

Вестник Сыктывкарского университета (научный журнал)	Серия 2	12+
	Биология Геология Химия Экология	ISSN 2306-6229  Выпуск 3 (19)  2021

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Слово главного редактора</b>	
<i>The word of the editor-in-chief</i>	7
<b>СТАТЬИ</b>	
<i>Медицина</i>	
<b>Исакова Л. А., Пенина Г. О., Суханова О. Б., Тарасевич Л. М.</b> Реабилитация пациентов после новой коронавирусной инфекции Covid-19 на амбулаторном этапе	
<i>Isakova L. A., Penina G. O., Sukhanova O. B., Tarasevich L. M. Rehabilitation of Patients After New Coronavirus Infection Covid-19 at the Outpatient Stage</i>	9
<i>Физиология</i>	
<b>Петрова Н. Б., Терентьева А. Е.</b> Осмотическая резистентность эритроцитов человека при действии фуросемида и бета-адреноблокатора пропранолола	
<i>Petrova N. B., Terentyeva A. E. Osmotic Resistance of Human Erythrocytes Under the Furosemide and Beta-Adrenoceptor Blocker Propranolol</i>	18
<i>Экология</i>	
<b>Шушпанникова Г. С., Королева А. И.</b> Особенности развития <i>Thalictrum aquilegifolium</i> L. в природно-климатических условиях Республики Коми	
<i>Shushpannikova G. S., Koroleva A. I. Features of the Development of Thalictrum aquilegifolium L. in Natural and Climatic Conditions of the Komi Republic</i>	26
<b>Лукьянова Л. Е.</b> Население малой лесной мыши ( <i>Apodemus uralensis</i> ) в условиях естественно нарушенной среды обитания на охраняемой территории среднего Урала	
<i>Lukyanova L. E. Population of Small Wood Mouse (Apodemus uralensis) Under the Conditions of Naturally Disturbed Environment in the Reserved Territory of the Middle Ural</i>	37
<i>Паразитология</i>	
<b>Поляева К. В.</b> Паразитофауна омуля арктического <i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas, 1776) и сига-пыжьяна <i>Coregonus lavaretus pidschian</i> (Gmelin, 1788) р. Енисей	
<i>Polyaeva K. V. Parasitofauna of Arctic Cisco Coregonus autumnalis (Pallas, 1776) and Humpback Whitefish Coregonus lavaretus pidschian (Gmelin, 1788) in the Yenisei River</i>	49

**НАСЕЛЕНИЕ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS URALENSIS*)  
В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННО НАРУШЕННОЙ СРЕДЫ  
ОБИТАНИЯ НА ОХРАНЯЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО  
УРАЛА**

*POPULATION OF SMALL WOOD MOUSE (*APODEMUS URALENSIS*) UNDER  
THE CONDITIONS OF NATURALLY DISTURBED EENVIRONMENT IN THE  
RESERVED TERRITORY OF THE MIDDLE URAL*

*Л. Е. Лукьянова*

*L. E. Lukyanova*

*Изучали население малой лесной мыши на территории Висимского государственного биосферного заповедника (Средний Урал) в условиях среды местообитаний, нарушенных ветровалом и двумя пожарами. Выявлено, что пирогенно нарушенные местообитания для вида более предпочтительны на начальных стадиях восстановительной сукцессии. Неоднозначное изменение численности населения мышей на гаревых участках после пожаров, отличающихся по времени воздействия, связано с комплексом причин, среди которых важными являются и внутривидовые особенности (функционирование локальных группировок), и своеобразие микросредового окружения грызунов.*

*Were studied the population of the small wood mouse on the territory of Visim State Biosphere Reserve (Middle Urals) in the habitat environment disturbed by windfall and two fires. It was revealed that pyrogenically disturbed habitats for the species are more preferable at the initial stages of restorative succession. The change of abundance in the population of mice in site of fire after exposure to fires differing in time is associated with complex of reasons, among which there are intrapopulation features (the functioning of local groups) and the peculiarity of the microhabitats of rodents.*

**Ключевые слова:** *малая лесная мышь, обилие, естественно нарушенная среда, ветровал, пожар, Висимский заповедник, микрореместообитание.*

**Keywords:** *small wood mouse, abundance, naturally disturbed environment, windfall, fire, Visim reserve, microhabitat.*

### **Введение**

Малая лесная мышь (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis* Pallas, 1811) является характерным обитателем широколиственных и смешанных лесов, а также хвойных с незначительной примесью широколиственных пород [1]. На Урале в пределах Свердловской области она наиболее многочисленна в лесостепных и широколиственно-хвойных ландшафтах [2]. Вид предпочитает открытые, незатемненные пространства, селится главным образом в естественных

убежищах, особенно в дуплах, зачастую расположенных на значительной высоте, что объясняется ее способностью лазать по деревьям. Нередко лесная мышь роет несложного строения норы, большей частью под корнями деревьев [1]. В основном питается семенами, особенно древесных пород, в меньшей степени грызуны потребляют ягоды и животные корма (насекомые), на последнем месте в их питании находятся зеленые части растений. Питание отличается сезонностью: ранней весной потребляются остатки прошлогоднего урожая семян, с началом вегетации – преимущественно зеленые части растений, а в сентябре–октябре, по мере созревания семян, лесные мыши переходят почти исключительно на семенной корм, который служит основой питания также и в течение всей зимы. Известно, что одна лесная мышь съедает в среднем 17–25 г семян за сутки, что наносит вред сельскохозяйственным культурам [2]. Наряду с этим вид может играть существенную отрицательную роль в естественном возобновлении как широколиственных пород, так и в лесонасаждении, однако, растаскивая и закапывая семена древесных пород, лесные мыши могут способствовать и возобновлению леса. Малая лесная мышь является носителем возбудителей не менее 20 природноочаговых болезней, в т.ч. клещевого энцефалита, лимфоцитарного хориоменингита, бруцеллеза, туляремии и сибирской язвы. Размножаются мыши наиболее интенсивно с апреля по август. Как и для многих видов мышевидных грызунов, численность населения *A. uralensis* подвержена значительным колебаниям, что связано со многими факторами, основные из которых – урожай предпочитаемых кормов и климатические особенности зимнего периода [1].

Мышевидные грызуны, являясь консументами первого порядка, тесно связаны с условиями обитания, формирующимися в фитоценозах на макро- (погодно-климатические условия) и микросредовом (обилие и видовое разнообразие растительности) уровнях. Показано, что в макросредовом масштабе выбор лесными мышами местообитаний зависит от сезонных закономерностей. В зимний период грызуны используют наиболее предпочтительные местообитания, несмотря на их низкую доступность в ландшафте, а летом среда обитания используется пропорционально ее доступности [3]. Выявлено, что в ненарушенных условиях обитания на уровне микросреды население лесных мышей не реагирует на неоднородность растительной мозаики в пределах их участков обитания, но тесно связано с распределением предпочитаемых кормовых растений внутри однородных растительных сообществ [4].

Природные катастрофические факторы, к которым относятся ветровалы и пожары, приводят к существенным изменениям в структуре фитоценозов, что отражается на микросредовых характеристиках местообитаний грызунов. После массового ветровала увеличивается общая освещенность и влажность почвы, что приводит к изменению флористического состава и смене доминантов [5]. Вслед за образованием ветровального почвенного комплекса на нарушенной почве в массе прорастают семена растений, не свойственные окружающей растительности.

Другим важным аспектом влияния ветровала на биогеоценоз является создание мозаичности растительности, отличающейся от окружающего ненарушенного покрова. Благодаря ветровалу, в лесных сообществах происходит увеличение флористического богатства фитоценоза. Например, через 6 лет после массового ветровала в ельниках наблюдается возрастание видовой насыщенности травянистой растительности, в 1.6 раза увеличивается число видов сосудистых растений, снижается доля лесных растений. В результате вспышки флористического богатства на ветровальном комплексе в фитоценозе поддерживается запас семян растений из других фитоценозов, что способствует возрастанию стабильности растительного сообщества [6]. Экологическая роль ветровалов существенна для мелких млекопитающих, жизнедеятельность которых тесно связана со структурой фитоценозов. Изменившаяся в результате ветровального воздействия емкость биогеоценозов для многих видов может играть позитивную роль, создавая экологически благоприятные защитные и кормовые условия для мелких животных. Так, по данным А. В. Истомина [7, 8], изучавшего население мелких млекопитающих в экосистемах южной тайги, нарушенных в результате ветровального воздействия, на территории формируется сложная, разнообразная и достаточно равномерная мозаика из сохранившихся участков и новых микроместообитаний, образующихся на месте нарушений. Гетерогенность среды возрастает, наблюдается разнообразие и выравненность распределения отдельных «пятен», расширяется диапазон имеющихся ресурсов. Реакции мышевидных грызунов на дестабилизацию среды, вызванную ветровалами, видоспецифичны и определяются в большей степени экологическими особенностями и минимальными требованиями животных к условиям среды. Выявлено, к примеру, что на ранних стадиях демуляции ветровалов снижается степень доминирования рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и повсеместно возрастает роль полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776), которая активно заселяет участки крупных вывалов уже в первый год после ветровального воздействия. В зависимости от конкретного сочетания различных факторов на некоторых свежих вывалах довольно многочисленные популяционные группировки могут образовывать такие виды, как малая лесная мышь [8]. Влияние пожаров на формирование лесных фитоценозов проявляется в изреживании древостоев, изменении их состава и состава живого напочвенного покрова, воздействии на тепловой, водный и химический режим почвы, на фитоклимат, на ход возобновительных процессов и прирост, т.е. на все процессы, протекающие в биогеоценозах. Пожары оказывают влияние на физические и химические свойства местообитаний, аккумуляцию сухого вещества, генетическую адаптацию растительных видов, укоренение видов, их развитие, строение и несходство. Пожары вызывают ритмичные изменения растительности, выражающиеся в поочередной стабилизации и обновлении первичной продукции и видового разнообразия, способствуют семенному восстановлению древесных пород [9, 10]. Для птиц и

мелких млекопитающих на сожженных лесных участках становятся более доступными семена многих растений [11–13]. Животное население в ходе пирогенных сукцессий проявляет неоднозначную реакцию на изменение среды после воздействия пожара. Огонь создает последовательность микросред обитания; это – функция времени, начиная с момента пожара, и они отбираются соответственно различным видовым предпочтениям. Частые случаи возникновения пожара могут создать недостаточно использованную среду обитания, занятую временными, спасающимися бегством видами, которые в это время заменяют те виды мелких млекопитающих, которые обитали здесь до нарушения местообитаний пожаром [14]. В условиях естественно дестабилизированных местообитаний реакция разных видов мелких млекопитающих на средовое окружение отличается. Показано, что в нарушенной среде обитания могут проявиться потенциальные видовые способности, которые не наблюдаются в норме, а значит можно ожидать, что реакции разных видов мелких млекопитающих на такие нарушения будут особенно отчетливыми [15]. В немногочисленных работах по изучению последствий пирогенного нарушения для популяций лесных мышей приводятся результаты, свидетельствующие о незначительном влиянии возгораний на выживаемость и численность населения *A. uralensis*, и объясняется это тем, что после пожара на гари остаются небольшие участки сохранившейся растительности, которые вид может быстро заселять и успешно восстанавливать численность [16]. Нам неизвестны работы по изучению многолетней динамики обилия населения лесных мышей на территориях, подвергшихся комплексному воздействию природных катастрофических факторов, что и определило цель данной работы.

### **Материал и методы**

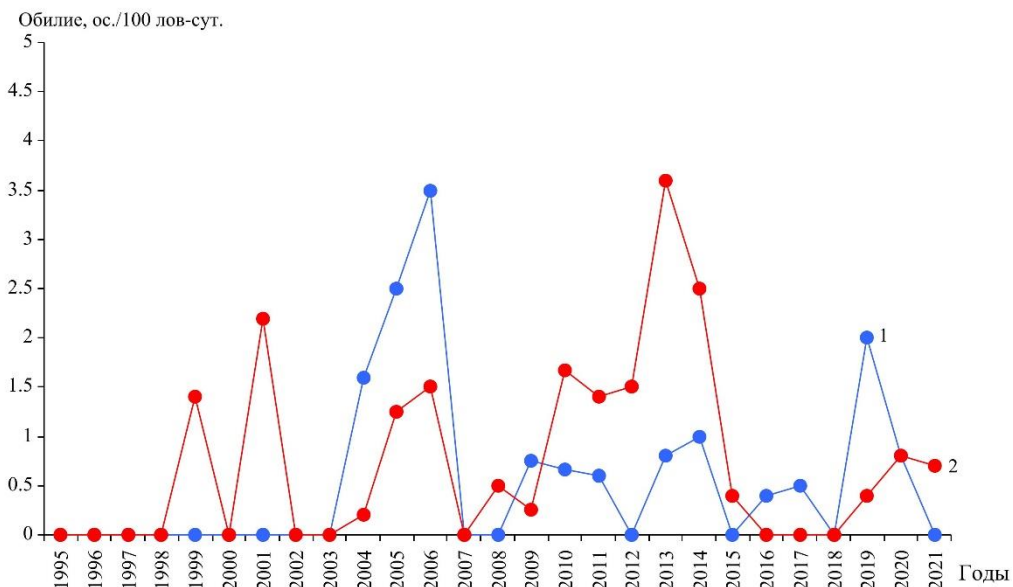
Исследования проводили в 1995–2021 гг. на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника, находящегося в Свердловской области и занимающего низкогорную часть Среднего Урала (57°19′–57°31′ с.ш. и 59°20′–59°50′ в.д.). Как сообщалось нами ранее, заповедная территория, где изучали население мелких млекопитающих, представленная в основном липняковым пихтово-еловым лесом, в июне 1995 г. была полностью разрушена возникшим в результате ураганного ветра мощным ветровалом. После воздействия интенсивного пожара в 1998 г. ветровальная территория сгорела не полностью, лишь около половины ее площади было охвачено пожаром, в результате на которой образовались два относительно равных по протяженности граничащих участка, условно названные нами «ветровальным», не нарушенным пожаром и «пирогенным» (горевшим) участками [17]. Повторно случившийся пожар в августе 2010 г. охватил оба участка, таким образом, ветровальный участок был нарушен впервые, а пирогенный подвергся возгоранию вторично. Оба пожара возникли естественным путем от молний во время «сухих» гроз. В результате количественного описания характеристик среды местообитаний на нарушенной

территории было показано, что в первый год после пожара 1998 г. покрытие участков мхом существенно сократилось, а площадь травянистой и кустарниковой растительности, напротив, увеличилась [17].

Объект исследования – малая лесная мышь отловлена в конце августа-начале сентября на двух нарушенных участках заповедной территории. Животных учитывали стандартным методом ловушко-линий. На каждом из участков размещали по 100 ловушек, расположенных в линию через 10 м друг от друга, общее число составило 200 штук. С 2013 г. число ловушек было сокращено вдвое и равнялось 50 на каждом из сравниваемых участков. Относительное обилие мышей оценивали по числу попаданий животных за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут.). В течение всего периода наблюдений ловушки имели постоянные порядковые номера, что позволяло регистрировать число поимок зверьков в каждую ловушку и проводить количественное описание микросредовых характеристик. Сравнение значений обилия населения малой лесной мыши проводили на двух участках в годы возникновения природных катастроф (1995, 1998 и 2010 гг.), на начальных стадиях посткатастрофического восстановления после ветровала (1996–1997 гг.), первого (1999–2001 гг.) и повторного (2011–2013 гг.) пожаров, а также в ходе развития ветровальной (2002–2009 гг.) и пирогенной (2014–2021 гг.) сукцессий. Статистическая обработка собранного материала выполнена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

### **Результаты и обсуждение**

На начальных стадиях восстановительной сукцессии после воздействия ветровала (1996–1997 гг.), а также в год возникновения первого пожара (1998 г.) на обоих исследуемых участках охраняемой территории малая лесная мышь отсутствовала (см. рисунок). На следующий (1999 г.) после случившегося пожара год на пирогенном участке животные были отловлены, но численность их оказалась невысокой и составила 1.4 ос./100 лов.-сут., на ненарушенном пожаром ветровальном участке лесные мыши зарегистрированы не были. В 2001 г. на этом участке животные также отсутствовали, а в местообитаниях на пирогенном участке их численность была выше по сравнению с 1999 г. В ходе развития посткатастрофического восстановления лесных биогеоценозов (2003–2008 гг.) ситуация на сравниваемых участках изменилась. В этот период малая лесная мышь более успешно заселяла ветровальный участок (за исключением 2008 г.), где на одиннадцатый год после ветровала обилие вида достигло наибольших значений за весь период наблюдений (3.5 ос./100 лов.-сут.). В нарушенных местообитаниях пирогенного участка на развитых стадиях посткатастрофического восстановления численность населения мышей существенно уступала значениям этого показателя на ветровальном участке (см. рисунок).



**Рис.** Многолетняя динамика обилия малой лесной мыши на двух участках (1 – ветровальный, 2 – пирогенный) территории Висимского заповедника

В период, предшествующий повторному пирогенному воздействию (2008–2009 гг.), а также в год возникновения второго пожара (2010 г.) численность малой лесной мыши на исследуемых участках изменялась асинхронно: в 2009 г. на нарушенном первым пожаром участке обилие грызунов снизилось, а на ветровальном, напротив, возросло. В 2010 г. численность мышей возросла на пирогенном участке, а на ветровальном снизилась (см. рисунок). На второй год после случившегося повторного возгорания (2011 г.) наблюдалось незначительное синхронное снижение значений обилия вида на обоих участках. Следует отметить, что на ветровальном участке, подвергшемся пирогенному воздействию впервые, снижение численности завершилось ее глубокой депрессией через два года после пожара (2012 г.). На дважды нарушенном пирогенном участке в этот год наблюдался незначительный рост обилия населения с дальнейшим существенным повышением уровня его значений на начальной стадии пирогенной восстановительной сукцессии (2013 г.), вызванной повторным пожаром. Полученные результаты позволяют сделать вывод о большей благоприятности среды обитания для малой лесной мыши в дважды пирогенно нарушенных ветровальных биоценозах на ранних восстановительных стадиях, а условия местообитаний на ненарушенных пожаром ветровальных участках для особей вида являются наиболее благоприятными в ходе развития посткатастрофического восстановления лесных биоценозов. В этот период в пирогенных местообитаниях обилие мышей снижается, а на ветровальном участке после незначительного подъема значений данного показателя наблюдается депрессия численности населения (см. рисунок).

В целом анализ популяционной динамики численности малой лесной мыши за многолетний период наблюдений показывает отсутствие ее выраженной периодичности. На начальных стадиях восстановительных сукцессий после воздействия первого пожара на пирогенном участке выделяются два коротких цикла, состоящие из фаз «роста» и «депрессии» и (1998–1999 гг. и 2000–2001 гг.). Синхронный подъем численности вида на обоих участках происходит в 2004 году. В 2005–2007 гг. в динамике населения также выделяется цикл, включающий фазу «роста» на протяжении двух лет (2005–2006 гг.) с максимальным значением обилия грызунов на ветровальном участке, и фазу «депрессии» численности населения в 2007 г. В дальнейшем характер популяционной динамики малой лесной мыши отличается наибольшей неустойчивостью, особенно выраженной на пирогенном участке. На ветровальном участке отмечены два трехлетних цикла, состоящих из фаз «роста», наблюдающихся в течение двух лет, и фазы «депрессии» численности (2013–2015 гг. и 2016–2018 гг., соответственно). Завершающийся цикл в многолетней динамике обилия *A. uralensis* на этом участке является также трехлетним, состоящим из последовательных фаз: «пика», «спада» и «депрессии» (2019–2021 гг.), на пирогенном участке в этот период наблюдается «рост» численности вида с последующим ее снижением в 2021 г. (см. рисунок).

Сравнение уровня обилия населения малой лесной мыши в годы воздействия двух, отличающихся по времени возникновения пожаров, и на начальных стадиях восстановления после пожаров в разные временные отрезки свидетельствует о неоднозначности реакции вида на пирогенные нарушения. Как было отмечено выше, в год воздействия первого пожара и через год после возгорания на пирогенном участке наблюдалась депрессия численности *A. uralensis*, в аналогичный период после второго пирогенного воздействия ситуация на данном участке отличалась (см. рисунок). Результаты анализа долевого вклада малой лесной мыши в сообщество грызунов на сравниваемых участках подтверждают неоднозначность реакции вида на нарушение среды обитания в разные периоды посткатастрофического восстановления. В целом доленое участие вида оказалось существенно выше в местообитаниях дважды нарушенного пожаром участка, причем максимальный его вклад отмечен в год повторного пирогенного воздействия (см. таблицу).

Таблица

**Численность населения малой лесной мыши и ее долевого вклад в сообщества грызунов на нарушенных участках территории Висимского заповедника на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий**

Период	Участок	
	Ветровальный	Пирогенный
<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Год воздействия ветровала, 1995 г.	0	0
Начальная стадия ветровальной сукцессии, 1996–1997 гг.	0	0



Окончание табл.

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>
Год воздействия первого пожара, 1998 г.	0	0
Начальная стадия ветровально-пирогенной сукцессии, 1999–2001 гг.	0	18/13.5
Развитая стадия ветровально-пирогенной сукцессии, 2002–2009 гг.	28/4.9	12/4.4
Год воздействия второго пожара, 2010 г.	2/4.0	5/20.8
Начальная стадия пирогенной сукцессии, 2011–2013 гг.	5/4.1	22/16.4
Развитая стадия пирогенной сукцессии, 2014–2021 гг.	11/7.4	10/9.8

*Примечание.* В числителе – сумма абсолютных значений численности малой лесной мыши, в знаменателе – ее долевого вклад в население грызунов на двух участках.

Этот факт подтверждает наше предположение о том, что условия обитания малой лесной мыши на дважды пирогенно нарушенном участке, особенно на начальной стадии восстановительной сукцессии после повторного пирогенного воздействия, являются более благоприятными для населения вида. Полученные нами результаты могут быть объяснены комплексным влиянием факторов, благоприятное сочетание которых обуславливает успешность восстановления численности населения вида в конкретные периоды состояния лесных биоценозов. Среди возможных причин необходимо учитывать как внутривидовые особенности, так и влияние внешних факторов, оказывающих воздействие на характеристики среды местообитаний животных. К примеру, известно, что формирование на открытых пространствах гарей условий (увеличение освещенности, повышение дневных температур, быстрое возобновление злаковых ассоциаций), отвечающих экологическим предпочтениям видов-зеленоядов и семеноядов (к которым относится малая лесная мышь), приводит к возрастанию их доли в сообществах грызунов [11, 12, 18]. Результаты наших ранних исследований показали высоко значимые статистические отличия микросредовых характеристик местообитаний на сравниваемых участках на начальных стадиях пирогенных сукцессий после воздействия отличающихся по времени возникновения пожаров [19, 20]. Внутривидовые особенности связаны с особенностями функционирования локальных внутривидовых группировок разных видов грызунов, определяющего темпы заселения животными естественно трансформированных местообитаний. Данный подход предложен Н. А. Щипановым [21, 22], по мнению которого, для обеспечения жизнестойкости популяции в случае возникновения природных катастрофических явлений необходимо взаимодействие отдельных внутривидовых группировок. Показано, что различия в формировании населения грызунов на пирогенных участках объясняются видовыми различиями темпов восстановления численности. Одни виды восстанавливают численность успешнее, чем это возможно, за счет размножения («быстро»), а некоторые –

в соответствии с темпами размножения («медленно»). «Быстрое» и «медленное» восстановление обеспечивается альтернативными типами функционирования («контролирующий» и «восстанавливающий») внутрипопуляционных группировок, причем одни виды способны изменить характер функционирования в ответ на неблагоприятное воздействие, а другие проявляют только один из альтернативных вариантов [21, 22]. Для видов данной подгруппы изменение функциональной структуры в нарушенных условиях выражается в дестабилизации персонального состава групп и увеличении общего количества неоседлых особей. К этому типу восстановления можно отнести малую лесную мышь – вид, способный формировать внутрипопуляционные группировки, выполняющие альтернативные функции [23]. Вероятно, малая лесная мышь быстро восстанавливает численность после воздействия пожара за счет вселения животных на нарушенную территорию, где условия обитания на начальных стадиях восстановительной сукцессии наиболее благоприятны для данного вида. Наряду с этим следует отметить, что сценарий, по которому разворачиваются процессы формирования численности населения грызунов в нарушенных местообитаниях, определяется состоянием уровня их обилия не только в год, предшествующий пожару, и в год его возникновения, а также на ранних стадиях постпирогенных восстановительных сукцессий. Мы предполагаем, что на начальных стадиях восстановительной сукцессии после повторного пожара на пирогенном участке складывается благоприятное сочетанное воздействие факторов на население малой лесной мыши, в результате которого формируются условия, отвечающие экологическим предпочтениям вида. Таким образом, на примере изучения населения малой лесной мыши, обитающей в условиях естественно нарушенных местообитаний на территории Висимского заповедника, можно заключить, что реакция видов на трансформацию среды обитания, вызванную влиянием природных катастрофических факторов, неоднозначна на разных стадиях восстановительных сукцессий. Для выявления причин, объясняющих неоднозначность отклика на естественные нарушения необходимо учитывать комплекс факторов, включающий как внутрипопуляционные видовые особенности, так и состояние среды местообитаний животных в разные периоды посткатастрофического восстановления лесных биоценозов.

### **Заключение**

Полученные в ходе проведенного исследования результаты позволяют заключить, что для малой лесной мыши условия среды в дважды нарушенных пожаром лесных местообитаниях на территории Висимского заповедника наиболее предпочтительны на начальных стадиях восстановительной сукцессии, о чем свидетельствуют значения показателей численности вида в этот период. Наряду с этим следует отметить, что условия среды обитания на ненарушенных пожаром ветровальных участках для *A. uralensis* являются наиболее благоприятными в ходе развития посткатастрофического восстановления лесных

биоценозов. Также можно констатировать, что на характер изменения численности населения малой лесной мыши на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий оказывает влияние комплекс факторов, среди которых приоритетными могут считаться как внутривидовые (особенности функционирования локальных группировок), так и особенности среды местообитаний (своеобразие микросредового окружения) грызунов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН ААААА19-119031890087-7.

### Список литературы

1. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Зоологический ин-т РАН, 1995. 522 с.
2. Млекопитающие Свердловской области: справ.- определитель / В. Н. Большаков и др. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.
3. Todd I. A., Tew T. E., Macdonald D. W. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 1. Macrohabitat // J. Zool. (Lond). 2000. Vol. 250. P. 299–303.
4. Tew T. E., Todd I. A., Macdonald D. W. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 2. Microhabitat // J. Zool. (Lond). 2000. Vol. 250. P. 305–311.
5. Ulanova N. G. The effects of wind throw on forests at different spatial scales: a review // For. Ecol. Manag. 2000. Vol. 135. № 1/3. P. 155–167.
6. Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 46 с.
7. Истомин А. В. Влияние нарушений на видовое разнообразие мышевидных грызунов в южной тайге // Видовое разнообразие млекопитающих в трансформированных экосистемах. Киев, 1992. С. 29–40.
8. Истомин А. В. Влияние ветровалов на динамику сообществ мелких млекопитающих в естественных лесах южной тайги // Вест. МГУ. Лесн. вестн. 2009. № 1. С. 196–201.
9. Комарова Т. А. Послепожарные сукцессии в лесах южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. 224 с.
10. Комарова Т. А. Семенное возобновление древесных растений на гарях в лесах Южного Сихотэ-Алиня // Лесоведение. 2005. № 3. С. 27–36.
11. Керзина М. Н. Смена населения наземных позвоночных на вырубках и гарях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. № 1. С. 22–25.
12. Кулешова Л. В. Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. Вып. 10. С. 1542–1552.
13. Конторщиков В. В. Мышевидные грызуны на зарастающих гарях в Окском заповеднике (по наблюдениям в 1990–1991 гг.) // Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках. М., 2002. С. 100–103.
14. Fox V. J. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath // Ecology. 1982. Vol. 63. P. 1332–1341.

15. Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
16. Monimeau L., Mouillot D., Fons R., Prodon R., Marchand B. Impact of prescribed burning on the survival rates of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) // *Acta Oecologica*. 2002. Vol. 23. P. 51–58.
17. Лукьянова Л. Е. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) и темная полевка (*Microtus agrestis* L.) в ветровально-пирогенных местообитаниях охраняемой территории Среднего Урала // *Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2: Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина*. 2020. Вып. 4 (16). С. 5–19.
18. Zwolak R., Pearson D. E., Ortega Y. K., Crone E. E. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment // *Ecology*. 2010. Vol. 91. № 4. P. 1124–1131.
19. Лукьянова Л. Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // *Сиб. экол. журнал*. 2015. № 6. С. 832–841.
20. Лукьянова Л. Е. Формирование численности грызунов в пирогенных местообитаниях // *Вестник Томского гос. ун-та*. 2017. № 39. С. 172–189.
21. Щипанов Н. А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // *Успехи современной биологии*. 2000. Т. 120. № 1. С. 73–87.
22. Щипанов Н. А. Функциональная организация популяции – возможный подход к изучению популяционной устойчивости: прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // *Зоологический журнал*. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
23. Щипанов Н. А., Шилова С. А., Смирин Ю. М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // *Успехи современной биологии*. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 624–639.

## References

1. Gromov I. M., Erbaeva M. A. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nyh territorij. Zajceobraznye i gryzyny* [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents]. SPb.: ZIN, 1995. 522 p. (In Russ.).
2. *Mlekopitayushchie Sverdlovskoj oblasti: sprav.– opredelitel'* [Mammals of the Sverdlovsk region: reference - key] / V. N. Bol'shakov et al. Ekaterinburg: Ekaterinburg, 2000. 240 p. (In Russ.).
3. Todd I. A., Tew T. E., Macdonald D. W. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 1. Macrohabitat. *J. Zool. (Lond)*. 2000. Vol. 250. P. 299–303.
4. Tew T. E., Todd I. A., Macdonald D. W. Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). 2. Microhabitat. *J. Zool. (Lond)*. 2000. Vol. 250. P. 305–311.
5. Ulanova N. G. The effects of wind throw on forests at different spatial scales: a review. *For. Ecol. Manag.* 2000. Vol. 135. № 1/3. P. 155–167.
6. Ulanova N. G. *Vosstanovitel'naya dinamika rastitel'nosti splotnykh vyрубok i massovykh vetrovalov v el'nikah yuzhnoj tajgi (na primere evropejskoj chasti Rossii. Dokt. diss.)* [Restorative dynamics of vegetation of clear-cut areas and massive windfalls in the spruce forests of the southern taiga (on the example of the European part of Russia)]: Dokt. diss. Moscow, 2006. 46 p. (In Russ.).
7. Istomin A. V. Influence of disturbances on the species diversity of murine rodents in the southern taiga. *Vidovoe raznoobrazie mlekopitayushchih v transformirovannyh ekosistemah* [Species diversity of mammals in transformed ecosystems]. Kiev, 1992. P. 29–40. (In Russ.).

8. Istomin A. V. Influence of windblows on the dynamics of communities of small mammals in natural forests of the southern taiga. *Vest. MGU. Lesn. vestn.* 2009. № 1. P. 196–201 (In Russ.).
9. Komarova T. A. *Poslepozharnye sukcesii v lesah yuzhnogo Sikhote-Alinya* [Post-fire successions in the forests of southern Sikhote-Alin]. Vladivostok: DVO AN SSSR, 1992. 224 p. (In Russ.).
10. Komarova T. A. Seed renewal of woody plants on burnt-out areas in the forests of Southern Sikhote-Alin. *Lesovedenie.* 2005. № 3. P. 27–36 (In Russ.).
11. Kerzina M. N. Change in the population of terrestrial vertebrates in clearings and burned areas. *Byul. MOIP. Otd. biol.* 1952. Vol. 57. No 1. P. 22–25 (In Russ.).
12. Kuleshova L. V. Ecological and zoogeographic aspects of the impact of fires on forest birds and mammals. *Zoologicheskij zhurnal.* 1981. Vol. 60. Vyp. 10. P. 1542–1552 (In Russ.).
13. Kontorshchikov V. V. Murine rodents on overgrown burnt-out areas in the Oka nature reserve (according to observations in 1990–1991). *Monitoring soobshchestv na garyah i upravlenie pozharami v zapovednikah* [Monitoring of communities on burnt-out areas and fire management in reserves]. Moscow, 2002. P. 100–103 (In Russ.).
14. Fox B. J. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. *Ecology.* 1982. Vol. 63. P. 1332–1341.
15. Shilova S. A. *Populyacionnaya ekologiya kak osnova kontrolya chislennosti melkih mlekopitayushchih* [Population ecology as a basis for the control of the number of small mammals]. Moscow: Nauka, 1993. 201 p. (In Russ.).
16. Monimeau L., Mouillot D., Fons R., Prodon R., Marchand B. Impact of prescribed burning on the survival rates of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). *Acta Oecologica.* 2002. Vol. 23. P. 51–58.
17. Luk'yanova L. E. Root vole (*Microtus oeconomus* Pall.) and field vole (*Microtus agrestis* L.) in windfall-pyrogenic habitats of the protected area of the Middle Urals. *Vestnik Syktyvkarskogo universiteta. Seriya 2: Biologiya, geologiya, himiya, ekologiya* [Syktyvkar University Bulletin. Series 2. Biology, geology, chemistry, ecology]. Syktyvkar: Publishing house of the Syktyvkar State University, Izd-vo SGU im. Pitirima Sorokina. 2020. No 4 (16). P. 5–19 (In Russ.).
18. Zwolak R., Pearson D. E., Ortega Y. K., Crone E. E. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment. *Ecology.* 2010. Vol. 91. № 4. P. 1124–1131.
19. Luk'yanova L. E. Post-catastrophic successions of the rodent population. *Sib. ekol. zhurnal.* 2015. No 6. P. 832–841 (In Russ.).
20. Luk'yanova L. E. Formation of the number of rodents in pyrogenic habitats. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Tomsk State University Journal of Biology]. 2017. No 39. P. 172–189 (In Russ.).
21. Shchipanov N. A. Some aspects of population resistance of small mammals. *Uspekhi sovremennoj biologii.* 2000. Vol. 120. No 1. P. 73–87 (In Russ.).
22. Shchipanov N. A. Functional organization of the population - a possible approach to the study of population resistance: an applied aspect (on the example of small mammals). *Zoologicheskij zhurnal.* 2002. Vol. 81. No 9. P. 1048–1077 (In Russ.).
23. Shchipanov N. A., Shilova S. A., Smirin Yu. M. Structure and functions of various settlements of wood mouse (*Apodemus uralensis*). *Uspekhi sovremennoj biologii.* 1997. Vol. 117. Vyp. 5. P. 624–639 (In Russ.).