

## Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги

Б. И. ШЕФТЕЛЬ, В. Д. ЯКУШОВ

Институт проблем экологии и эволюции  
им. А. Н. Северцова РАН  
119071, Москва, Ленинский просп., 33  
E-mail: borissheftel@yahoo.com

Статья поступила 20.05.2021

После доработки 03.07.2021

Принята к печати 06.07.2021

### АННОТАЦИЯ

Рассматривается взаимосвязь между потеплением климата и процессами, происходящими в сообществах и популяциях наземных мелких млекопитающих, рептилий, амфибий и членистоногих. Исследования проводились на Енисейской экологической станции “Мирное” ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН. Динамика климатических изменений показана на основе данных семи метеостанций, расположенных на почти тысячекилометровом участке долины р. Енисей. Максимальное увеличение температуры за промежуток с 1972 по 2020 г. отмечено в весенние месяцы, причем чем севернее расположена станция, тем сильнее проявляются эти изменения. В XXI в. циклический тип динамики численности мелких млекопитающих сменился на флуктуирующий. Численность мелких млекопитающих в XXI в. была ниже, чем в XX в. При этом достоверное снижение отмечено в основном у видов, происхождение которых связано с Сибирью. Впервые на территории Енисейской экологической станции отмечены новые виды. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) и таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) появились на правобережье Енисея, а серая жаба (*Bufo bufo*) – на обоих берегах.

**Ключевые слова:** потепление климата, мелкие млекопитающие, динамика численности, таежный клещ, амфибии, рептилии.

В течение последних 60–70 лет в большинстве регионов нашей планеты отмечено существенное потепление климата. Однако оно происходит неравномерно, а интенсивность этого процесса в разных регионах отличается по сезонам [Шерстюков, 2012] и зависит от широты места, рельефа и особенностей воздушных потоков в данной конкретной точке.

Влияние глобального потепления на биоту можно подразделить на две составляющие: влияние на видовое разнообразие региона и на экологические особенности сообществ,

популяций и отдельных видов. В первом случае это обычно сводится к проникновению видов из более южных регионов, они входят в сообщества и постепенно увеличивают свою численность. Обычно это происходит за счет увеличения экологического объема (ресурсов), вызванного потеплением климата [Шефтель и др., 2020]. Однако впоследствии такое проникновение может приводить к вытеснению аборигенных видов и их замещению южными видами или видами-генералистами [Ehrlich et al., 2020].

Одно из распространенных воздействий потепления климата на наземные сообщества – изменение характера популяционной динамики. Во многих бореальных сообществах бабочек, куропаток, мелких млекопитающих исчезли циклические колебания численности [Ims et al., 2008]. Они заместились флуктуационными, т. е. лишенными какой-либо определенной периодичности [Sheftel, 2010; Захаров и др., 2011].

Изменения характера динамики популяций и сообществ приводят к значительным трансформациям в функционировании бореальных экосистем, что, в свою очередь, может изменять традиционные методы хозяйственной деятельности и оказывать негативное воздействие на безопасность существования людей.

В зоне тундр в последние годы установлено повышение максимальных значений вегетационного индекса NDVI (Normalized Difference Vegetation Index – показатель количества фотосинтетически активной биомассы) [Bhatt et al., 2010; Epstein et al., 2012]. Этот феномен хорошо наблюдается на аэрофотоснимках и получил название “позеленение тундр” [Тишков и др., 2016]. К сожалению, такого четкого экологического показателя для другой бореальной зоны – зоны тайги – не существует, и о многих процессах, происходящих в ней, мы можем судить только по косвенным показателям, например по изменению динамики численности млекопитающих [Berteaux et al., 2006; Bierman et al., 2006; Saitoh et al., 2006] или появлению новых видов, например иксовых клещей [Шадрин и др., 2011; Ямборко и др., 2015].

Анализу косвенных показателей, которые, как мы предполагаем, связаны с глобальным потеплением, на примере мелких млекопитающих, рептилий, амфибий и иксовых клещей в средней енисейской тайге посвящена данная статья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, на основе которого выполнена работа, был собран на Енисейской экологической станции “Мирное” ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, расположенной в среднем течении Енисея (62°17' с. ш., 89°02' в. д.) в подзоне средней енисейской тайги в Туруханском районе Красноярского края.

Для анализа климатических изменений использованы среднемесячные температуры приземного воздуха с 1972 по 2020 г. на семи метеорологических станциях, расположенных в долине р. Енисей к югу на ≈240 км и к северу на ≈600 км от стационара. Ближайшая метеостанция Бахта расположена в 20 км к северу от Мирного. Измерения были получены из открытых баз данных: <http://www.pogodaiklimat.ru/>, <https://rp5.ru/>, <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>. В качестве опорного периода для расчета климатических норм принят промежуток времени с 1972 по 1990 г. Температурные аномалии рассчитывались как разность между средней годовой температурой воздуха в определенный год и климатической нормой за выбранный опорный период [ВМО, 2017].

Все расчеты выполнены в программе PAST [Hammer et al., 2001]. Для оценки наличия тренда использовался непараметрический тест “Mann-Kendall test for trend” [Gilbert, 1987]. В качестве меры интенсивности климатических изменений за указанный интервал времени использовался коэффициент линейного тренда, определенный по методу наименьших квадратов и характеризующий среднюю скорость изменений климатической переменной, соответствующую тренду [Гланц, 1998].

Учеты мелких млекопитающих проводили методом отлова зверьков ловчими канавками. Применялись канавки длиной 20 м с двумя ловчими цилиндрами по методике, предложенной А. П. Кузякиным [1962]. Цилиндры располагались на расстоянии 5 м от торцов канавок. Канавки охватывали большинство местообитаний в радиусе 3 км вокруг биостанции. В переувлажненных местообитаниях вместо канавок использовались ловчие заборчики [Охотина, Костенко, 1974; Шефтель, 2018]. С 1973 по 1993 г. отловы велись практически в течение всего летнего сезона, а с 1994 г. только по 10 дней в конце июня и в конце августа. В 1995 г. исследования были прерваны и возобновлены в 2007 г. Долговременные отловы канавками не нарушают структуры оседлого населения мелких млекопитающих, поскольку в основном отлавливают мигрирующих особей [Большаков и др., 1973; Шефтель, 2018].

Сравнительный анализ состояния сообщества и популяций мелких млекопитающих проводился по двум параметрам. Во-первых, на примере землероек-бурозубок анализи-

ровались изменения в характере динамики их численности. Сравнивалась динамика популяций в XX в. с 1976 по 1984 г. и в XXI в. с 2007 по 2020 г. Во-вторых, сравнивали уровень численности всего сообщества мелких млекопитающих и отдельных видов, его составляющих.

Периодичность колебаний численности мелких млекопитающих оценивалась посредством автокорреляционного анализа, который характеризует степень корреляционной связи двух рядов: изучаемого временного ряда и такого же ряда, но смещенного на  $L$  временных шагов (величина смещения  $L$  называется лагом). Множество коэффициентов корреляции образует корреляционную функцию, график которой удобно анализировать визуально: пики, приходящиеся на данный лаг, свидетельствуют о большей или меньшей степени совпадения ряда с самим собой, о существовании периодичности в изменениях изучаемых значений и о повторяемости значений через равные промежутки времени [Коросов, 2007].

Ряды показателей численности всего сообщества мелких млекопитающих и отдельных видов не в полной мере соответствуют нормальному распределению, поэтому для сравнения уровня этого показателя в XX и XXI вв. использовался непараметрический тест Манна – Уитни [Гланц, 1998].

Специальных герпетологических исследований на территории Енисейской экологической станции не проводилось, и все сведения о наличии или отсутствии тех или иных видов основаны на случайных встречах или

их попаданиях в цилиндры для отлова мелких млекопитающих. Всего на станции отмечено три вида земноводных и один вид пресмыкающихся. Кроме того, мы рассматриваем в данной работе обыкновенную гадюку (*Vipera berus* Linnaeus, 1758), которая на Енисейской экологической станции пока не обнаружена, но отмечено ее продвижение на север в пределах подзоны средней тайги.

Многие виды беспозвоночных изменяют свои ареалы под влиянием глобального потепления, однако в этой статье мы рассмотрим только ситуацию с таежным клещом (*Ixodes persulcatus* Schulze, 1930), видом, имеющим большое практическое значение, поскольку он способствует распространению таких заболеваний людей, как клещевой энцефалит и боррелиоз. Данные о распространении таежного клеща были собраны посредством визуальных наблюдений и опросов местного населения. Детальное изучение биотопического распространения таежного клеща и его преимагинальных стадий мы планируем провести в ближайшее время.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ метеоданных выбранных станций показал наличие статистически значимого положительного тренда среднегодовых аномалий приземной температуры воздуха, а особенно сильно эта закономерность выражена весной и летом. Осенью и зимой, за редким исключением, не наблюдается тренда ни роста температур, ни их падения (табл. 1). Под

Т а б л и ц а 1

Оценки линейного тренда средних годовых и сезонных аномалий температуры приземного воздуха за период 1972–2020 гг. Станции расположены в порядке уменьшения географической широты

| Станция       | Год         |          | Весна       |          | Лето        |          | Осень       |          | Зима        |          |
|---------------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|-------------|----------|
|               | $b$         | $\Delta$ | $b$         | $\Delta$ | $b$         | $\Delta$ | $b$         | $\Delta$ | $b$         | $\Delta$ |
| Игарка        | <b>0,06</b> | 2,1      | <b>0,1</b>  | 4,0      | <b>0,04</b> | 1,2      | 0,04        | 1,2      | 0,05        | 1,2      |
| Туруханск     | <b>0,06</b> | 2,1      | <b>0,1</b>  | 4,1      | <b>0,04</b> | 1,3      | <b>0,04</b> | 1,2      | <b>0,05</b> | 1,9      |
| Верхнеимбатск | <b>0,05</b> | 1,9      | <b>0,1</b>  | 3,7      | <b>0,03</b> | 1,1      | 0,03        | 0,8      | 0,05        | 1,9      |
| Бахта         | <b>0,05</b> | 1,8      | <b>0,1</b>  | 3,6      | <b>0,03</b> | 1,2      | 0,01        | 0,4      | <b>0,06</b> | 2,0      |
| Бор           | <b>0,05</b> | 1,8      | <b>0,09</b> | 3,3      | <b>0,03</b> | 1,1      | 0,02        | 0,7      | 0,06        | 1,9      |
| Ворогово      | <b>0,05</b> | 1,5      | <b>0,09</b> | 3,1      | <b>0,03</b> | 0,9      | 0,02        | 0,7      | 0,05        | 1,4      |
| Ярцево        | <b>0,04</b> | 1,4      | <b>0,09</b> | 3,0      | <b>0,02</b> | 0,8      | 0,02        | 0,5      | 0,05        | 1,4      |

П р и м е ч а н и е.  $b$  – коэффициент линейного тренда ( $^{\circ}\text{C}/10$  лет) температурных аномалий, характеризующий среднюю скорость изменений климатической переменной, соответствующей тренду; полужирным выделены статистически значимые ( $p < 0,05$ ) тренды;  $\Delta$  – разность между средней температурой последнего десятилетия,  $^{\circ}\text{C}$  (2010–2020 гг.), и средней температурой базового периода.

температурными аномалиями подразумевается разность между средней годовой температурой воздуха в определенный год и климатической нормой за выбранный опорный период [ВМО, 2017].

Например, на метеостанции пос. Бахта, расположенного на 20 км севернее стационара, средняя скорость изменения среднегодовых температурных аномалий (коэффициент  $b$ ) составила  $0,05\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ . Сильнее эта закономерность выражена весной ( $b = 0,1\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ ). Средняя весенняя температура последнего десятилетия (2010–2020 гг.) выше таковой опорного периода на  $\Delta = 3,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Примечателен тот факт, что чем севернее расположена метеостанция, тем сильнее выражен рост температур (см. табл. 1).

Среднегодовые аномалии температуры приземного воздуха всех семи выбранных для анализа метеостанций сильно коррелируют между собой (коэффициент корреляции  $r = 0,88\text{--}0,99$  при  $p < 0,002$  с учетом поправки Бонферрони на множественную проверку гипотез). Это дает возможность оценить общий тренд климатических изменений на заданной территории путем пространственного осреднения (на рис. 1 приведен график средних температурных аномалий по всем выбранным для анализа метеостанциям). Таким образом, средняя скорость роста температур в долине р. Енисей от пос. Ярцево до пос. Игарка в 1972–2020 гг. составила  $0,05\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ , в среднем последнее десятилетие теплее опорного периода (1972–1990 гг.) на  $1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

За время учетов отмечено 20 видов мелких млекопитающих – 10 видов насекомоядных млекопитающих, 9 видов грызунов

и один вид зайцеобразных – туруханская пищуха (*Ochotona turuchanensis* Naumov, 1934). В табл. 2 приведены 18 видов, кроме наиболее редких – туруханской пищухи и мыши малютки (*Micromys minutus* Pallas, 1771).

В XX в. динамика численности мелких млекопитающих имела ярко выраженный циклический характер [Sheftel, 1989]. Каждые четыре года возникал пик численности, сменяющийся на следующий год глубокой депрессией. После депрессии следовал год нарастания численности, а затем год предпика, в котором численность была близка к пиковой, но обычно не достигала ее. За годы исследований мы наблюдали пять циклов численности. Следует отметить, что подобная динамика была сходна для большинства видов мелких млекопитающих, как насекомоядных, так и грызунов, имеющих среднюю или высокую численность. Кроме того, подобная динамика была синхронной для обоих берегов Енисея. Для большинства малочисленных видов можно лишь говорить о сходной тенденции. На рис. 2 представлено изменение общей численности всех видов землероек при циклических колебаниях численности.

После того как в 2007 г. мы возобновили свои исследования, оказалось, что четырехлетней цикличности больше не существует [Захаров и др., 2011]. Численность менялась год от года, иногда можно было отметить нечто напоминающее трехлетние циклы, а иногда динамика имела вид “гребенки” – повышения численности чередовались с понижениями. На рис. 3 показано изменение динамики численности сообщества землероек за 13 лет исследования – с 2007 по 2019 г.

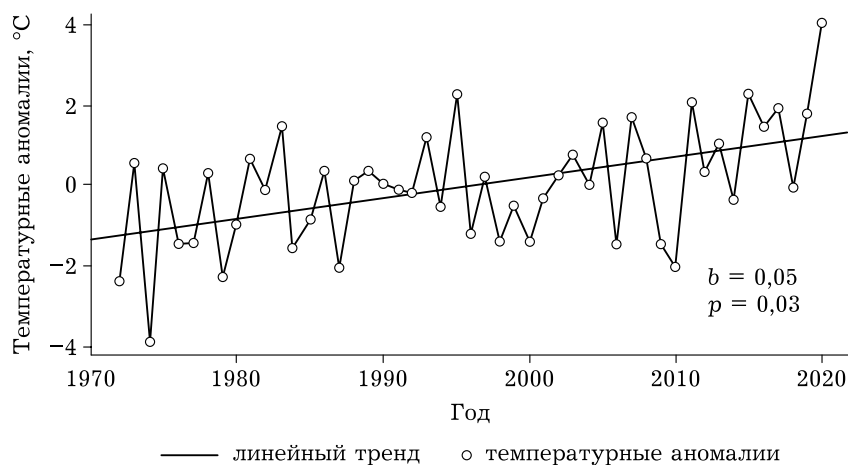


Рис. 1. Временные ряды пространственно-осредненных среднегодовых аномалий температуры приземного воздуха по данным семи енисейских метеостанций от пос. Ярцево до пос. Игарка, 1972–2020 гг.

$b$  – коэффициент линейного тренда ( $^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ ) температурных аномалий;  $p$  – уровень значимости восходящего тренда (Mann-Kendall test for trend)



Рис. 2. Динамика численности мелких млекопитающих в XX в.

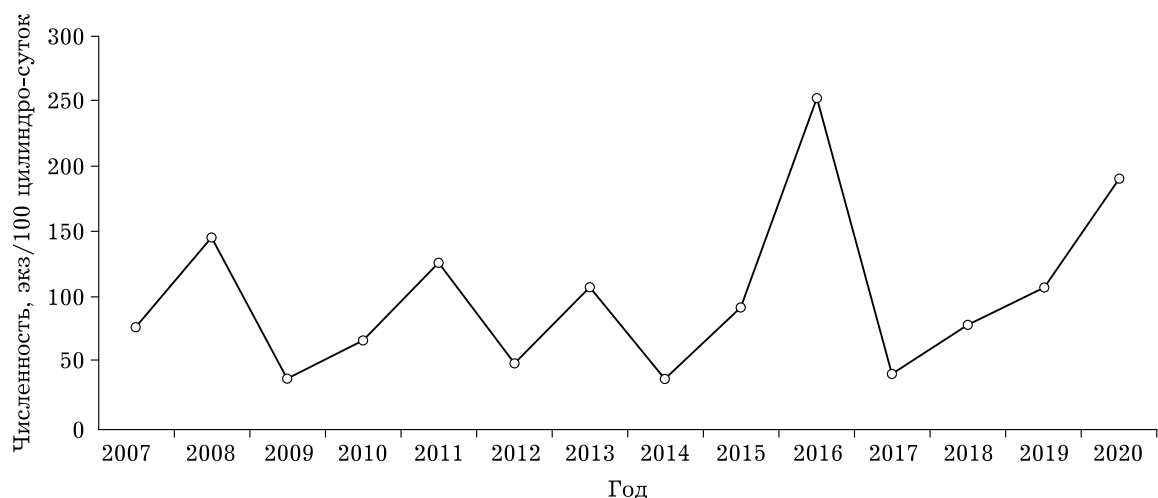


Рис. 3. Динамика численности мелких млекопитающих в XXI в.

Автокорреляционный анализ показал наличие статистически значимого четырехлетнего периода в XX в. (коэффициент корреляции  $r = 0,7$ ; уровень значимости  $p = 0,0009$ ) и отсутствие периодичности колебаний в XXI в. (рис. 4, 5) [Якушов, Шефтель, 2020].

Сравнение численности мелких млекопитающих в XX и XXI вв. показало ее достоверное снижение (табл. 2).

Достоверно снизилась и численность ряда видов: средней бурозубки (*S. caecutiens*), тундрной бурозубки (*S. tundrensis*), крупнозубой бурозубки (*S. daphaenodon*), крошечной бурозубки (*S. minutissimus*), красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* = *Myodes rufocanus*), лесной мышовки (*Sicista betulina*).

За время проведения исследований видовой состав млекопитающих не претерпел се-

рьезных изменений. Исключение составляет рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* = *Myodes glareolus*), которая впервые была отмечена на правом берегу Енисея. Ранее этот вид в 1976 г. был найден на левом берегу Енисея и регулярно встречался исключительно в низкой ивово-луговой пойме [Шварц и др., 1987]. Первая находка этого вида на правом берегу Енисея зафиксирована в 2017 г., одна особь была поймана в низкой луговой пойме. В 2018 г. тоже была отмечена одна особь, но на огородных залежах. В 2019 г. на правом берегу Енисея встречено 9 особей (1 – в тайге, 2 – в низкой пойме, 6 – на огородных залежах). В 2020 г. при общей высокой численности мелких млекопитающих произошло вселение рыжей полевки в жилые постройки. В домах в этот год было отловлено 10 зверь-

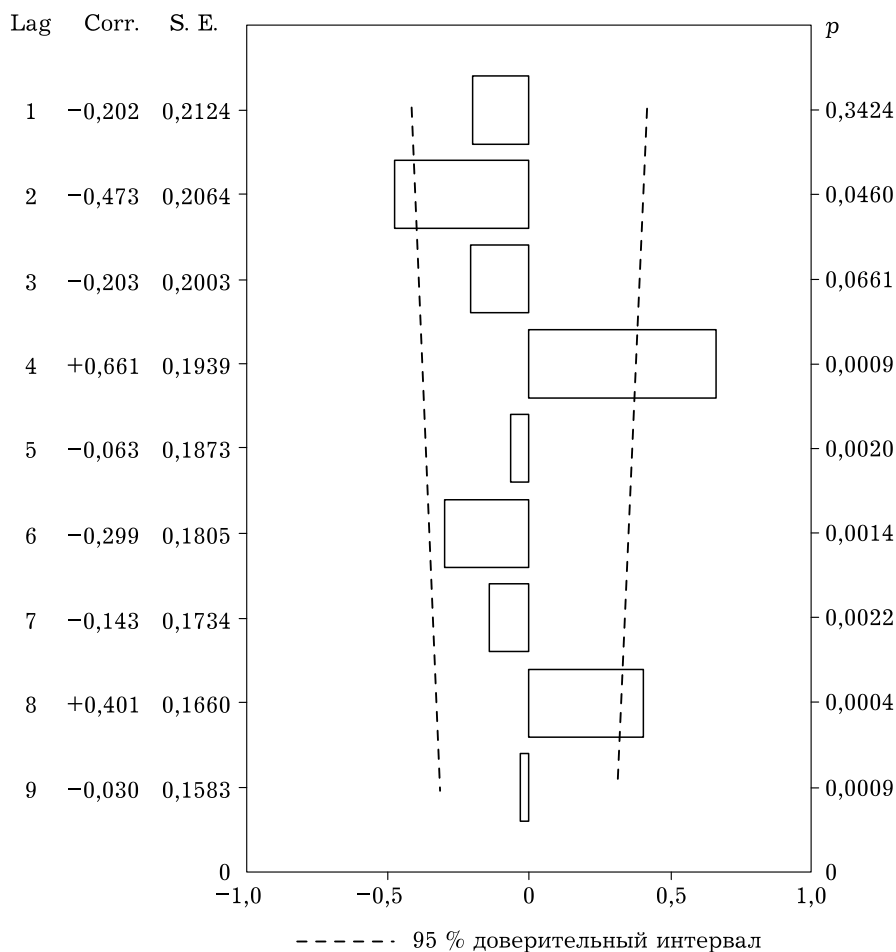


Рис. 4. Автокоррелограмма колебаний численности сообщества мелких млекопитающих в XX в. Lag – величина смещения временного ряда относительно самого себя; Corr. – коэффициент корреляции; S. E. – стандартная ошибка коэффициента корреляции; p – уровень значимости. Выход пика за черту 95%-го доверительного интервала обозначает статистически значимое значение периода

ков, все они оказались рыжими полевками, при этом в естественных биотопах отловлено только три особи.

Серая жаба (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758) впервые обнаружена в Мирном в 2018 г. В ловчие цилиндры для учетов мелких млекопитающих было поймано две взрослые особи, при этом одна – на левом берегу Енисея в ельнике первой террасы, а вторая – на правом берегу Енисея на границе антропогенного сенокосного луга и тайги. Серая жаба была многочисленна в 1988 г. на территории Елогуйского федерального заказника (61°52' с. ш., 86°02' в. д.), примерно в 150 км на запад от Енисея.

Обыкновенная гадюка (*Vipera berus*) на территории стационара не встречена. Однако

в августе 2017 г. две особи этого вида были найдены в ивняках правого берега Енисея, на 200 м выше устья Подкаменной Тунгуски (61°35' с. ш., 90°08' в. д.). Очень крупная особь с типичной окраской, очевидно самка, и мелкая черная особь, очевидно самец, вместе лежали на бревне и грелись на солнце. Место встречи этих особей, по нашим данным, расположено также севернее границы ранее известного ареала. Обыкновенная гадюка, как и серая жаба, была встречена на территории Елогуйского федерального заказника в 1988 г. (61°52' с. ш., 86°02' в. д.), примерно в 150 км на запад от Енисея.

Последний из рассмотренных нами видов, таежный клещ, также существенно расширил

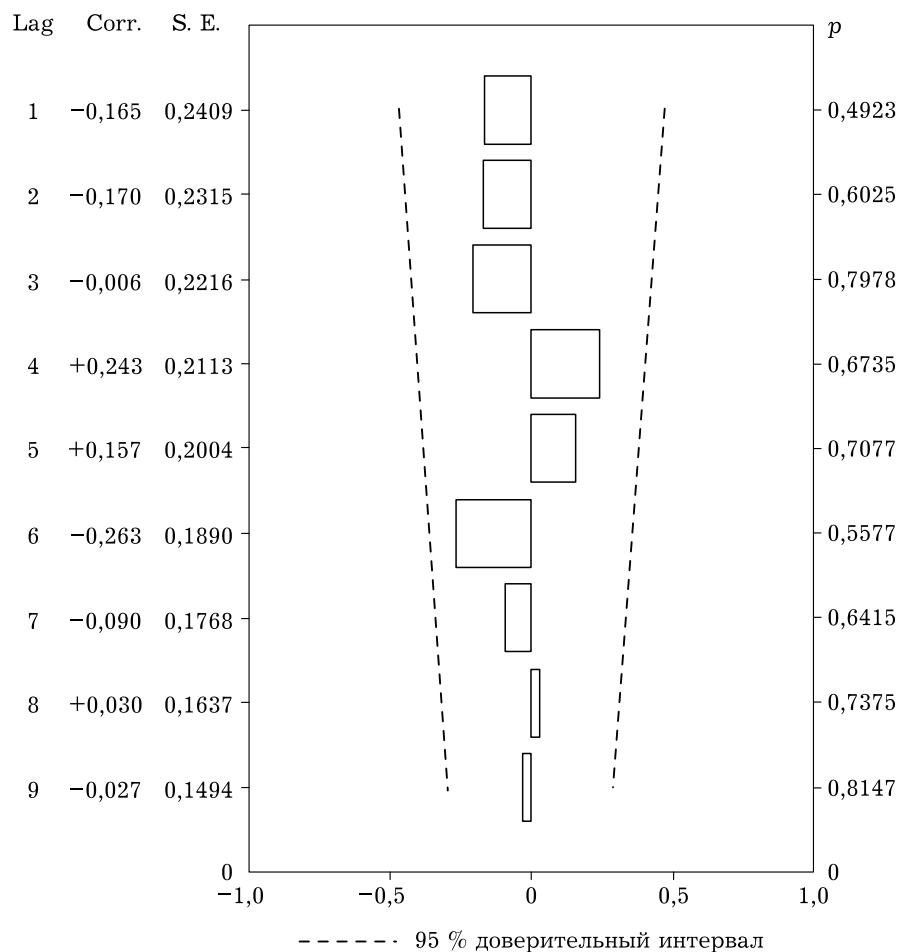


Рис. 5. Автокоррелограмма колебаний численности сообщества мелких млекопитающих в XXI в. В отличие от XX в. четкой периодичности не наблюдается.  
Усл. обозн. см. на рис. 4

Т а б л и ц а 2  
Сравнение численности мелких млекопитающих в XX и XXI вв.

| Вид  | <i>Sorex araneus</i><br>Linnaeus, 1758 |             | <i>S. caecutiens</i><br>Laxmann, 1788      |             | <i>S. minutus</i><br>Linnaeus, 1766   |            | <i>S. isodon</i><br>Turov, 1924        |      | <i>S. roboratus</i><br>Holister, 1913  |     |
|------|----------------------------------------|-------------|--------------------------------------------|-------------|---------------------------------------|------------|----------------------------------------|------|----------------------------------------|-----|
| Век  | XX                                     | XXI         | XX                                         | XXI         | XX                                    | XXI        | XX                                     | XXI  | XX                                     | XXI |
| mean | 47,4                                   | 35,8        | <b>33,9</b>                                | <b>18,8</b> | 5,4                                   | 5,5        | 10,2                                   | 8,4  | 1,9                                    | 2,2 |
| sd   | 28,9                                   | 26,8        | <b>19,7</b>                                | <b>16,4</b> | 3,0                                   | 4,3        | 9,3                                    | 13,2 | 1,5                                    | 2,3 |
| max  | 115,3                                  | 96,0        | <b>64,5</b>                                | <b>69,8</b> | 10,8                                  | 15,4       | 34,3                                   | 50,5 | 6,5                                    | 8,9 |
| min  | 7,8                                    | 2,0         | <b>5,2</b>                                 | <b>4,3</b>  | 1,2                                   | 0,8        | 1,2                                    | 0,4  | 0,0                                    | 0,0 |
| md   | 42,2                                   | 26,6        | <b>33,8</b>                                | <b>11,6</b> | 4,8                                   | 4,5        | 6,7                                    | 3,2  | 1,3                                    | 1,4 |
| Вид  | <i>S. tundrensis</i><br>Merriam, 1900  |             | <i>S. minutissimus</i><br>Zimmermann, 1780 |             | <i>S. daphaenodon</i><br>Thomas, 1907 |            | <i>Neomys fodiens</i><br>Pennant, 1771 |      | <i>Talpa altaica</i><br>Nikolsky, 1883 |     |
| Век  | XX                                     | XXI         | XX                                         | XXI         | XX                                    | XXI        | XX                                     | XXI  | XX                                     | XXI |
| mean | <b>7,4</b>                             | <b>3,7</b>  | <b>0,9</b>                                 | <b>0,4</b>  | <b>0,3</b>                            | <b>0,0</b> | 0,7                                    | 0,3  | 1,1                                    | 1,4 |
| sd   | <b>4,4</b>                             | <b>5,8</b>  | <b>0,6</b>                                 | <b>0,2</b>  | <b>0,3</b>                            | <b>0,1</b> | 0,8                                    | 0,4  | 1,1                                    | 1,2 |
| max  | <b>16,7</b>                            | <b>19,0</b> | <b>2,2</b>                                 | <b>0,9</b>  | <b>1,2</b>                            | <b>0,3</b> | 2,5                                    | 1,3  | 3,7                                    | 3,6 |
| min  | <b>1,3</b>                             | <b>0,0</b>  | <b>0,0</b>                                 | <b>0,0</b>  | <b>0,0</b>                            | <b>0,0</b> | 0,0                                    | 0,0  | 0,0                                    | 0,0 |
| md   | <b>5,3</b>                             | <b>1,0</b>  | <b>0,9</b>                                 | <b>0,4</b>  | <b>0,2</b>                            | <b>0,0</b> | 0,4                                    | 0,1  | 0,8                                    | 0,9 |

| Вид  | <i>Clethrionomys rutilus</i><br>Pallas, 1779   |      | <i>C. glareolus</i><br>Schreber, 1780        |     | <i>C. rufocanus</i><br>Sundevall, 1846  |     | <i>Microtus agrestis</i><br>Linnaeus, 1761 |     | <i>M. oeconomus</i><br>Pallas, 1776 |      |
|------|------------------------------------------------|------|----------------------------------------------|-----|-----------------------------------------|-----|--------------------------------------------|-----|-------------------------------------|------|
| Бек  | XX                                             | XXI  | XX                                           | XXI | XX                                      | XXI | XX                                         | XXI | XX                                  | XXI  |
| mean | 18,2                                           | 13,6 | 0,3                                          | 0,2 | 20,7                                    | 2,8 | 3,7                                        | 1,5 | 9,1                                 | 8,5  |
| sd   | 13,4                                           | 8,8  | 0,5                                          | 0,4 | 21,6                                    | 1,9 | 5,0                                        | 1,4 | 10,3                                | 9,8  |
| max  | 53,2                                           | 32,7 | 2,0                                          | 1,6 | 81,0                                    | 8,2 | 17,7                                       | 5,5 | 42,5                                | 38,1 |
| min  | 3,5                                            | 2,3  | 0,0                                          | 0,0 | 2,7                                     | 0,4 | 0,2                                        | 0,0 | 1,3                                 | 1,0  |
| md   | 16,6                                           | 12,5 | 0,2                                          | 0,0 | 10,4                                    | 2,3 | 1,0                                        | 1,1 | 5,7                                 | 5,1  |
| Вид  | <i>Myopus schisticolor</i><br>Lilljeborg, 1844 |      | <i>Arvicola terrestris</i><br>Linnaeus, 1758 |     | <i>Sicista betulina</i><br>Pallas, 1779 |     | Общая численность                          |     |                                     |      |
| Бек  | XX                                             | XXI  | XX                                           | XXI | XX                                      | XXI | XX                                         |     | XXI                                 |      |
| mean | 5,9                                            | 1,6  | 0,3                                          | 0,0 | 6,8                                     | 2,5 | 175,2                                      |     | 107,8                               |      |
| sd   | 10,3                                           | 2,0  | 0,3                                          | 0,1 | 3,0                                     | 1,3 | 91,2                                       |     | 72,5                                |      |
| max  | 41,0                                           | 8,0  | 0,8                                          | 0,4 | 12,7                                    | 4,8 | 376,2                                      |     | 280,1                               |      |
| min  | 0,0                                            | 0,0  | 0,0                                          | 0,0 | 2,0                                     | 0,4 | 44,2                                       |     | 37,5                                |      |
| md   | 2,3                                            | 1,2  | 0,3                                          | 0,0 | 6,1                                     | 2,7 | 150,6                                      |     | 86,6                                |      |

П р и м е ч а н и е. mean – среднее значение; sd – стандартное отклонение. Ряды показателей численности всего сообщества мелких млекопитающих и отдельных видов не в полной мере соответствуют нормальному распределению, поэтому более информативны следующие показатели: max – максимальное значение, min – минимальное значение, md – медиана. Полужирным выделены виды, для которых характерно достоверное изменение численности (критерий Манна – Уитни,  $p$  – уровень значимости  $<0,05$ ).

свой ареал. Ранее в 70-х годах прошлого столетия северная граница его ареала проходила в 200 км южнее Мирного в районе пос. Ворогово. В 2001 г. зафиксирован первый укус человека клещом на территории станции. В настоящий момент клещи обычны в основном на границе сенокосного суходольного антропогенного луга на правом берегу Енисея. После километровой прогулки по сенокосному лугу в июне на человека нападают 4–5 таежных клещей. В настоящее время есть информация о нападении таежных клещей на человека в с. Верхнеимбатск, расположенном в 120 км к северу от Мирного.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Данное исследование показывает общий характер климатических изменений, происходящих на Енисее, при этом рассматривается только температура приземного воздуха. Показаны изменения, произошедшие на уровне сообществ, популяций и отдельных видов наземных организмов, которые предположительно связаны с изменением климата.

Мы показали, что максимальное потепление по данным семи енисейских метеостанций происходит весной. Это согласуется с данны-

ми Б. Г. Шерстюкова [2012], что именно весной в Центральной Сибири отмечено максимальное потепление, тогда как в другие времена года оно незначительно, или наблюдается даже похолодание. По нашим данным, и в другие сезоны, например зимой, потепление климата тоже происходит, хотя не так сильно, как весной. Различия между литературными и нашими данными могут объясняться тем, что временной ряд, приводимый Б. Г. Шерстюковым, заканчивается в 2011 г., а именно в последнее 10-летие отмечены наиболее существенные климатические изменения.

Следует обратить внимание, что значительное потепление именно весной может приводить к увеличению вегетационного периода, которое имеет важное значение как для сообществ, так и для отдельных видов, особенно существенно в условиях севера. Второе важное наблюдения состоит в том, что с увеличением географической широты темпы потепления возрастают (см. табл. 1). Эта ситуация, безусловно, способствует успешному продвижению южных видов на север.

Феномен исчезновения четырехлетних циклических колебаний зафиксирован во многих бореальных регионах в Феноскандии [Hörnfeldt et al., 2005], Шотландии [Lambin et

al., 2006], Гренландии [Gilg et al., 2009], Японии на о. Хоккайдо [Saitoh et al., 2006]. Причины этого феномена до конца не понятны, несомненно только то, что повышение температуры либо некие побочные эффекты, связанные с этим процессом, повсеместно приводят к нарушению циклических колебаний численности [Oli, 2019]. Но не стоит забывать и то, что сами циклические колебания до сих пор остаются главной экологической тайной, мистерией последнего столетия [Myers, 2018]. Мы в целом разделяем точки зрения вышеупомянутых авторов и воздержимся от высказывания гипотез о причинах, вызывающих циклические колебания и приводящих к их исчезновению.

Интересен тот факт, что в большинстве указанных регионов циклические колебания прекратились в 80-е годы XX в., тогда как на стационаре Мирное это произошло позже, предположительно на рубеже двух столетий. С чем связано более позднее исчезновение циклических колебаний в Сибири по сравнению с другими регионами, пока не ясно. Мы можем только предположить, что поскольку потепление климата, по данным Б. Г. Шерстюкова [2012], здесь было не такое интенсивное, как, например, в Феноскандии, то это отразилось на запаздывании процессов, приведших к краху циклических колебаний численности.

Особенно интересно снижение общего обилия мелких млекопитающих и численности отдельных видов в XXI в. Теоретически можно было бы ожидать, что увеличившаяся продолжительность вегетационного периода приводит к росту продуктивности экосистемы и, как следствие, численности мелких млекопитающих. Однако этого не случилось. Предположительно причина может заключаться в том, что циклические колебания характеризуются регулярными всплесками численности, которые при нециклических колебаниях происходят значительно реже, поэтому в целом уровень численности оказывается при нециклической динамике ниже. Но, с другой стороны, достоверно сократилась численность видов, которые связаны с бореальными лесами или с Сибирским регионом. Это средняя, крошечная, тундрная, крупнозубая бурозубка, красно-серая полевка, из видов европейского происхождения сократилась числен-

ность только у лесной мышовки [Баскевич и др., 2020]. Однако окончательного ответа на вопрос о влиянии потепления на сообщество мелких млекопитающих и на отдельные входящие в него виды пока нет. Возможно, он будет найден в последующих исследованиях.

В данный момент мы можем говорить только об одном вселенце из южных районов Центральной Сибири, вошедшем в местное сообщество млекопитающих. Рыжая полевка на правом берегу Енисея ранее была найдена в окрестностях пос. Осиново (61°26' с. ш. 89°56' в. д.) [Россолимо, Сыроечковский, 1961]. Анализ распределения этого вида на севере ареала показывает его тяготение к поселкам [Шварц и др., 1987]. Проникновение рыжей полевки в жилые помещения экологической станции Мирное, очевидно, связано с отсутствием здесь типичного вида-синантропа – домового мыши (*Mus musculus*). Однако не следует забывать, что рыжая полевка – основной распространитель хантавируса “Пуумала”, вызывающего один из наиболее опасных вариантов геморрагической лихорадки с почечным синдромом [Vapalahti et al., 2003]. Поэтому проникновение этого вида на север в сочетании с активным вселением в жилые постройки может способствовать формированию новых очагов заболевания и реально угрожает здоровью местного населения. Ограниченное количество видов-вселенцев среди мелких млекопитающих может быть объяснено двумя причинами. Во-первых, расселение этих видов сдерживается сравнительно низкой скоростью передвижения в пространстве, а во-вторых, насыщенностью сообщества мелких млекопитающих, затрудняющей проникновение видов-конкурентов.

Подробные ареалы серой жабы приведены С. Л. Кузьминым в двух изданиях атласа “Земноводные бывшего СССР” [Кузьмин, 1999, 2012]. Если в первом издании северная граница ареала серой жабы по Енисею проходит в районе д. Ворогово (южная периферия средней тайги), то во втором отмечены встречи этого вида вдоль Енисея по всей средней тайге, а одна точка находки вида даже в районе границы северной тайги и лесотундры. Это свидетельствует о том, что серая жаба интенсивно расселяется на север, возможно, этому способствует Енисей. Но, тем не менее, первые достоверные находки вида

в окрестностях экологической станции Мирное произошли в 2018 г. Северная граница ареала обыкновенной гадюки, как и серой жабы, проходит в районе д. Ворогово [Информационная поисковая система], поэтому встреча вида около устья р. Подкаменной Тунгуски означает ее продвижение на север.

Распространение таежного клеща на север ранее отмечено во многих регионах России: в республиках Карелия [Бугмырин и др., 2013], Коми [Глушакова и др., 2011], Саха-Якутия [Шадрин и др., 2011] в Архангельской [Котцов и др., 2010] и Магаданской [Ямборко и др., 2015] областях. Для Красноярского края тоже известны экстремально северные обнаружения таежного клеща, например, в окрестностях Туруханска (66° с. ш.) и даже на п-ове Таймыр (севернее 72-й параллели) [Хазова, 2007]. Но одиночные находки таежных клещей не могут свидетельствовать о расширении ареала вида, поскольку это часто результат случайных заносов [Korenberg, 2009]. Однако тот факт, что таежные клещи в течение, по крайней мере, 15 лет регулярно обнаруживаются в одном и том же месте, позволяет предположить существование местной устойчивой популяции этого вида в окрестностях экологической станции Мирное. Однако изучение распространения личинок и нимф этого вида пока не проводилось, а именно эти исследования позволят сделать окончательный вывод о том, насколько стабильна местная популяция таежного клеща. Большинство исследователей сходятся во мнении, что распространению клещей способствуют птицы, проводящие много времени на земле, например дрозды, коньки, овсянки. Наши данные подтверждают это предположение. В окрестностях Мирного основной очаг распространения клещей находится на правом берегу Енисея на небольших участках молодого леса, восстановившегося на периферии сенокосного луга, а на левом берегу они вообще не обнаружены. В районе соседней д. Бахта, расположенной в 20 км к северу от Мирного, клещи распространены, наоборот, на левом берегу Енисея на зарастающих сенокосных лугах. Такое территориальное распределение невозможно объяснить наземным распространением клеща, и оно предполагает участие птиц в этом процессе. Птицы на протяжении долгого времени совершали переле-

ты с юга на север и могли переносить на себе клещей. Обычно на птицах обнаруживаются клещи на преимагинальных стадиях развития, в основном нимфы. По-видимому, именно потепление климата и более ранняя весна способствовали благополучной линьке клещей из нимфы в имаго, что привело к формированию местной популяции таежного клеща.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В енисейской тайге отмечено существенное потепление климата. По данным семи метеостанций, охватывающих почти тысячекilометровый участок долины р. Енисей, наиболее интенсивное потепление отмечено весной, при этом чем севернее расположена станция, тем выше темпы потепления. Как и во многих регионах Голарктики, в Центральной Сибири произошла смена циклических колебаний численности мелких млекопитающих нециклическими флуктуационными. По сравнению с XX в. в XXI в. численность мелких млекопитающих снизилась, при этом достоверное снижение отмечено в основном у видов, происхождение которых связано с Сибирью. Впервые на территории исследований отмечены новые виды: рыжая полевка и таежный клещ появились на правобережье Енисея, а серая жаба – на обоих берегах.

## ЛИТЕРАТУРА

- Баскевич М. И., Богданов А. С., Хляп Л. А., Малыгин В. М., Опарин М. Л., Сапельников С. Ф., Шефтель Б. И. Филлогения и дифференциация видов-двойников мышивок группы *Betulina* (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*): результаты анализа изменчивости фрагмента гена *irbp* ядерной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 5. С. 491–498.
- Большаков В. Н., Бойков В. Н., Бойкова Ф. И., Гашев Н. С., Евдокимов Н. Г., Шарова Л. П. Влияние локального истребления на население и структуру популяции грызунов лесных биоценозов // Экология. 1973. № 6. С. 57–65.
- Бугмырин С. В., Назарова Л. Е., Беспятова Л. А., Иешко Е. П. К вопросу о северной границе распространения *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae) в Карелии // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 2. С. 240–244.
- ВМО. Руководящие указания ВМО по расчету климатических норм. Женева, 2017. № 1203. 32 с.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика: пер. с англ. М.: Практика, 1998. 459 с.
- Глушакова Л. И., Корабельников И. В., Егорова Ю. И. Распространение *Ixodes persulcatus* в южных и центральных районах Республики Коми // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 2011. № 3. С. 48–50.

- Захаров В. М., Шефтель Б. И., Дмитриев С. Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131, № 5. С. 435–439.
- Информационная поисковая система по фауне и флоре заповедников России: [Электронный ресурс] / Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. URL: <http://www.sevin.ru/natreserves/> (дата обращения: 15.05.2021).
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 363 с.
- Котцов В. М., Гришина Е. А., Бузинов Р. В., Гудков А. Б. Эпидемиологические особенности клещевого вирусного энцефалита и его профилактика в Архангельской области // Экология человека. 2010. № 8. С. 3–8.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. 296 с.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР. 2-е изд., перераб. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 370 с.
- Кузякин А. П. Зоогеография СССР. // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1962. Т. 59. С. 3–182.
- Охотина М. В., Костенко В. А. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 193–196.
- Россолимо О. Л., Сыроечковский Е. Е. Новые сведения о распространении рыжей полевки в Сибири // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 2. М.: Высш. шк., 1961. С. 61–64.
- Тишков А. А., Белоновская Е. А., Вайсфельд М. А., Глазов П. М., Кренке А. Н.-мл., Морозова О. В., Покровская И. В., Царевская Н. Г., Тертицкий Г. М. “Позеленение” ландшафтов Арктики как следствие современных климатогенных и антропогенных трендов растительности // Изв. Рус. геогр. о-ва. 2016. Т. 148, № 3. С. 14–24.
- Хазова Т. Г. Эколого-паразитологическая характеристика природных очагов клещевого энцефалита в Красноярском крае // Бюл. СО РАМН. 2007. Т. 27, № 4. С. 94–99.
- Шадрина Е. Г., Никифоров О. И., Иванова М. Г. Динамика численности и распространение иксодовых клещей (Ixodidae) на территории Якутии // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131, № 5. С. 469–473.
- Шварц Е. А., Шефтель Б. И., Жуков М. А. Закономерности распространения рыжей полевки на востоке ареала // Бюл. МОИП. 1987. Т. 92, № 2. С. 17–26.
- Шерстюков Б. Г. Сезонные особенности изменений климата за 1976–2011 годы // Тр. ВНИИГМИ-МЦД. 2012. Вып. 176. С. 3–15.
- Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21.
- Шефтель Б. И., Макарова О. Л., Артюшин И. В., Оболенская Е. В., Бурская В. О., Глазов П. М. К фауне мелких млекопитающих Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2020. № 50. С. 157–175.
- Якушов В. Д., Шефтель Б. И. Связан ли эффект Читти с типами популяционной динамики? // Докл. РАН. Наука о жизни. 2020. Т. 492. С. 251–254.
- Ямбарко А. В., Третьяков К. А., Муравьева В. П. Первые находки *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в Магаданской области // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 5. С. 499–504.
- Berteaux D., Humphries M. M., Krebs C. J., Lima M., McAdam A. G., Pettoirelli N., Reale D., Saitoh T., Tkadlec E., Weladji R. B., Stenseth N. C. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals // Climate Research. 2006. N 32. P. 151–158.
- Bhatt U. S., Walker D. A., Raynolds M. K. et al. Circumpolar Arctic tundra vegetation change is linked to sea ice decline // Earth Interactions. 2010. Vol. 14, N 8. P. 1–20.
- Bierman S. M., Fairbairn J. P., Petty S. J., Elston D. A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // The American Naturalist. 2006. Vol. 167, N 4. P. 583–590.
28. Ehrlich D., Schmidt N. M., Gauthier G., Alisauskas R., Angerbjörn A., Clark K., Ecke F., Eide N. E., Framstad E., Frandsen J., Franke A., Gilg O., Giroux M. A., Henttonen H., Hörnfeldt B., Ims R. A., Kataev G. D., Kharitonov S. P., Killengreen S. T., Krebs C. J., Lancelot R. B., Lecomte N., Menyushina I. E., Douglas W., Morris D. W., Morrisson G., Oksanen L., Oksanen T., Olofsson J., Pokrovsky I. G., Popov I. Yu., Reid D., Roth J. D., Saalfeld S. T., Samelius G., Sittler B., Sleptsov S. M., Smith P. A., Sokolov A. A., Sokolova N. A., Soloviev M. Y., Solovyeva D. V. Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? // Ambio. 2020. N 49. P. 801–804.
- Epstein H. E., Raynolds M. K., Walker D. A., Bhatt U. S., Tucker C. J., Pinzon J. E. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra during the past three decades // Environ. Res. Lett. 2012. Vol. 7, N 1. P. 015506.
- Gilbert R. O. Statistical Methods for Environmental Pollution Monitoring. New York: Van Nostrand Reinhold Company, 1987. 320 p.
- Gilg O., Sittler B., Hanski I. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic // Global Change Biol. 2009. N 15. P. 2634–2652.
- Hammer Ø. et al. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, N 1. P. 9.
- Hörnfeldt B., Hipkiss T., Eklund U. Fading out of vole and predator cycles? // Proc. of the Royal Soc. Biol. Sci. Ser. B. 2005. Vol. 272, N 1576. P. 2045–2049.
- Ims R. A., Henden J. A., Killengreen S. T. Collapsing population cycles // Trends Ecol. Evol. 2008. Vol. 23, N 2. P. 79–86.
- Korenberg E. I. Recent epidemiology of tick-borne encephalitis an effect of climate change? // Advances in Virus Research. 2009. Vol. 74. P. 123–144.
- Lambin X., Bretagnolle V., Yoccoz N. G. Vole population cycles in northern and southern Europe: is there a need for different explanations for single pattern? // J. Animal Ecol. 2006. N 75. P. 340–349.
- Myers J. H. Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // Proc. of the Royal Soc. B: Biol. Sci. 2018. Vol. 285, N 1875. P. 20172841.
- Oli M. K. Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions // Mammal Review. 2019. N 49. P. 226–239.
- Saitoh T., Cazelles B., Vik J. O., Viljugrein H., Stenseth N. C. Effects of regime shifts on the population dynamics

- of the grey-sided vole in Hokkaido, Japan // *Climate Research*. 2006. N 32. P. 109–118.
- Sheftel B. I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // *Ann. Zool. Fennici*. 1989. Vol. 26, N 4. P. 357–369.
- Sheftel B. I. Role of different mechanisms in type determination of population dynamics for small mammals from boreal forestry zone / Ch 9 // *Biological diversity and nature conservation: theory and practice for teaching* / Ed. I. Spellerberg, J. Slowik, M. Mühlenberg and Y. Y. Dgebuadze. Moscow: KMK, 2010. P. 130–143.
- Vapalahti O., Mustonen J., Lundkvist Å., Henttonen H., Plyusnin A., Vaheri A. Hantavirus infections in Europe // *The Lancet Infectious Diseases*. 2003. Vol. 3, N 10. P. 653–661.

## Influence of climate warming on terrestrial species of the middle Yenisei taiga

B. I. SHEFTEL, V. D. YAKUSHOV

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution  
of the Russian Academy of Sciences  
119071, Moscow, Leninsky Prospect, 33  
E-mail: borissheftel@yahoo.com*

The relationship between climate warming and processes occurring in communities and populations of terrestrial small mammals, reptiles, amphibians, and arthropods is considered. The studies were conducted at the Yenisei ecological station “Mirnoe” of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences. The dynamics of climatic changes are shown on the basis of data from seven weather stations located along an almost thousand-kilometer stretch of the Yenisei River valley. The maximum temperature increase for the period from 1972 to 2020 was noted in the spring months, and the more northern the station is, the stronger these changes are manifested. In the XXI century cyclic type of small mammal population dynamics, which was noted for this area earlier, changed to fluctuating one. The number of small mammals in tenth century was lower than in XX century. At the same time, a significant decrease was noted mainly for species whose origin is connected with Siberia. Some new species were recorded for the first time in the territory of the Yenisei ecological station. The bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the taiga mite (*Ixodes persulcatus*) appeared on the right bank of the Yenisei, and the gray toad (*Bufo bufo*) appeared on both banks.

**Key words:** climate warming, small mammals, population dynamics, taiga tick, amphibians, reptiles.