b>  <b>Выпуск 1(13) 2020</b>
--	---	--

## СОДЕРЖАНИЕ

Петров Олег Владимирович (10.02.1916 – 19.09.2000)	3
<b>От редакционной коллегии</b>	
ОЛЕГ ВЛАДИМИРОВИЧ ПЕТРОВ (1916–2000)	4
<b>СТАТЬИ</b>	
<i>Доровских Г.Н.</i> ОЧЕРК О ПЕТРОВЕ	
<i>Dorovskikh G.N.</i> AN ESSAY ON PETROV	11
<b>Зоология</b>	
<i>Лукьянова Л.Е.</i> ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ( <i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i> Schreber, 1780) В МЕНЯЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА	
<i>Lukeyanova L.E.</i> DYNAMICS OF SPATIAL DISTRIBUTION OF THE ABUNDANCE OF BANK VOLE ( <i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i> Schreber, 1780) UNDER CHANGING BIOTOPIC CONDITIONS ON RESERVED TERRITORY OF THE MIDDLE URAL	28
<i>Гаврилов А.Л.</i> ПАРАЗИТОФАУНА ПЕЛЯДИ <i>COREGONUS PELED</i> (GMELIN,1788) В ОЗЁРАХ БАСЕЙНА РЕКИ ЩУЧЬЯ (ЯНАО)	
<i>Gavrilov A.L.</i> PARASITE FAUNA OF PELED <i>COREGONUS PELED</i> (GMELIN,1788) IN LAKES BASIN OF SCHUCH'YA RIVER (YANAO)	40
<i>Доровских Г.Н.</i> СТРУКТУРА ПАРАЗИТОФАУНЫ ГОЛЬЯНА <i>PHOXINUS PHOXINUS</i> (Linnaeus, 1758) (CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE Bonaparte, 1832) В СВЯЗИ С РАЗМЕРАМИ ОРГАНИЗМОВ	
<i>Dorovskikh G.N.</i> STRUCTURE OF MINNOW PARASITOFUNA <i>PHOXINUS PHOXINUS</i> (Linnaeus, 1758) (CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE Bonaparte, 1832) IN RELATION TO THE SIZE OF ORGANISMS	44
<i>Доровских Г.Н.</i> СТРУКТУРА ПАРАЗИТОФАУНЫ ЩУКИ <i>ESOX LUCIUS</i> (Linnaeus, 1758) (ESOCIFORMES: ESOCIDAE Cuvier, 1816) В СВЯЗИ С РАЗМЕРАМИ ОРГАНИЗМОВ	
<i>Dorovskikh G.N.</i> STRUCTURE OF GUDGEON PARASITOFUNA <i>ESOX LUCIUS</i> (Linnaeus, 1758) (ESOCIFORMES: ESOCIDAE Cuvier, 1816) IN RELATION TO THE SIZE OF ORGANISMS	57
<b>Антропология науки</b>	
<i>Разина Т.В., Субботина Л.Ю.</i> ИССЛЕДОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МЕТАКОГНИТИВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ У НАУЧНЫХ СОТРУДНИКОВ В СИТУАЦИИ ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО СТРЕССА С ПОМОЩЬЮ ЛАБОРАТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА	
<i>Razina T.V., Subbotina L.U.</i> RESEARCH OF PECULIARITIES OF SCIENTIFIC EMPLOYEES METACOGNITIVE REGULATION IN A SITUATION OF PROFESSIONAL STRESS USING A LABORATORY EXPERIMENT	67

---

*Доровских Г.Н.* О ПРОШЛОМ И НЕМНОГО О НАСТОЯЩЕМ И БУДУЩЕМ. 3. А БЫЛА ЛИ МОТИВАЦИЯ?

*Dorovskikh G.N.* A LITTLE ABOUT THE PAST AND ABOUT THE PRESENT AND FUTURE. 3. WAS THERE MOTIVATION?

---

76

### Проблемы образования

---

*Володарская Е.А., Самсонова А.Г.* Особенности мотивации профессиональной деятельности педагогов дошкольного образования

*Volodarskaya E.A., Samsonova A.G.* PECULIARITIES OF THE MOTIVATION OF PROFESSIONAL ACTIVITY OF TEACHERS OF PRESCHOOL EDUCATION

---

99

*Информация об авторах*

---

107

### УЧРЕДИТЕЛЬ И ИЗДАТЕЛЬ:

**ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина»** (167001, Республика Коми, г. Сыктывкар, Октябрьский просп., д. 55)  
Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2: Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина. 2020.  
Выпуск 1(13). 108 с.

### ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

д-р биол. наук, профессор Г. Н. Доровских

### РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ 2

**Г. Н. Доровских** д. б. н., профессор (ответственный редактор)

**Л. И. Иржак** д. б. н., профессор

**Л. Е. Лукьянова** д. б. н., в. н. с.

**Т. В. Разина** д. психол. н., доцент

**Е. И. Ильных** к. м. н.

**А. О. Овечкин** к. м. н., доцент

**Н. И. Романчук** к. с.-х. н., доцент

**О. В. Рогачевская** к. б. н., доцент

Адрес редакции

Вестника Сыктывкарского университета:  
167001 Сыктывкар, Октябрьский пр., 55  
Тел./факс (8212) 43-68-20

Редактор *Е. М. Насирова*

Корректор *И. А. Кобелева*

Верстка и компьютерный макет *Н. Н. Шергиной*

Техническое редактирование *А. А. Ергаковой*

Выпускающий редактор *Л. В. Гудырева*

Подписано в печать 24.03.2020. Дата выхода в свет 31.03.2020.

Печать ризография. Гарнитура Times New Roman.

Бумага офсетная. Формат 70×108/16.

Усл.-печ. л. 12,5.

Заказ № 182. Тираж 300 экз.

## ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* Schreber, 1780) В МЕНЯЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА<sup>1</sup>

DYNAMICS OF SPATIAL DISTRIBUTION OF THE ABUNDANCE OF BANK  
VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* Schreber, 1780) UNDER CHANGING  
BIOTOPIC CONDITIONS ON RESERVED TERRITORY OF THE MIDDLE URAL

*Л. Е. Лукьянова*  
*L. E. Lukyanova*

*Рыжая полевка широко используется в качестве модельного вида для решения многих экологических проблем. Изучение пространственного распределения численности данного вида в меняющихся биотопических условиях на территории Висимского государственного биосферного заповедника выявило «сбой» в многолетней популяционной динамике, выражающийся в нарушении чередования отдельных фаз цикла. В качестве одной из главных причин наблюдаемых нарушений рассматриваются последствия природных катастрофических воздействий, изменивших среду обитания мелких млекопитающих.*

*The bank vole is widely used as the model species for solving many environmental problems. The study of the spatial distribution of the abundance of this species under changing biotopic conditions on territory of the Visim State Natural Biosphere Reserve revealed the “malfunction” in long-term population dynamics, expressed in the violation of the alternation of individual phases of the cycle. As one of the main reasons for the observed violations, the consequences of natural catastrophic effects that have changed the habitats of small mammals are considered.*

**Ключевые слова:** *рыжая полевка, численность, естественно нарушенные местообитания, ветровал, пожар, Висимский заповедник.*

**Keywords:** *bank vole, abundance, naturally disturbed habitats, windfall, fire, Visim reserve.*

### Введение

Мелкие млекопитающие являются важным звеном в сложной цепи природных экосистем, внося существенный вклад в накопление биомассы в биогеоценозах. При решении данной проблемы возникает необходимость анализа динамики чис-

---

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН ААААА19-119031890087-7, а также при частичной поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

ленности, которая отражается не только на колебаниях плотности популяций, но и на изменении их пространственного распределения [1]. Широко распространенный вид мелких млекопитающих, представитель рода лесных полевок – рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), принадлежит к фоновым видам лесов умеренного климата, предпочитает повсеместно осветленные участки леса, поляны, опушки, вырубки с обильным подлеском, хорошим травостоем из лесного разнотравья, ягодных полукустарничков. В целом выбор мест обитания рыжими полевками определяется несколькими факторами: кормностью, микроклиматом (избегает слишком сухих участков), наличием естественных убежищ и конкурентными отношениями [2]. В таежной зоне рыжая полевка достигает наиболее высокой численности в ягодных ельниках и граничащих с ними вырубках, обычна в пойменных лесах, повсеместно избегает лесов с сомкнутым древостоем, населяя светлые вторичные леса [3]. Основные местообитания рыжей полевки на Среднем Урале – это лесные сообщества различного типа (темнохвойные, светлехвойные, смешанные и лиственные леса), пойменные биотопы (древесно-кустарниковая урема разного породного состава). Наряду с этим в широком спектре местообитаний рыжей полевки отмечены разнообразные биотопы, включая послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый ряд антропогенных местообитаний [4]. Практическое значение *Cl. glareolus* в лесных экосистемах наряду с другими видами мышевидных грызунов достаточно разнообразно. Являясь консументами, они выполняют функцию биокатализаторов [5], оказывая влияние на самоочистительные свойства экосистем [6]. Чутко реагирующие на изменение внешней среды, мелкие грызуны могут успешно использоваться в качестве экологических индикаторов жизнеспособности и устойчивости лесных сообществ [7–13]. Полевки могут благоприятно воздействовать на структуру лесной растительности через потребление и рассеивание семян и спор грибов, оказывать существенное влияние на изменение видового богатства растительности, увеличивая либо снижая его [14–20]. Рыжая полевка ощутимо ограничивает возобновление лесной растительности, уничтожая семена и всходы, повреждая кору молодых деревьев в зимний период, почек и всходов, ограничивая восстановление подроста древесных пород. В природных очагах заболеваний данный вид является основным носителем возбудителя геморрагической лихорадки с почечным синдромом и второстепенным в очагах клещевого энцефалита. Наряду с этим для рыжей полевки установлено носительство возбудителей не менее 10 других зоонозов [2]. Таким образом, данный вид является универсальным модельным объектом для решения широкого спектра экологических задач. Цель исследования – изучение особенностей многолетней динамики пространственного распределения численности населения рыжей полевки в меняющихся биотопических условиях охраняемой территории Среднего Урала, подвергшейся комплексному воздействию природных катастрофических факторов.

### Материал и методы

Исследования проводили на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника, расположенного в Свердловской области в низ-

когорной части Среднего Урала (GPS: 57°19′–57°31′ N, 59°20′–59°50′ E) на западном макросклоне Уральского хребта. В схеме лесорастительного районирования заповедник находится в южно-таежном округе Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горнолесной области [21]. Пространственное распределение численности населения рыжей полевки изучали в период 1987–2019 гг. на лесном участке территории, нарушенной в июне 1995 г. мощным ветровалом, а в июне 1998 г. и августе 2010 г. – крупными пожарами, возникшими естественным путем от молний во время «сухих» гроз (рис. 1).



**Рис. 1. Исследуемый участок территории Висимского заповедника в разные периоды воздействия природных катастрофических факторов.**  
*А – год первого пожара, Б – десятый год после первого пожара, В – год второго пожара, Г – десятый год после второго пожара*

Таким образом, за наблюдаемый период исследований среда обитания мелких млекопитающих была трижды дестабилизирована воздействием естественных катастрофических факторов. До природных нарушений на исследуемом участке охраняемой территории находились пихто-ельник липняковый коренной и условно-коренной, а также пихто-ельник (с примесью берёзы и осины) мелкотравно-вейниковый условно-коренной типы леса. В результате комплексного воздействия природных дестабилизирующих факторов лесные фитоценозы трансформировались в ветровально-гаревые растительные сообщества (рис. 1).

Животных отлавливали методом ловушко-линий [22]. На исследуемом участке площадью 1 га было размещено в линию 100 ловушек, расставленных через 10 мет-

ров друг от друга, период экспозиции которых был равен пяти суткам. По результатам отловов рассчитывали показатель относительного обилия – число особей на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут), по значениям которого оценивали уровень численности населения рыжей полевки. Каждая ловушка на протяжении всего периода наблюдений имела свое неизменное местоположение и была снабжена постоянным номером для учета поимок животных и анализа их пространственного распределения. Вокруг каждой ловушки в квадратах площадью 10 кв. м проводили количественное описание параметров микросреды, характеризующих условия местообитаний животных на основе методики, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [23], с некоторыми изменениями и дополнениями. Для оценки состояния среды обитания рыжих полевок в меняющихся биотопических условиях анализировали характеристики, отражающие кормозащитные условия микрорестообитаний животных по семи количественным показателям. Измеряли площадь покрытия (кв. м) участков мхом (*MC*), травянистой растительностью (*HC*), кустарником (*CS*) и валежом (*LC*), оценивали площадь поперечного сечения живых деревьев (*TC*), сухих стволов деревьев и пней (*SC*), а также численность (экз.) древесного подроста (*AU*). В работе использовали результаты описаний микросредовых характеристик в период до нарушений (1993 г.), на следующий год после первого (1999 г.) и повторного (2011 г.) пирогенных воздействий, а также в ходе восстановления лесных биоценозов (2017 г.). В сумме выполнено 400 описаний, которые были проведены в один и тот же период, в конце летнего сезона. Общее число использованных в работе рыжих полевок составило 1133 особи. Статистическая обработка собранного материала выполнена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

### Результаты и их обсуждение

**Динамика микросредовых характеристик местообитаний полевок.** Выбор местообитаний мелкими млекопитающими определяется рядом факторов, сходным для многих видов. Отличия могут быть связаны лишь с видовыми экологическими особенностями. В целом для мелких млекопитающих важную роль играет структура местообитаний, которая выступает в качестве «посредника» между внешней средой и популяцией. Для рыжей полевки доминирующими средовыми характеристиками являются прежде всего кормность и микроклимат, а также наличие естественных убежищ и конкурентные отношения. Предпочтительными для вида условиями местообитаний являются участки, обладающие богатыми и разнообразными ресурсами (высокий урожай семян и ягод, обильная вегетация трав), и благоприятными защитными условиями, обеспечивающими зверьков широкими возможностями устройства жилищ [24]. Сравнительный анализ характеристик среды микрорестообитаний рыжих полевок показал, что трансформация лесных сообществ, вызванная воздействием ветровала и двух пожаров, привела к существенным изменениям условий обитания животных (см. табл.).

**Результаты количественного описания микросредовых характеристик  
местообитаний рыжей полевки**

Обозначение характеристик	1993 г.	1999 г.	2011 г.	2017 г.
MC	3.58 ± 0.24	0.95 ± 0.21	1.92 ± 0.24	0.018 ± 0.01
HC	1.96 ± 0.08	2.84 ± 0.19	6.09 ± 0.20	6.68 ± 0.35
CS	1.10 ± 0.12	2.67 ± 0.18	0.18 ± 0.06	0.43 ± 0.07
LC	0.50 ± 0.06	1.87 ± 0.14	0.89 ± 0.06	0.75 ± 0.09
TC	0.32 ± 0.04	0.0002 ± 0.0001	0.003 ± 0.001	0.007 ± 0.002
SC	0.24 ± 0.06	0.46 ± 0.10	0.008 ± 0.003	0.012 ± 0.005
AU	1.37 ± 0.14	0.02 ± 0.01	0.61 ± 0.18	12.18 ± 1.27

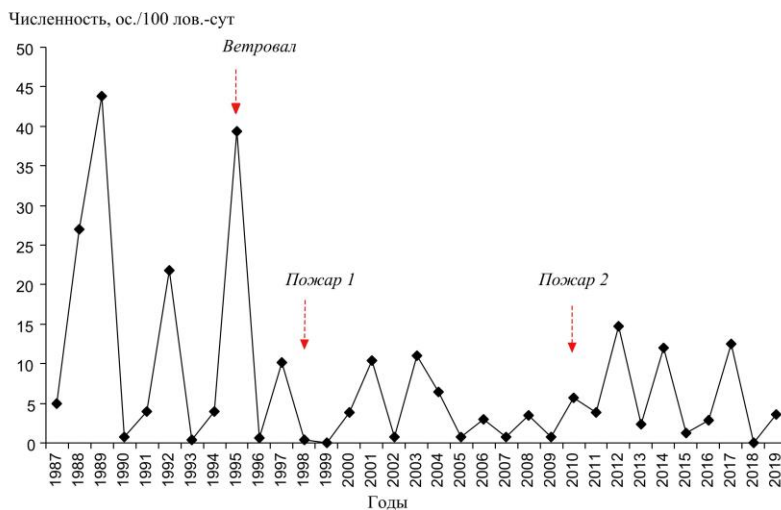
Результаты количественного описания микросредовых характеристик местообитаний рыжей полевки в первый год после пожара 1998 г. показали, что ветровальное и пирогенное воздействия негативно отразились на моховом покрытии (MC), площадь которого существенно сократилась, а площадь травянистой растительности (HC) и кустарника (CS) в пределах микроучастков, напротив, увеличилась. Согласно литературным данным, наиболее интенсивные процессы восстановления растительности в лесных сообществах наблюдаются в первый год после пожара. Случившийся на территории Висимского заповедника пожар характеризовался сочетанием верхового и низового пожаров огромной силы, так как горел хорошо просохший за три года ветровальный валеж, что привело к образованию масштабной гари особого типа – по ветровалу. Своеобразие ее заключалось в том, что при такой интенсивности горения растительный покров был полностью уничтожен. Однако благодаря сохранности подземных органов и почвенных запасов семян сразу после пожара начался быстрый рост растительности. Вегетационный период года первого пожара явился инициальной стадией, характеризующейся интенсивным семенным возобновлением пионерных видов растений, доминирующими среди которых оказались иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) и два вида вейников – тучопчешуйный (*Calamagrostis obtusata*) и вейник Лангсдорфа (*C. langsdorffii*) [25]. После повторного нарушения пожаром в 2010 г. площадь кустарника в местообитаниях полевки уменьшилась, а покрытие травянистой растительностью, напротив, резко возросло. Это объясняется тем, что в 2011 г. в зарастании гари участвовало большее число видов растений. Абсолютным доминантом являлся *Ch. angustifolium* [26]. Ветровальным воздействием на исследуемом нами участке заповедной территории был уничтожен практически весь древесный ярус, о чем свидетельствуют результаты измерения площади поперечного сечения стволов живых деревьев (TC) (см. рис. 1 и табл.).

В ходе посткатастрофического восстановления лесных фитоценозов (2017 г.) покрытие участков обитания рыжей полевки травянистой растительностью оказалось наибольшим, а площадь кустарника существенно не изменилась. После повторного пирогенного воздействия отмечен факт резкого увеличения численности подроста древесных пород (AU). Выявленные факты объясняются значительными изменениями в структуре фитоценозов, вызванными ветровальным и пирогенным нарушениями

ми. Таким образом, последствия природных катастрофических явлений существенно отразились на характеристиках основных мест обитания рыжих полевок.

**Динамика численности рыжей полевки.** Известно, что в разных частях ареала для полевок рода *Clethrionomys* характерны периодические изменения их численности с преобладанием 3–4-летних циклов [27]. Амплитуда численности лесных полевок может существенно меняться по годам, максимальные показатели могут превышать минимальные в несколько (10–20) раз. Наибольшая продолжительность пика может составлять 3 года, минимальная – 1 год, а депрессии могут продолжаться от 1 до 3 лет [24]. По существующей схеме, предложенной Кребсом и Майерсом [28], в цикле динамики численности мелких млекопитающих различают следующие чередующиеся фазы: «нарастание», «пик», «спад», «депрессия»; по другой схеме рассматривают фазы: «рост», «пик», «снижение» [29]. При анализе многолетней динамики рыжей полевки на исследуемой территории Висимского заповедника мы придерживались следующего обозначения чередующихся фаз цикла: «депрессия», «рост», «пик» [30–32].

Анализ динамики пространственного распределения численности *Cl. glareolus* на охраняемой территории выявил следующие особенности. Тестирование тренда значений численности вида на исследуемом участке за весь многолетний период в целом свидетельствует об их снижении. Значения показателя обилия рыжей полевки на разных стадиях состояния лесных биоценозов показывают, что до природных нарушений (1987–1994 гг.) численность вида на фазах «пика» оказалась наивысшей за весь период наблюдений, наибольшее значение отмечено в 1988 г., которое равнялось 43,8 ос./100 лов.-сут. В режиме цикличности популяционной динамики *Cl. glareolus* в этот период наблюдалось последовательное чередование фаз: «депрессия», «рост», «пик». В этот период выделяются три полных трехлетних цикла (1987–1989 гг., 1990–1992 гг. и 1993–1995 гг.) (рис. 2).



**Рис. 2. Динамика пространственного распределения численности рыжей полевки на территории Висимского заповедника до природных катастроф и после их воздействия**

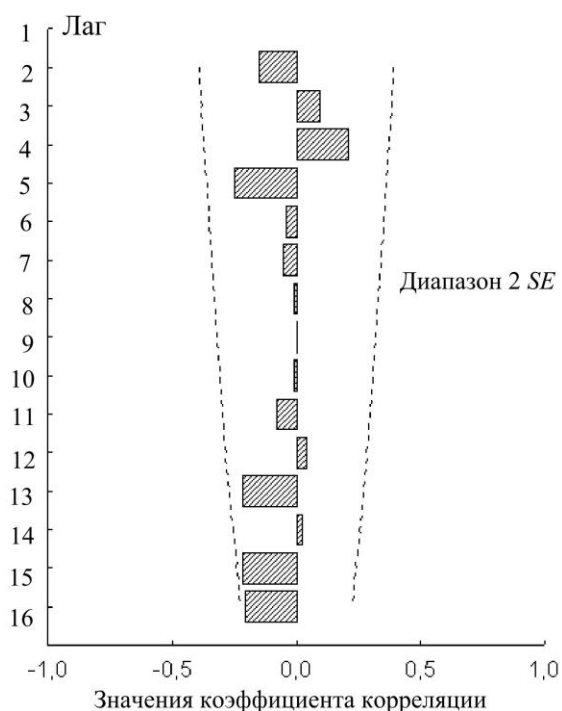


В год воздействия ветровала численность рыжей полевки была высокой (28.4 ос./100 лов. – сут.), в последующие годы наблюдений обилие вида не поднималось до уровней значений 1988 и 1995 гг. За фазой «подъема» численности населения вида в 1997 г. ожидаемый в 1998 г. «пик» не наступил, что может быть объяснено влиянием случившегося в этот год пожара. В результате катастрофического природного воздействия произошло резкое падение уровня обилия и, как следствие, наступила фаза «депрессии» численности, которая наблюдалась и в 1999 г. (рис. 2). Таким образом, имело место явление «затянувшейся» депрессии, вызванной, по нашему мнению, воздействием крупного пожара. Фаза «депрессии», наблюдаемая в 1999 г., «открыла» новый цикл (1999–2001 гг.) с чередованием фаз, выявленных до природных нарушений. Следующий трехлетний цикл (2002–2004 гг.) отличался от предыдущего: фаза «подъема» перешла в фазу «снижения», которая до этого времени в популяционных циклах вида отсутствовала (рис. 2). Далее за двумя неполными двухлетними циклами (2005–2006 гг. и 2007–2008 гг.) последовал цикл, начавшийся с фазы «депрессии» численности в 2009 г., он также оказался двухлетним. В нем отсутствовала фаза «пика». В год возникновения второго пожара (2010 г.) численность населения рыжей полевки характеризовалась фазой «роста», за которой последовал «спад» (2011 г.), перешедший в фазу «пика» (2012 г.). Из этого цикла фаза «депрессии» выпала, и он, так же как и следующий за ним (2013–2014 гг.), оказался неполным (рис. 2).

Следует обратить внимание на особенности отклика вида на воздействие двух пожаров, отличающихся по времени возникновения (1998 и 2010 гг.). Как было отмечено выше, в год первого пирогенного воздействия (1998 г.) в популяционной динамике рыжей полевки наступила фаза «депрессии» численности. Последствия случившегося в этот год пожара отразились на населении вида: «ожидаемая» фаза «роста» численности не наступила, вновь наблюдалась «депрессия». После повторного пирогенного воздействия (2010 г.) «затянувшаяся» депрессия не случилась. Полное восстановление последовательности всех фаз трехлетнего цикла, отличающего характер популяционной динамики вида до природных нарушений, произошло в период 2015–2017 гг. (рис. 2). Мы предполагаем, что начавшийся с фазы «депрессии» в 2018 г. и следующий за ней в 2019 г. «рост» численности населения в новом цикле могут завершиться в 2020 г. фазой «пика». В случае реализации такого «сценария» можно будет констатировать восстановление режима популяционной динамики, характеризующего население *Cl. glareolus* до природных катастрофических нарушений.

Ранее в ряде научных работ было показано, что разные виды мелких млекопитающих по причине различий в их экологических предпочтениях неоднозначно реагируют на изменение условий среды местообитаний после воздействия природных катастрофических факторов [7; 33–34]. Общим следствием пирогенного нарушения для всех видов грызунов, обитающих на нарушенных участках, является резкое снижение их обилия в первый послепожарный год, а затем происходит общий «сбой» в режиме популяционной динамики населения симпатрических видов [35–38].

Следует отметить, что до дестабилизации среды обитания животных природными катастрофическими воздействиями в многолетней динамике численности рыжей полевки наблюдалась выраженная периодичность, что подтверждает высокое значение индекса цикличности  $S = 0.79$  [39]. Этот вывод согласуется с результатами исследований многих авторов по проблеме популяционной динамики циклических видов мелких млекопитающих, которые указывают на то, что в населении рыжей полевки в условиях стабильной среды, как правило, наблюдается цикличность с периодом 3–4 года [2; 24; 27; 32; 40–42]. Доказательством нарушения режима популяционной динамики вида после катастрофического ветровала и первого пирогенного воздействия на исследуемой территории является укорочение циклов, наблюдаемых на ранних стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий. Выявленные нами нарушения в периодичности многолетней динамики численности рыжей полевки, вызванные воздействием ветровала и пожара, подтверждает статистический анализ временных рядов значений данного показателя. Проведенный автокорреляционный анализ выявил нарушение трехлетних циклов в динамике обилия вида после возникновения природных катастрофических явлений. На коррелограмме (рис. 3) не отмечены периоды со значениями, превышающими показатели двух стандартных ошибок (диапазон 2 SE), что указывает на отсутствие четко выраженной периодичности в многолетней динамике численности рыжей полевки на исследуемой территории после воздействия естественных нарушающих факторов.



**Рис. 3. Коррелограмма варьирования численности рыжей полевки на территории Висимского заповедника после природных нарушений**

Таким образом, на территории Висимского заповедника после воздействия катастрофического ветровала в популяционной динамике рыжей полевки наблюдается общее снижение значений обилия, что отражает особенности режима колебаний численности вида в нарушенной среде. Фаза «пика» в популяционном цикле *Cl. glareolus*, совпавшая с годом воздействия ветровала (1995 г.), и предшествующая ей фаза «роста» численности завершают третий полный цикл с последовательным чередованием трех фаз. Затем происходит резкий «сбой» в цикличности населения вида и наблюдается переход одного режима популяционной динамики в другой, что правомерно рассматривать как нарушение относительной стабильности процесса, наблюдаемого до катастрофического ветровала. Выявленное изменение следует считать прямым следствием мощного анемогенного воздействия. Аналогичное явление в динамике рыжей полевки отмечено после ветровального нарушения на территории Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника, относящегося к экосистемам южной тайги Каспийско-Балтийского водораздела. Показано, что для *Cl. glareolus* на фоне увеличения ее численности наблюдается упрощение популяционных циклов. Выявлено, что переход между двумя различными режимами популяционной динамики происходит достаточно резко. Зона перехода из одного режима в другой рассматривается как зона нарушения относительной стационарности процесса [7].

### Заключение

Многочисленные исследования показывают, что в конце XX столетия во многих регионах наблюдается коллапс циклической динамики численности мелких млекопитающих [42–45]. Основная причина исчезновения циклических колебаний предположительно связана с глобальным потеплением климата [46]. Тем не менее, нельзя уверенно утверждать, что «сбой» в цикличности – это следствие исключительно глобального потепления. По нашему мнению, нарушение режима популяционной динамики рыжей полевки на территории Висимского заповедника обусловлено комплексным воздействием как внешних, так и эндогенных (внутрипопуляционных) факторов. В ряду внешних факторов воздействие природных катастрофических нарушений является наиболее существенным. Влияя на население мелких млекопитающих опосредованно через изменение характеристик их местообитаний, негативные природные явления могут приводить к существенным сдвигам в динамике пространственного распределения численности видов. Несмотря на большое число публикаций по изучению популяционных циклов животных, эта проблема в настоящее время остается достаточно сложной, хранящей в себе еще много загадок [47].

\*\*\*

1. Петров О.В. К оценке пространственных связей в популяциях мышевидных грызунов лесостепных дубрав // Вопросы экологии и биоценологии. 1969. Вып. 9. С. 106–116.
2. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
3. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. 522 с.

4. Млекопитающие Свердловской области : справочник–определитель / В.Н. Большаков и др. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 240 с.
5. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Проблемы биоценологии. М., 1973. С. 105–117.
6. Динесман Л.Г., Соколов В.Е., Шилов И.А. Значение позвоночных животных в биосфере // Биосфера и ее ресурсы. М., 1971. С. 181–193.
7. Истомин А.В. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем (на примере Каспийско-Балтийского водораздела) : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 50 с.
8. Henttonen H. The red vole, *Clethrionomys rutilus*, as an indicator of old forest in northern Lapland // Biodivers. Manag. Forests. Conc. & Solution: Uppsala, 1998. № 1. P. 1.
9. Jorgensen E.E. Small mammals: consequences of stochastic data variation for modeling indicators of habitat suitability for a well-studied resource // Ecol. Indicators. 2002. Vol. 1. № 4. P. 313–321.
10. Pearce J., Venier L. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest // Forest Ecol. Manag. 2005. Vol. 208. № 1/3. P. 153–175.
11. Leis S.A., Leslie Jr.D.M., Engle D.M., Fehmi J.S. Small mammals as indicators of short-term and long-term disturbance in mixed prairie // Environ Monit Assess. 2008. Vol. 137. P. 75–84.
12. Briggs J.S., Vander Wall S.B., Jenkins S.H. Forest rodents provide directed dispersal of Jeffrey pine seeds // Ecology. 2009. Vol. 90. № 3. P. 675–687.
13. Shilova S.A., Tchabovsky A.V. Population response of rodents to control with rodenticides // Current Zoology. 2009. Vol. 55. № 2. P. 81–91.
14. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
15. Hayward G., Phillipson J. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems // Ecology of small mammals. London: Chapman and Hall, 1979. P. 135–211.
16. Pigott C.D. Selective damage to tree-seedlings by bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // Oecologia. 1985. Vol. 67, № 3. P. 367–371.
17. Price M.V., Jenkins S.H. Rodents as seed consumers and dispersers // Seed Dispersal. Academic Press: Sydney, 1986. P. 191–235.
18. Nilson M.E., Hjältén J. Covering pine-seeds immediately after seeding: effects on seedling emergence and on mortality through seed-predation // Forest Ecol. Manag. 2003. Vol. 176. № 1–3. P. 449–457.
19. Hollander J.L., Vander Wall S.B. Effectiveness of six species of rodents as dispersers of single leaf piñon pine (*Pinus monophylla*) // Oecologia. 2004. Vol. 138. P. 57–65.
20. Bagchia S., Namgailb T., Ritchiea M.E. Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of Trans-Himalaya // Biol. Conserv. 2006. Vol. 127. P. 438–442.
21. Колесников Б.П. Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала) // Вопросы лесоведения и лесоводства : докл. на V Мировом лесном конгрессе. М., 1960. С. 51–57.
22. Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–45.
23. Буяльска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.

24. Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
25. Беляева Н.В. Динамика травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Висимского заповедника после ветровала и пожара // Лесоведение. 2007. № 4. С. 25–35.
26. Сибгатуллин Р.З. Послепожарная динамика пихто-ельника липнякового в Висимском заповеднике // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий : матер. Всерос. конф. с междунар. участием. Екатеринбург, 2012. С. 34–35.
27. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
28. Krebs Ch. J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // *Advances Ecol. Res.* 1974. № 8. P. 267–399.
29. Norrdahl K., Korpimäki E. Changes in population structure and reproduction during a 3-year population cycle of voles // *Oikos*. 2002. Vol. 96. № 2. P. 331–345.
30. Жигальский О.А., Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // *Экология*. 2000. № 5. С. 376–383.
31. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // *Зоол. журн.* 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
32. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // *Известия РАН. Серия Биологическая*. 2011. № 6. С. 733–746.
33. Лукьянова Л.Е. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2013. 42 с.
34. Лукьянова Л.Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 6. С. 832–841.
35. Кулешова Л.В., Аверина И.А. Динамика населения мышевидных грызунов на горях Окского заповедника // *Мониторинг сообществ на горях и управление пожарами в заповедниках*. М.: ВНИИ Природы. 2002. С. 92–99.
36. Krefting L.W., Ahlgren C.E. Small mammals and vegetation changes after fire in a mixed conifer-hardwood forest // *Ecology*. 1974. Vol. 55. P. 1391–1398.
37. Hengriques R.P.B., Bizerril M.X.A., Palma A.R.T. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil // *Mammalia*. 2000. Vol. 64. № 2. P. 173–185.
38. Litt A.R., Steidl R.J. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands // *Wildlife Monographs*. 2011. Vol. 176. P. 1–31.
39. Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Ann. Zool. Fennici*. 1985. Vol. 22. P. 221–227.
40. Кошкина Т.В. О периодических изменениях численности полевков (на примере Кольского полуострова) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1966. Т. 71. Вып. 3. С. 14–26.
41. 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.
42. Бобрецов А.В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
43. Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses. 2004. // *Oikos*. Vol. 107. P. 376–392.

44. Saitoh T., Cazelles B., Vik J.O., Viljugrein H., Stenseth N. Chr. Effects of regime shifts on the population dynamics of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // *Climate Research*. 2006. Vol. 32. № 2. P. 109–118.

45. Шефтель Б.И., Якушов В.Д. Сравнение динамики численности сообщества землероек в XX и в XXI веках в средней енисейской тайге // *Экология и эволюция: новые горизонты* : матер. Международ. симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 132–134.

46. Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // *Trends in Ecology & Evolution*. 2008. Vol. 23. № 2. P. 79–86.

47. Myers J.H. Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // *Proc. R. Soc. B*. 2018. Vol. 285. № 1875. P. 2–9.