

## Влияние изменения климата на динамику популяций лесных полевок (*Myodes*) Северного Предуралья: роль ландшафтных эффектов

А. В. БОБРЕЦОВ<sup>1,3</sup>, Л. Е. ЛУКЬЯНОВА<sup>2</sup>, Н. М. БЫХОВЕЦ<sup>3</sup>, А. Н. ПЕТРОВ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Печоро-Ильчский государственный природный заповедник  
169436, Якша, ул. Ланиной, 8  
E-mail: avbobr@mail.ru

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: lukyanova@iraе.uran.ru

<sup>3</sup> Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28  
E-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

Статья поступила 19.09.2016

Принята к печати 05.10.2016

### АННОТАЦИЯ

В последние годы на территории Северного Предуралья произошли значительные изменения в динамике численности лесных полевок. В предгорном районе обилие красной полевки уменьшилось, а рыжей – значительно выросло, в результате чего произошла смена видов доминантов. В соседнем равнинном районе численность рыжей полевки осталась стабильной, красной полевки – увеличилась. Основная причина таких изменений – трансформация среды обитания под влиянием глобального изменения климата. Больше всего она затронула темнохвойные леса предгорий и в меньшей степени равнинные леса. В результате реакции видов полевок на эти изменения в разных ландшафтных районах оказались нетождественными.

**Ключевые слова:** лесные полевки, динамика численности, климат, влияние ландшафтов.

Особенность современного изменения климата – глобальное потепление. На территории России с 1907 по 2006 г. среднегодовая температура возросла на 1,1–1,29 °С [Анисимов и др., 2007; Оценочный доклад..., 2008; Груза, Ранькова, 2012; ИРСС, 2013]. Наиболее заметные темпы ее увеличения наблю-

дались с 1976 по 2009 г., когда скорость потепления на Европейском Севере увеличилась до 5,2 °С/100 лет [Анисимов и др., 2011]. Начало нового столетия оказалось самым теплым за всю историю инструментальных наблюдений [МГЭИК, 2007; Второй оценочный доклад..., 2014]. Тенденции в изменении

количества осадков выражены слабо. Наиболее заметны они только на территории европейской части России [Оценочный доклад..., 2008].

Следствием глобального потепления климата стали значительные изменения в распространении и численности самых разнообразных видов животных [Parmesan, 2006], в том числе и среди мелких млекопитающих [Franci et al., 2010; Rowe et al., 2015]. При этом реакции разных видов оказались нетождественными: обилие ряда видов уменьшилось, других – увеличилось [Бернштейн и др., 2004; Moritz et al., 2008; Истомина, 2009; Myers et al., 2009]. В отдельных регионах произошли нарушения в периодичности циклических популяций некоторых видов полевок [Ims, Fuglei, 2005; Elmhagen et al., 2011; Захаров и др., 2011; Шефтель, 2014]. Разные отклики видов на изменение климата вызвали структурные перестройки в населении животных [Lavergne et al., 2010; Rowe et al., 2010; Maiorano et al., 2011].

Основные последствия глобального потепления, сказывающиеся на многолетних изменениях обилия мелких млекопитающих, – трансформация среды обитания, изменение доступности пищи и выживаемости животных [Newman, Macdonald, 2013]. Широкая трансформация местообитаний приводит к изменениям в видовой структуре животных [Истомин, 2009; Лукьянова, 2015]. Подобные изменения произошли в последние годы в населении лесных полевок предгорного района Печоро-Ильчского заповедника [Бобрецов и др., 2015], где в этот период красная полевка уступила доминирующее положение рыжей. Однако при этом в соседнем равнинном районе смены видов доминантов не произошло. В настоящей работе рассматриваются причины различий в структурных перестройках населения лесных полевок разных ландшафтных районов заповедника.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованы материалы ежегодных учетов мелких млекопитающих в равнинном и предгорном районах Печоро-Ильчского заповедника с 1989 по 2015 г. Учеты проводились ловчими канавками и охватывали разные

местообитания. Этот метод отражает не только численность животных, но и их подвижность [Щипанов и др., 2003]. Вместе с тем индексы обилия, полученные методом ловчих канавок и другим наиболее распространенным методом ловушко-линий, достоверно коррелируют между собой. Так, для красной полевки предгорного района значение рангового коэффициента Спирмена составило +0,88 ( $t = 9,25$ ;  $p < 0,001$ ). Канавки длиной 50 м с пятью конусами открывали во второй половине лета на 12–15 дней. Конусы на 1/3 заливались водой. За показатель относительной численности принимали число животных, отловленных на 100 конусо-суток (экз. на 100 кон.-сут). В равнинном районе отработано 9370 кон.-сут, в предгорьях – 5925 кон.-сут. Отловлено около 4 тыс. особей лесных полевок.

Анализ изменений климата проводился по данным метеостанции Якша. Использовали среднемесячные показатели температуры воздуха и количества осадков. Для выявления связи численности животных с этими климатическими факторами применяли непараметрические и параметрические статистические методы. В первом случае широко использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена, во втором – линейный множественный регрессионный анализ с пошаговым выбором переменных [Ферстер, Ренц, 1983]. Вычисления проводили с использованием программного пакета Statistica 6.0 for Windows. Для оценки достоверности различий между показателями средовых параметров применяли непараметрический критерий Манна – Уитни.

Изменения в почвенном покрове анализировали на основе количественных описаний, проведенных в 2000 и 2014 гг. Для этого в двух местообитаниях (ельниках долгомошном и зеленомошном папоротниковом) закладывали по 100 площадок размером по 10 м<sup>2</sup> каждая. В их пределах оценивали основные средовые параметры – покрытие почвы (м<sup>2</sup>) мхом и травянистой растительностью, также учитывали численность (шт.) подростов древесных пород.

**Характеристика природных условий ландшафтных районов.** Природные условия ландшафтных районов значительно различаются

между собой. Равнинный район расположен в пределах восточной окраины Русской равнины. Он характеризуется однородным рельефом и растительность его весьма однообразна. Здесь господствуют сосновые леса разного типа (86 %), среди которых около половины (43 %) занимают сосняки лишайниковые. Вторым неотъемлемым элементом данного ландшафта являются болота. Чередование сосняков и болот – характерная черта равнинного района. На ельники приходится всего 11 % лесопокрытой площади. Они локальны и приурочены в основном к долинам рек.

Предгорный район расположен в пределах Уральской горной страны (Северный Урал). Он представляет собой увалистую возвышенную равнину, которую в меридиональном направлении пересекает несколько гряд. Большая часть территории (76 %) занята полидоминантной темнохвойной тайгой. В древесном ярусе помимо ели встречаются пихта, кедр, береза, реже – осина и сосна. Насажения большей частью перестойные. В понижениях между грядами преобладают зеленомошные, долгомошные и сфагновые еловые леса. Склоны гряд покрыты елово-пихтовыми лесами с большим участием в напочвенном ярусе крупных папоротников.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Глобальные тенденции в изменении климата проявились и на территории Печоро-

Ильчского заповедника. Наблюдалось отчетливое повышение средней годовой температуры воздуха с 1965 по 2015 г. (рис. 1). Ее показатель с 1965 по 2002 г. составил  $-0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а за период с 2003 по 2015 г. – уже  $+0,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Разница температур оказалась  $1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Аномально холодные годы пришлось на вторую половину 60-х гг. XX в., когда среднегодовая температура воздуха трижды (1966, 1968–1969 гг.) оказывалась ниже  $-3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . С 2003 г. годовая температура воздуха не опускалась ниже  $-0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Число лет с положительной годовой температурой в первый период незначительно – 26,3 %, во второй – оно возросло до 77 %. 2005 и 2008 гг. отмечены как самые теплые за весь период наблюдений. Потепление оказалось наиболее выражено в зимние и весенние месяцы. В то же время различия в годовой сумме осадков между этими двумя периодами оказались незначительными и недостоверными.

Территорию Печоро-Ильчского заповедника населяют три вида лесных полевок – красная (*Myodes rutilus*), рыжая (*M. glareolus*) и красно-серая (*M. rufocanus*). Первые два вида широко распространены во всех ландшафтных районах, красно-серая полевка встречается в основном в горах и в небольшом количестве в предгорьях заповедника. В целом для равнинного и предгорного районов доля красной полевки в суммарных уловах лесных полевок составила 58,3 %, рыжей – 38,5 %, красно-серой – 3,1 %. Попу-

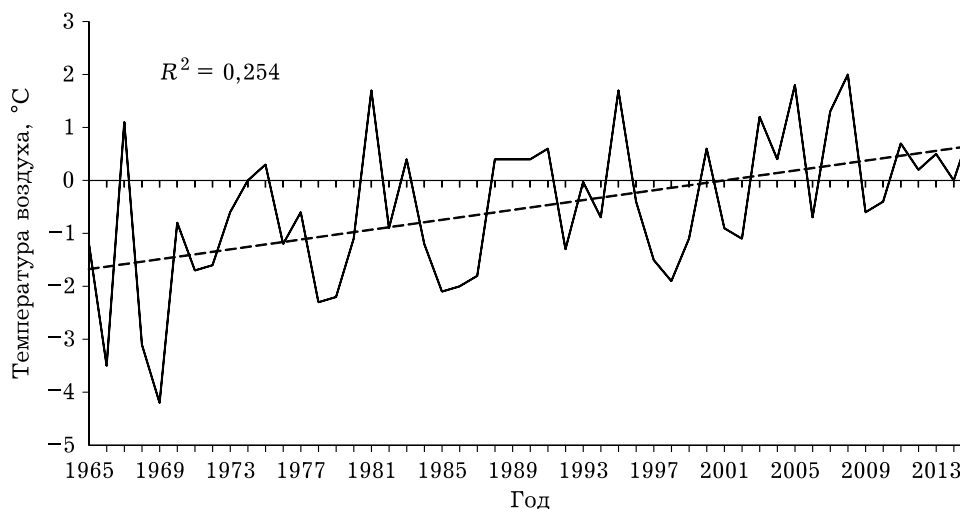


Рис. 1. Динамика среднегодовой температуры воздуха (кривая) и ее тренд (штриховая линия) в Северном Предуралье

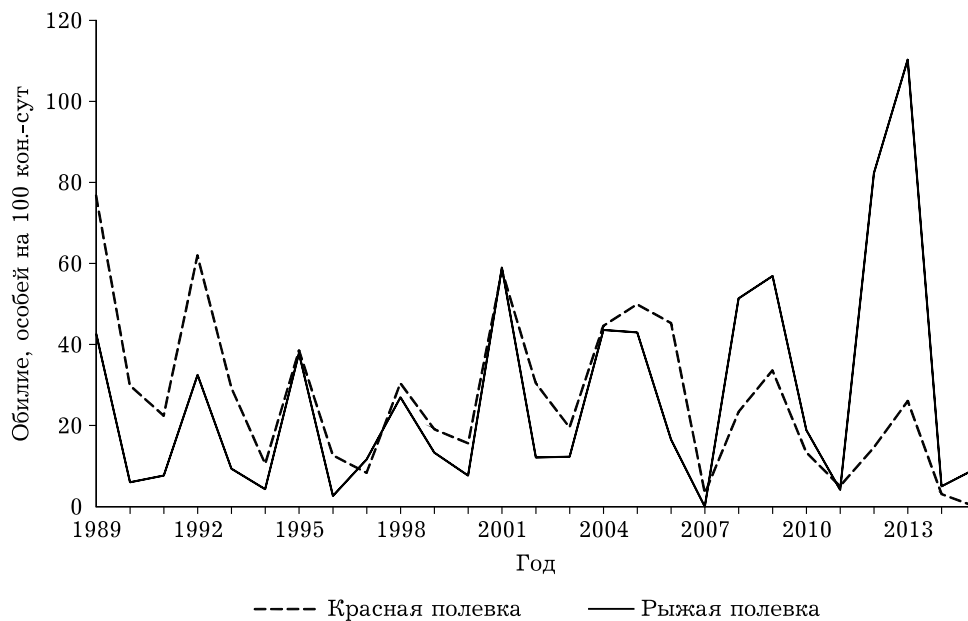


Рис. 2. Многолетние изменения численности лесных полевок в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника

ляции первых двух видов являются циклическими: спектральный анализ выявил значимые периодические составляющие, равные 3–4 годам [Бобрецов, 2015].

Численность красной и рыжей полевок за период наблюдений претерпела существенные изменения. Особенно заметные структурные перестройки произошли в предгорном районе заповедника (рис. 2). В динамике численности лесных полевок здесь четко выделяются три периода. В первом периоде (1989–1994 гг.) в населении доминировала во все годы красная полевка. Ее доля состави-

ла 69,2 %, тогда как доля рыжей полевки – 30,8 %. Во второй период (1995–2007 гг.) произошло уменьшение обилия первого вида и увеличение численности второго. Соотношение видов в уловах выровнялось, соответственно 56,7 и 43,3 %. Значительные изменения в структуре населения животных произошли в последние два цикла (2008–2015 гг.). Численность красной полевки снизилась, а рыжей – резко возросла. Различия в показателях обилия этих двух видов в 2013 г. (пик численности) оказались выше в 4 раза и более: красная полевка – 26,1, рыжая полев-

Т а б л и ц а 1

Численность и доля видов лесных полевок в разные периоды наблюдений в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника

| Вид                            | Период, год                  |         |                              |         |                              |         |
|--------------------------------|------------------------------|---------|------------------------------|---------|------------------------------|---------|
|                                | 1989–1994                    |         | 1995–2007                    |         | 2008–2015                    |         |
|                                | обилие, экз. на 100 кон.-сут | доля, % | обилие, экз. на 100 кон.-сут | доля, % | обилие, экз. на 100 кон.-сут | доля, % |
| Ельник долгомощный плакорный   |                              |         |                              |         |                              |         |
| Красная полевка                | 46,4 ± 13,2                  | 80,0    | 26,4 ± 5,1                   | 64,8    | 16,4 ± 6,2                   | 27,3    |
| Рыжая полевка                  | 11,6 ± 5,2                   | 20,0    | 14,8 ± 3,9                   | 35,2    | 43,8 ± 16,3                  | 72,7    |
| Ельник высокотравный пойменный |                              |         |                              |         |                              |         |
| Красная полевка                | 30,6 ± 7,7                   | 57,5    | 19,0 ± 2,9                   | 41,6    | 18,2 ± 5,0                   | 29,4    |
| Рыжая полевка                  | 22,6 ± 8,4                   | 42,5    | 26,5 ± 5,9                   | 58,4    | 43,7 ± 13,3                  | 70,6    |



Рис. 3. Многолетние изменения численности лесных полевок в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника

ка – 110,3 экз. на 100 кон.-сут. Доля первого вида уменьшилась до 27,1 %, а доля второго увеличилась до 72,9 %.

Изменения в численности лесных полевок и их соотношении произошли во всех местообитаниях предгорного района (табл. 1). В этом отношении особенно показательны данные по ельникам долгомошным плакорным. Они являются наиболее оптимальными биотопами красной полевки. В начале наблюдений этот вид здесь практически абсолютно доминировал (80 % в уловах лесных полевок), рыжая полевка являлась редким видом и регистрировалась только на фазе пиков численности. В последний период (2008–2015 гг.) обилие красной полевки в этом местообитании уменьшилось почти в 3 раза, а рыжей полевки увеличилось в 4 раза. Доля видов составила 27,3 и 72,7 % соответственно.

В равнинном районе заповедника наблюдалась совершенно иная ситуация (рис. 3). Здесь с 2004 г. отмечен значительный рост численности красной полевки на фоне довольно стабильной динамики популяции рыжей. Среднее значение обилия красной полевки за период с 2004 по 2015 г. увеличилось в 2 раза (19,8 экз.) по сравнению с предыдущим периодом (10,0 экз. на 100 кон.-сут). Последние три цикла наблюдался высокий уровень численности на фазе пиков (от 34,3 до

52,2 экз. на 100 кон.-сут). Красная полевка доминировала в равнинном районе в течение всего периода наблюдений. В 1989–2003 гг. ее доля в населении полевок составляла 69,8 %, в последующие годы она увеличилась до 76,3 %.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Устойчивые изменения численности мелких млекопитающих, обусловленные трансформацией климата, отмечают как отечественные, так и зарубежные исследователи. При этом даже для близких видов выявляются отличающиеся тенденции. В качестве причин часто выступают разные климатические факторы. Постепенное снижение численности красной полевки и повышение обилия рыжей зафиксировано в Удмуртии и на севере Архангельской области [Окулова и др., 1998, 2004], уменьшение обилия красной полевки – в Карелии [Якимова, 2008]. Считается, что трансформация численности лесных полевок на Европейском Севере вызвана изменением температурного режима [Окулова, Катаев, 2006]. Увеличение численности рыжей полевки наблюдается в Центральной России [Пузаченко, Власов, 2000; Бернштейн и др., 2004; Окулова и др., 2005; Истомин, 2009]. Ключевым фактором этого про-

Оценка влияния климатических факторов на динамику численности лесных полевок Печоро-Илычского заповедника: результаты множественного регрессионного анализа

| Фактор                      | Рыжая полевка |      |        | Красная полевка |      |       |
|-----------------------------|---------------|------|--------|-----------------|------|-------|
|                             | $\beta$       | $t$  | $p$    | $\beta$         | $t$  | $p$   |
| Температура воздуха:        |               |      |        |                 |      |       |
| в феврале текущего года     | –             | –    | –      | –0,432          | 2,32 | 0,031 |
| в марте текущего года       | –0,578        | 3,89 | 0,0008 | –               | –    | –     |
| в апреле текущего года      | –             | –    | –      | –0,470          | 2,44 | 0,024 |
| в октябре предыдущего года  | +0,667        | 4,25 | 0,0003 | –               | –    | –     |
| Осадки:                     |               |      |        |                 |      |       |
| в марте текущего года       | –             | –    | –      | +0,41           | 2,20 | 0,040 |
| в июне текущего года        | –0,430        | 3,10 | 0,008  | –               | –    | –     |
| в августе предыдущего года  | +0,357        | 3,04 | 0,009  | –               | –    | –     |
| в сентябре предыдущего года | +0,395        | 2,91 | 0,012  | –               | –    | –     |
| в октябре предыдущего года  | –0,320        | 2,25 | 0,041  | –               | –    | –     |

П р и м е ч а н и е.  $\beta$  – стандартизированный коэффициент регрессии,  $t$  – критерий Стьюдента,  $p$  – уровень значимости.

цесса в Центральном-Черноземном заповеднике стало увеличение количества осадков весной и в начале лета [Пузаченко, Власов, 2000]. В Северной Америке в последние десятилетия отмечен значительный рост обилия белоногого хомячка *Peromyscus leucopus* [Myers et al., 2009], который сопровождается в некоторых районах уменьшением численности луговой полевки *Microtus pennsylvanicus* [Deitloff et al., 2010] и оленьего хомячка *P. maniculatus* [Myers et al., 2005]. Повышение обилия белоногого хомячка в районе Великих озер в Северной Америке обусловлено уменьшением снежного покрова в результате теплых и коротких зим и совпало со значительным ростом показателей минимальной температуры апреля [Martin, 2010; Roy-Dufresne et al., 2013]. В Центральной части Северной Америки численность оленьего хомячка при сокращении годового количества осадков более 11 % стало уменьшаться [Reed et al., 2007].

В Печоро-Илычском заповеднике отмечена связь между обилием лесных полевок и рядом климатических параметров. На динамику численности рыжей полевки оказывают влияние шесть факторов, красной полевки – всего три (табл. 2). Это значительно меньше по сравнению с другими районами Европейского Севера, где обилие лесных

полевок находится под контролем большего числа климатических параметров как текущего года, так и предыдущего сезона [Окулова и др., 2004; Ивантер, 2005].

Для рыжей полевки значимыми оказались температурный режим в марте текущего года (чем холоднее, тем больше численность) и в октябре предыдущего года (чем теплее месяц, тем выше численность животных на следующий год). Большое значение имели осадки в июне текущего года (благоприятными стали годы с умеренной влажностью), а также в августе, сентябре и октябре предыдущего года. Дождливая погода в августе и сентябре, скорее всего, оказывает не прямое воздействие на обилие рыжей полевки, а косвенное (через урожайность различных сезонных кормов). Такой же эффект имеют и осадки в июне. На это в свое время указывал В. П. Теплов [1960], анализируя динамику численности лесных полевок в верхнепечорской тайге. Сухая погода в октябре в сочетании с относительно высокой температурой воздуха оказывает большее положительное воздействие на выживание животных, чем дождливая и прохладная. Из всех перечисленных факторов наиболее значительные изменения в 2008–2013 гг. (годы доминирования рыжей полевки) по сравнению с предыдущим периодом произошли в температуре

воздуха в марте и октябре предыдущего сезона. Март оказался холоднее на 2,3 °С, октябрь – теплее на 2,5 °С. Влияние летних температур на численность рыжей полевки, выявленное в других регионах [Imholt et al., 2015], в данном случае отсутствовало.

Для красной полевки большое значение имеет температура воздуха в феврале и апреле и количество осадков в марте (в это время они выпадают еще в виде снега). Интерпретировать первую зависимость с биологической точки зрения очень сложно, хотя подобная связь отмечена и для красной полевки севера Архангельской области [Окулова и др., 2004]. В 2008–2013 гг. этот месяц оказался значительно холоднее (на 2,8 °С) по сравнению с предыдущими годами. Теплая погода в апреле негативно влияет на осеннюю численность красной полевки, но в то же время не оказывает никакого воздействия на обилие рыжей. Наибольшая смертность полевки в печорской тайге наблюдается ранней весной в период их полового созревания. Положительные температуры в апреле раньше времени разрушают снежный покров, вызывая нестабильность условий среды в приземном слое: в результате частых возвратов холодов значительная часть зверьков погибает [Бобрецов, 2009].

Климатические факторы, скорее всего, модифицируют численность животных и не играют большой роли в регулировании популяций полевки в Северном Предуралье. Величина  $\beta$ -коэффициентов регрессии оказалась относительно небольшой. Кроме того, обилие обоих видов лесных полевки повсеместно изменялось синхронно. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между показателями численности красной и рыжей полевки в равнинном районе равнялся +0,80 ( $t = 6,70$ ;  $p < 0,001$ ), в предгорном районе – +0,60 ( $t = 3,87$ ;  $p = 0,001$ ). Тем не менее определенный вклад в общую тенденцию изменения численности климатические условия внести могут. Это обусловлено тем, что они в разных ландшафтных районах несколько различаются: в предгорьях они становятся более суровыми, что вызвано близостью гор. Так, среднегодовая температура воздуха в равнинной части составляет  $-0,6$  °С, в предгорной –  $1,4$  °С. Весенние процессы начина-

ются в первом районе раньше, а осенние явления наступают позже. Средняя дата наступления весны (установление средней суточной температуры воздуха выше 0 °С) приходится здесь на 13 апреля. На открытых местах снег сходит в окрестностях 4 мая, а в ельниках он лежит до 19 мая. Наступление весны в предгорном районе приходится в среднем на 18 апреля. Для района в целом характерна некоторая растянутость в сроках весеннего периода. Снег здесь на открытых местах сходит позднее – 13 мая. В темнохвойных лесах он залеживается до 4 июня. Весной в этой части заповедника часты возвраты холодов. Данные ландшафтные различия могут в какой-то степени дифференцировать степень влияния того или иного климатического фактора на численность животных.

Одной из причин изменений численности лесных полевки в Печоро-Ильчском заповеднике стала трансформация местообитаний в результате глобального изменения климата. Она является мощным фактором, формирующим различные тренды в обилии мелких млекопитающих [Morris, Dupuch, 2012; Prost et al., 2013; Baltensperger, Huettmann, 2015]. Трансформация среды обитания происходит в результате разных причин, среди которых в перестойных лесах Северного Предуралья большое значение имеют формирование “окон” в лесном пологом и увеличение их мозаики и ветровалы. На динамику данных факторов значительное влияние оказывает воздействие сильных ветров [Громцев, 2007], частота которых в последние два десятилетия на Европейском Севере увеличилась [Васильев, 2009]. О масштабе этих воздействий говорит тот факт, что на севере Пермского края и в сопредельных районах Республики Коми (куда входит и стационар) с 2001 по 2012 г. выявлено 16 участков массовых ветровалов общей площадью более 11,5 тыс. га. Протяженность самого крупного из них составила 85 км при максимальной ширине 19 км [Шихов, 2013]. Безусловно, такие крупномасштабные ветровалы могут приводить к большим изменениям и на ландшафтном уровне [Уланова, Чередниченко, 2012]. Однако на самом стационаре ветровалы занимают относительно небольшую площадь – около 5 %, но здесь резко увеличилось чис-

**Изменение средовых параметров в двух ельниках предгорного района Печоро-Илычского заповедника  
(данные по описаниям 100 квадратов по 10 м<sup>2</sup> каждый)**

| Показатель                        | Среднее значение и ошибка |             | p      |
|-----------------------------------|---------------------------|-------------|--------|
|                                   | 2000 г.                   | 2014 г.     |        |
| Ельник долгомошный плакорный      |                           |             |        |
| Площадь:                          |                           |             |        |
| покрытия мхом, м <sup>2</sup>     | 8,06 ± 0,20               | 6,59 ± 0,21 | <0,001 |
| покрытия травой, м <sup>2</sup>   | 3,02 ± 0,16               | 4,31 ± 0,17 | <0,001 |
| Численность подроста, шт.         | 2,61 ± 0,24               | 9,12 ± 0,61 | <0,001 |
| Ельник зеленомошно-папоротниковый |                           |             |        |
| Площадь:                          |                           |             |        |
| покрытия мхом, м <sup>2</sup>     | 6,51 ± 0,22               | 3,57 ± 0,21 | <0,001 |
| покрытия травой, м <sup>2</sup>   | 4,89 ± 0,17               | 4,35 ± 0,20 | <0,05  |
| Численность подроста, шт.         | 3,11 ± 0,24               | 4,61 ± 0,40 | <0,05  |

ло прогалин в лесном пологе. Ускорение процесса “оконной” динамики лесов в этом районе обусловлено еще и тем, что в последние годы здесь происходит интенсивное усыхание деревьев, которые вываливаются во время сильных ветров в первую очередь.

Увеличение площади “оконной” мозаики лесов уже через несколько лет приводит к существенным изменениям в структуре местообитаний [Shorohova, 2014]. В ельниках зеленомошных на прогалинах и ветровальниках появляются травянистая растительность и лиственный подрост. За 14 лет наблюдений в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника наиболее заметные изменения произошли в ельниках долгомошных на плакорах (табл. 3). В них уменьшилась площадь покрытия мхами и увеличилась – занятая травянистой растительностью, значительно возросло число подроста.

Как известно, красная и рыжая полевки предпочитают разные местообитания. У первого вида на всем огромном ареале прослеживается его тесная связь с лесными сообществами таежного типа – ельниками зеленомошными и долгомошными. Второй вид предпочитает неморальные растительные сообщества – хвойные и лиственные травяные леса. В данных местообитаниях численность видов достигает максимальных показателей.

Образование окон и трансформация местообитаний в ельниках долгомошных в по-

следние годы привели к тому, что в них начали формироваться условия, подходящие для рыжей полевки. Они в совокупности с пойменными местообитаниями, которые здесь широко представлены, существенно расширили площадь благоприятных стадий для данного вида. Увеличение емкости местообитаний, возможно, одна из причин быстрого роста численности данного грызуна. Например, в средней тайге Республики Коми в бассейне среднего течения р. Вычегда, по наблюдениям И. Ф. Куприяновой, за очень короткий срок произошла смена доминантов среди лесных полевок: красная полевка оказалась замещена рыжей [Куприянова, Бобрецов, 2006]. Пусковым механизмом изменения в соотношении близких видов в данном случае стало значительное увеличение площади зарастающих вырубок, на которых основной спектр растительности составляли травы и лиственный подрост. При этом обилие рыжей полевки выросло как на вырубках, так и в плакорных лесных местообитаниях, а численность красной уменьшилась, в том числе и в моховых ельниках. Сходная ситуация произошла с этими видами и в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника.

Различия в трендах численности лесных полевок в разных ландшафтных районах обусловлены особенностями трансформации лесного покрова на этих территориях. В равнинном районе, где преобладают сосновые



леса, ветровальная динамика выражена значительно слабее. Сосна более устойчивая к ветрам, чем ель [Громцев, 2008]. Кроме того, растительный покров в них даже на ветровалах не меняется, а остается прежним.

Равнинный район можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт, в котором ельники зеленомошные и травяные, наиболее благоприятные местообитания для мелких млекопитающих, представлены изолированными и небольшими по площади массивами. В них в последние годы также произошли сильные вывалы деревьев. Однако численность рыжей полевки в этом районе не претерпела каких-либо существенных изменений: она оставалась довольно низкой на протяжении всего периода наблюдений. Фрагментация ландшафта чаще всего негативно влияет на показатели обилия мелких млекопитающих [Andren, 1994; Bennett, Saunders, 2010]. В этом контексте не совсем понятны причины увеличения численности красной полевки в равнинной части заповедника.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Северном Предуралье за последние 12 лет произошли значительные изменения в динамике популяций лесных полевок. В равнинной части этой территории увеличилась численность красной полевки. Последние три цикла показатели обилия во время пиков достигали самых максимальных значений за весь период наблюдений. Численность же рыжей полевки осталась на прежнем уровне. В предгорьях ситуация оказалась противоположной. Здесь в последние шесть лет резко возросло обилие рыжей, а численность красной полевки уменьшилась, что для рыжей полевки – периферийного вида для этой территории – явление беспрецедентное. Ее доля в населении лесных полевок увеличилась более чем на 70 % и она стала доминировать во всех местообитаниях, в том числе и в ельниках долгомошных плакорных.

Структурные перестройки в населении полевок произошли на фоне значительных изменений климата. Климатические параметры входят в число важных факторов среды, непосредственно влияющих на популяцион-

ную динамику мелких млекопитающих. На это указывает наличие достоверных связей показателей обилия животных с температурой и осадками. Однако число таких связей незначительно, к тому же коэффициенты корреляции имеют небольшие значения. Одной из более значимых причин является изменение лесных местообитаний за счет распада древостоев. Это происходит за счет ускорения процессов спонтанной динамики лесов в результате усыхания древостоев и увеличения частоты повторяемости сильных ветров. Появление большого числа “окон” привело к повышению мозаичности лесов и увеличению числа подходящих местообитаний для рыжей полевки.

Однако трансформация местообитаний в разных ландшафтных районах в зависимости от преобладающего в них типа древесной растительности имеет определенные различия, что объясняет разные тенденции в изменении численности лесных полевок. Она сильнее выражена в предгорной темнохвойной тайге, тогда как в сосновых лесах равнинной части изменения оказались очень слабыми.

В то же время полностью объяснить данными факторами отмеченные в последние годы разные тренды в изменении обилия разных видов лесных полевок невозможно. Видимо, это обусловлено тем, что точный характер реакции отдельных видов животных на изменение климата определить довольно сложно, так как виды реагируют не только на отдельные факторы, но и на комбинации разных взаимодействующих причин и экологических условий [Staudinger et al., 2013]. Существует все больше доказательств, что влияние изменения климата на численность разных видов имеет синергетическое воздействие [Brook et al., 2008].

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анисимов О. А., Жильцова Е. Л., Кокорев В. А. Пространственные и временные закономерности динамики температуры воздуха на территории России в XX – начале XXI века // Проблемы экологического моделирования и мониторинга экосистем. 2011. Т. 24. С. 83–98.
- Анисимов О. А., Лобанов В. А., Ренева С. А. Анализ изменений температуры воздуха на территории России и эмпирический прогноз на первую четверть

- XXI века // Метеорология и гидрология. 2007. № 10. С. 20–30.
- Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Коротков Ю. С., Демина В. Т., Хворенков А. В. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом: экологические предпосылки активизации европейских лесных очагов // Изменение климата и здоровье России в XXI веке. М.: Изд-во Тов-во “АдамантЪ”, 2004. С. 105–113.
- Бобрецов А. В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 9. С. 1115–1126.
- Бобрецов А. В. Типы популяционной динамики у мелких млекопитающих Печоро-Ильчского запоповедника // Тр. Печоро-Ильчского запоповедника. Сыктывкар, 2015. Вып. 17. С. 24–32.
- Бобрецов А. В., Петров А. Н., Лукьянова Л. Е., Быховец Н. М. Структурные перестройки в населении полевков (*Clethrionomys*, Rodentia) предгорий Северного Урала // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 6. С. 731–738.
- Васильев Е. В. Условия возникновения и краткосрочный прогноз сильных шквалов на Европейской территории России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2009. 25 с.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет, 2014. 58 с.
- Громцев А. Н. Динамика коренных таежных лесов в Европейской части России при естественных нарушениях // Актуальные проблемы геоботаники: III Всерос. шк.-конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 283–301.
- Громцев А. Н. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: Карел. науч. центр, 2008. 238 с.
- Груза Г. В., Ранькова Э. Я. Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России: температура воздуха. Обнинск: ФГБУ “ВНИИГМИ-МЦД”, 2012. 194 с.
- Захаров В. М., Шефтель Б. И., Дмитриев С. Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи совр. биологии. 2011. Т. 131, № 5. С. 435–439.
- Ивантер Э. В. Популяционные факторы динамики рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Биогеография Карелии / Тр. Карел. науч. центра РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 48–63.
- Истомин А. В. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестн. Рос. гос. у-та им. И. Канта. 2009. Вып. 7. С. 15–22.
- Куприянова И. Ф., Бобрецов А. В. Региональные особенности размножения лесных полевков на Европейском Севере // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала: сб. мат-лов науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Печоро-Ильчского запоповедника (Сыктывкар, 7–10 ноября 2005 г.). Сыктывкар, 2006. С. 87–92.
- Лукьянова Л. Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // Сиб. экол. журн. 2015. № 6. С. 832–841 [Lukyanova L. E. Postcatastrophic successions of a rodent population // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 6. P. 687–694].
- МГЭИК, 2007: Изменение климата, 2007 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата / под ред. Р. К. Пачаури, А. Райзингер. Женева: МГЭИК, 2008. 104 с.
- Окулова Н. М., Бернштейн А. Д., Копылова Л. Ф. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полевков в Удмуртии // Циклы природы и общества: мат-лы 5-й Междунар. конф. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 1998. Ч. 2. С. 208–210.
- Окулова Н. М., Зубчанинова Е. В., Хляп Л. А., Слюсарев В. И. Многолетние изменения природы, состава сообществ и численности мелких млекопитающих Приокско-Тerrasного запоповедника. Сообщение 1. Динамика природы и видового состава зверьков // Экосистемы Приокско-Тerrasного биосферного запоповедника. Пузино, 2005. С. 167–177.
- Окулова Н. М., Катаев Г. Д. Многолетние тенденции в природе и численность лесных полевков Русского Севера // Экологические проблемы Севера: мат-лы Междунар. конф. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2006. Ч. 2. С. 166–168.
- Окулова Н. М., Куприянова И. Ф., Сивков А. В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского запоповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования. СПб., 2004. Т. 5. С. 33–47.
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. Т. 1: Изменения климата. 227 с.
- Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Черноземного запоповедника / Тр. Центр.-Чернозем. гос. запоповедника. Тула, 2000. Вып. 16. С. 152–170.
- Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского гос. запоповедника. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1960. Вып. 8. С. 5–222.
- Уланова Н. Г., Чердиченко О. В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1399–1402.
- Ферстер Э., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика. 1988. 302 с.
- Шефтель Б. И. Циклическая динамика популяций мелких млекопитающих и глобальные климатические изменения // Млекопитающие Северной Евразии: жизнь в северных широтах: мат-лы Междунар. науч. конф. (6–10 апреля 2014 г., Сургут). Сургут: ИЦ СурГУ, 2014. С. 19.

- Шихов А. Н. Исследование последствий сильных шквалов и смерчей в пермском крае с применением данных дистанционного зондирования Земли // Географ. вестн. 2013. № 1 (24). С. 78–87.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В., Калинин А. А., Олейченко В. Ю. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 10. С. 1258–1265.
- Якимова А. Е. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: мат-лы Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та, 2008. Ч. 2. С. 306–308.
- Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review // *Oikos*. 1994. Vol. 71, N 3. P. 355–366.
- Baltensperger A. P., Huettmann F. Predicted shifts in small mammal distributions and biodiversity in the altered future environment of Alaska: An open access data and machine learning perspective // *PLoS One*. 2015. Vol. 10(7):e0132054.
- Bennett A. F., Saunders D. A. Habitat fragmentation and landscape change // *Conservation biology for all* / eds. N. Sodhi, P. Ehrlich. Oxford University Press, 2010. P. 88–106.
- Brook B. W., Sodhi N. S., Bradshaw C. J. A. Synergies among extinction drivers under global change // *Trends Ecol. Evol.* 2008. Vol. 23, N 8. P. 453–460.
- Deitloff J., Falcy M. R., Krenz J. D., McMillan B. R. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // *J. Mammal.* 2010. Vol. 91, N 1. P. 193–199.
- Elmhagen B., Hellstrom P., Angerbjorn A., Kindberg J. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics // *Ann. Zool. Fennici*. 2011. Vol. 48, N 3. P. 167–179.
- Francl K. E., Hayhoe K., Saunders M., Maurer E. P. Ecosystem adaptation to climate change: Small mammal migration pathways in the Great Lakes states // *J. Great Lakes Res.* 2010. Vol. 36. Sup. 2. P. 86–93.
- Imholt C., Reil D., Eccard J. A., Jacob D., Hempelmann N., Jacob J. Quantifying the past and future impact of climate on outbreak patterns of bank voles (*Myodes glareolus*) // *Pest Manag. Sci.* 2015. Vol. 71, N 2. P. 166–172.
- Ims R. A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *Bioscience*. 2005. Vol. 55, N 4. P. 311–322.
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / eds. T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P. M. Midgley. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 1535 p.
- Lavergne S., Mouquet N., Thuiller W., Ronce O. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2010. Vol. 41, N 1. P. 321–350.
- Maiorano L., Falcucci A., Zimmermann N. E., Psomas A., Pottier J., Baisero D., Rondinini C., Guisan A., Boitani L. The future of terrestrial mammals in the Mediterranean basin under climate change // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2011. Vol. 366, N 1578. P. 2681–2692.
- Martin N. Effects of climate change on the distribution of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*), an ecologically and epidemiologically important species. PhD Thesis. University of Michigan, 2010. 24 p. URL: <http://hdl.handle.net/2027.42/78212>
- Moritz C., Patton J. L., Conroy C. J., Parra J. L., White G. C., Beissinger S. R. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA // *Science*. 2008. Vol. 322, N 5899. P. 261–264.
- Morris D. W., Dupuch A. Habitat change and the scale of habitat selection: shifting gradients used by coexisting Arctic rodents // *Oikos*. 2012. Vol. 121, N 6. P. 975–984.
- Myers P., Lundrigan B. L., Hoffman S. M. G., Haraminac A. P., Seto S. H. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region // *Global Change Biol.* 2009. Vol. 15, N 6. P. 1434–1454.
- Myers P., Lundrigan B. L., Kopple R. V. Climate change and the distribution of *Peromyscus* in Michigan: is global warming already having an impact? // *University of California Publications in Zoology*. 2005. Vol. 133. P. 101–125.
- Newman C., Macdonald D. W. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals // *Terrestrial biodiversity Climate change impacts report card Technical paper*. WildCRU, Zoology, University of Oxford. 2013. 40 p. URL: <http://www.lwec.org.uk/sites/default/files/Mammals.pdf>
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2006. Vol. 37, N 1. P. 637–669.
- Prost S., Guralnick R. P., Waltari E., Federov V. B., Kuzmina E., Smirnov N., van Kolfschoten T., Hofreiter M. Losing ground: past history and future fate of Arctic small mammals in a changing climate // *Global Change Biol.* 2013. Vol. 19, N 6. P. 1854–1864.
- Reed A. W., Kaufman G. A., Sandercock B. K. Demographic response of a grassland rodent to environmental variability // *J. Mammal.* 2007. Vol. 88, N 4. P. 982–988.
- Rowe K. C., Rowe K. M. C., Tingley M. W., Koo M. S., Patton J. L., Conroy C. J., Perrine J. D., Beissinger S. R., Moritz C. Spatially heterogeneous impact of climate change on small mammals of montane California // *Proc. R. Soc. B*. 2015. Vol. 282, N 1799. P. 1–10.
- Rowe R. J., Finarelli J. A., Rickart E. A. Range dynamics of small mammals along an elevational gradient over an 80-year interval // *Global Change Biol.* 2010. Vol. 16, N 11. P. 2930–2943.
- Roy-Dufresne E., Logan T., Simon J. A., Chmura G. L., Millien V. Poleward expansion of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) under climate change:

implications for the spread of lyme disease // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, N 11. e80724.  
Shorohova E. A dynamic view on primeval forest landscapes // Forest landscape mosaics: disturbance, restoration and management at times of global change. Tartu: Estonian University of Life Sci., 2014. P. 11.

Staudinger M. D., Carter S. L., Cross M. S., Dubois N. S., Duffy J. E., Enquist C., Griffis R., Hellmann J. J., Lawler J. J., O'Leary J., Morrison S. A., Sneddon L., Stein B. A., Thompson L. M. Biodiversity in a changing climate: a synthesis of current and projected trends in the US // Front. Ecol. Environ. 2013. Vol. 11, N 9. P. 465-473.

## **Impact of Climate Change on Population Dynamics of Forest Voles (Myodes) of Northern Pre-Urals: Role of Landscape Effects**

A. V. BOBRETISOV<sup>1,3</sup>, L. E. LUKYANOVA<sup>2</sup>, N. M. BYKHOVETS<sup>3</sup>, A. N. PETROV<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Pechoro-Ilych State Nature Reserve  
169436, Yaksha, Lanina str., 8  
E-mail: avbobr@mail.ru*

<sup>2</sup> *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202  
E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru*

<sup>3</sup> *Institute of Biology, Komi Science Centre  
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28*

In the last years, in the Northern Pre-Urals there have been significant changes in the population dynamics of forest voles. In the foothill area the abundance of red vole decreased, and that of bank vole increased significantly, as a result of which there was the change of dominant species. In the nearby lowland areas abundance of the bank vole population remained stable, and that of the red vole increased. The main reason of these changes was the transformation of the environment under the influence of global climate change. Most of all it affected the coniferous forests of the foothills and less – the forest lowlands. As a consequence, response of the various species of voles to these changes in different landscape areas were non-identical.

**Keywords:** forest voles, population dynamics, climate, landscape impact.