

ДИНАМИКА ОБИЛИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК И МИКРОСРЕДОВОЙ СТРУКТУРЫ ИХ МЕСТООБИТАНИЙ В ДОЛГОМОШНОМ ПЛАКОРНОМ ЕЛЬНИКЕ ПРЕДГОРНОГО РАЙОНА ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Л.Е. Лукьянова¹, А.В. Бобрецов², А.Н. Петров³, Н.М. Быховец³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН

²Печоро-Илычский государственный природный заповедник

³Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Изучали особенности динамики показателей относительного обилия симпатрических видов лесных полевков и микросредовой структуры их местообитаний в долгомошном плакорном ельнике предгорного района Печоро-Илычского заповедника в период с 2000 по 2014 г. До 2007 г. численность рыжей полевки в данном типе ельника была крайне низкой. Характер колебаний численности доминирующего вида – красной полевки – отличался высотой пиков и их повторением два-три года подряд, что может свидетельствовать о благоприятности условий для обитания вида. Сравнительный анализ результатов количественного описания микросреды мелких млекопитающих в 2006 и 2014 гг. выявил существенное изменение кормовых и защитных условий их местообитаний (сокращение площади мохового покрытия, увеличение численности подраста, площади покрытия участков травой, веточным опадом и сухими стволами деревьев), что отразилось на структуре населения лесных полевков. В 2012 г. рыжая полевка заняла доминирующее положение, а в 2013 г. уровень значений ее относительного обилия был максимальным, что свидетельствует о сложившихся благоприятных условиях для обитания вида. В изменившейся среде местообитаний в плакорном ельнике красная полевка не выявила статистически значимую связь с характеристиками микросреды, а локальное пространственное распределение численности рыжей полевки оказалось отрицательно связанным с параметром, оценивающим площадь покрытия участков мхом.

Ключевые слова: *лесные полевки, динамика численности, влияние микросредовых факторов*

Известно, что жизнедеятельность особей большинства видов мелких млекопитающих в конкретные периоды их жизненного цикла протекает в местообитаниях, не сравнимых по размерам с территорией всей популяции, а значит, основана на локальном, микросредовом принципе (Буяльская и др., 1995). Выбор среды микроразнообитаний лесными полевками (род *Clethrionomys*) связан с комплексом факторов, основные из которых – экологические предпочтения видов. К примеру, для рыжей полевки (*Cl. glareolus*) доминирующими условиями являются, прежде всего, кормность местообитаний и их микроклимат (избегает слишком сухих участков), а также наличие естественных убежищ и конкурентные отношения. Предпочтительными для вида становятся участки, обладающие богатыми и разнообразными ресурсами (высокий урожай семян и ягод, обильная вегетация трав), и благоприятными защитными условиями, обеспечивающими зверьков широкими возможностями устройства жилищ. В отдельных случаях преобладающую роль может играть один из этих факторов, но в целом вне экстремальных условий пищевой фактор играет решающую роль в выборе биотопов рыжей полевкой (Ивантер, 1975; Европейская..., 1981). Среда микроразнообитаний мелких млекопитающих выступает в роли «посредника» между внешней средой и популяцией и влияет на пространственное распределение животных.

Для изучения микросредовой структуры местообитаний мелких млекопитающих используется метод количественного описания параметров среды, с помощью которого можно также выявить микросредовые детерминанты локального пространственного распределения численности грызунов в разных биотопических условиях (Буяльская и др., 1995). Интерес исследователей к данной экологической проблеме постоянно расширяется, что подчеркивает ее актуальность (Miklos, Ziak, 2002; Mengak, Guynn, 2003; Jorgensen, 2004; Silva et al., 2005; Corbalán, 2006; Nakagawa et al., 2006; Innes et al., 2007; Torre, Arrizabalaga, 2008; Fautaux et al., 2012; Sponchiado et al., 2012; Arnan et al., 2014; Stephens, Anderson, 2014).

В 2010-2013 гг. в населении лесных полевков предгорного района заповедника произошли существенные перестройки, отразившиеся на структуре доминирования видов. В результате проведенных исследований было показано, что причина наблюдаемого явления – совместное воздействие климатических факторов (температуры воздуха, суммарного количества осадков) и трансформации среды обитания мелких млекопитающих (Бобрецов и др., 2015, в печати). Ранее нами на примере трех отличающихся по ландшафтными характеристиками ельников предгорного района Печоро-Илычского заповедника показано, что микросредовая структура местообитаний лесных полевков опре-

деляет особенности пространственного распределения их численности (Лукьянова, Бобрецов, 2005, 2008). Мы предположили, что перестройки в структуре населения лесных полевков, наблюдаемые в последние годы, связаны с изменением характеристик среды их микроместообитаний. Для проверки выдвинутой гипотезы необходимо было на основе количественного описания изучить динамику микросредовой структуры местообитаний мелких млекопитающих и оценить влияние основных характеристик микросреды на локальное пространственное распределение численности двух симпатрических видов полевков, обитающих в предгорном районе заповедника, что и определило цель данной работы.

Материалы и методы исследований

Исследования проводили в долгомошном ельнике, представляющем собой зональный (плакорный) тип темнохвойной тайги предгорного района Печоро-Илычского заповедника с 2000 по 2014 г. Выбор одного из трех исследуемых ельников объясняется тем, что численность рыжей полевки – вида, который в данном типе ельников встречается в незначительном количестве и не каждый год, в 2012-2013 гг. впервые за 25-летний период наблюдений существенно превысила численность красной полевки (*Cl. rutilus*).

Мелких млекопитающих отлавливали и учитывали методом ловушко-линий. Давилки в количестве 100 шт. расставляли через 5 м друг от друга на 5-10-е сут. Проверку ловушек осуществляли ежедневно, в утренние часы. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток за первые 5 сут. отловов. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поимок животных и служило основой для количественного описания структуры микросреды мелких млекопитающих. Количественное описание характеристик среды микроместообитаний проводили в исследуемом биотопе в 2000, 2006 и 2014 гг. на участках площадью 10 м² вокруг каждой ловушки по восьми параметрам (табл. 1), оценивающим основные кормовые и защитные условия животных с помощью методики, предложенной О.А. Лукьяновым, с некоторыми изменениями (Бульска и др., 1995).

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Statsoft STATISTICA for Windows 6.0.

Результаты и обсуждение

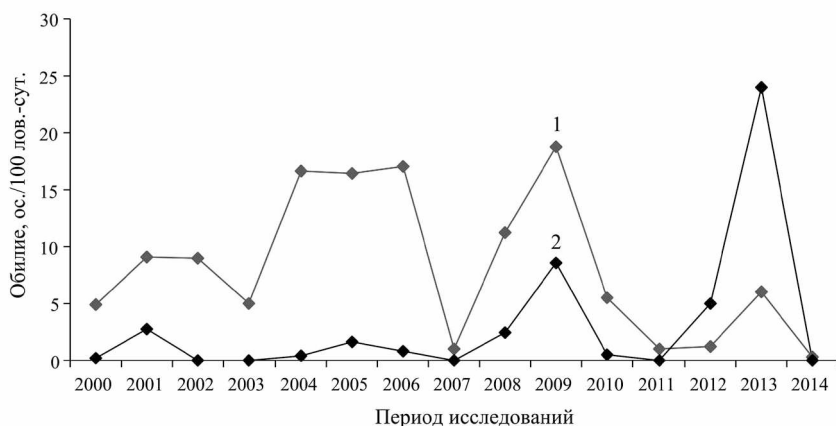
Относительное обилие лесных полевков. Анализ значений показателя относительного обилия двух симпатрических видов – красной и рыжей полевки,

в долгомошном плакорном ельнике предгорного района заповедника показал их существенное изменение в отдельные годы. Судя по кривым многолетних значений численности сравниваемых видов, до 2012 г. доминирующей в данном биотопе была красная полевка. В 2012-2013 гг. впервые за весь период наблюдений доминировала по численности в плакорном ельнике рыжая полевка. В 2013 г. показатель ее относительного обилия достиг наибольшего значения (24.0 ос./100 лов.-сут.), что оказалось выше максимального уровня значений данного показателя для красной полевки в этом ельнике за весь исследуемый период (см. рисунок). По существующей схеме, предложенной Кребсом и Майерсом (Krebs, Myers, 1974), в цикле динамики численности мелких млекопитающих различают следующие чередующиеся фазы: «нарастание», «пик», «спад», «депрессия». Применяя данную схему для анализа популяционной динамики красной и рыжей полевков, в период 2000-2014 гг. можно выделить три полных (четырёхлетних) цикла (2000-2003, 2004-2007, 2008-2011 гг.) и один – неполный (2012-2014 гг.), состоящий из трех фаз, в котором отсутствовала фаза «спада» численности. За фазой «нарастания» наблюдался «пик», а затем произошел резкий спад численности – фаза «депрессии», ставшая завершающей фазой четвертого цикла (см. рисунок).

Отметим, что особенностью двух первых циклов динамики рыжей полевки были крайне низкие значения ее численности. В динамике обилия красной полевки не были выражены фазы «спада» в первом цикле (2000-2003 гг.), «нарастания», а также спад численности – во втором (2004-2007 гг.). Судя по изменению многолетних кривых относительного обилия вида, в двух первых циклах наблюдались повторяющиеся два-три года подряд фазы «пика» (см. рисунок). Вероятно, наблюдаемые «затяжные» пики численности могут косвенно свидетельствовать о благоприятных условиях для обитания красной полевки, сложившихся в этот период. Третий цикл (2008-2011 гг.) в популяционной динамике двух симпатрических видов лесных полевков отличался четко выраженной синхронностью изменения значений относительного обилия и строгой последовательно-

Таблица 1
Характеристики, используемые для анализа микросредовой структуры местообитаний лесных полевков на пробных площадках

Характеристика	Условное обозначение
Площадь участка (м ²), покрытая мхом	MC
травяно-кустарничковой растительностью	HC
кустарником	CS
лежащими стволами деревьев	LC
веточным опадом	BC
Общая численность подроста древесных пород	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м ²	TC
Площадь поперечного сечения пней и сухих стволов, м ²	SC



Многолетняя динамика относительного обилия красной (1) и рыжей (2) полевков в долгомошном плакорном ельнике предгорного района Печоро-Ильчского заповедника.

стью фаз: «нарастание», «пик», «спад», «депрессия». Заключительный, неполный четвертый цикл (2012-2014 гг.) в динамике численности красной полевки характеризовался наиболее низкими значениями обилия на фазе «пика», а для рыжей полевки, напротив, наибольшими значениями данного показателя за весь наблюдаемый период. Общей особенностью популяционной динамики сравниваемых видов лесных полевков в долгомошном плакорном ельнике в 2014 г. явилась глубокая депрессия их численности.

Микросредовая структура местообитаний лесных полевков. Ранее по результатам количественного описания микросредовых характеристик местообитаний лесных полевков в 2000 и 2006 гг. нами было показано, что структура среды животных за шестилетний период в долгомошном плакорном ельнике не изменилась, таким образом, он оказался наиболее стабильным из трех сравниваемых типов ельников предгорного района заповедника (Лукьянова, Бобрецов, 2014). Сравнительный анализ данных количественного описания микросредовых характеристик местообитаний живот-

деревьев (ТС), не имели статистически значимых отличий. Данные микросредовые характеристики местообитаний лесных полевков оказались наиболее стабильными в условиях долгомошного плакорного ельника (табл. 2).

Таким образом, выявлено, что структура микрораспределения местообитаний лесных полевков за период 2006-2014 гг. существенно изменилась по сравнению с предыдущим периодом (2000-2006 гг.), что не могло не отразиться на локальном пространственном распределении численности двух симпатрических видов в долгомошном плакорном ельнике.

Связь локального пространственного распределения численности красной и рыжей полевков с микросредовыми характеристиками. Изучение влияния средовых факторов ближайшего окружения лесных полевков на локальное распределение их численности проводили с использованием линейного множественного регрессионного анализа со стандартизованными частными коэффициентами регрессии, бета (β)-коэффициентами (Sokal, Rohlf, 1981). Необходимость стандартизации была вызвана разноразмерностью микросредовых переменных (Буяльска и др., 1995). Мы анализировали связь численности красной и рыжей полевков с микросредовыми параметрами на фазе «пика» численности двух видов, наблюдаемого в 2013 г. Анализ полученных результатов показал отсутствие статистически значимой связи численности красной полевки с микросредовыми характеристиками местообитаний в плакорном ельнике. Для рыжей полевки выявлена высоко значимая отрицательная связь с одним фактором (МС), оценивающим размер площади покрытия микроучастков мхом ($\beta = -0.25$; $p = 0.01$).

Таблица 2
Изменение микросредовых характеристик местообитаний лесных полевков в долгомошном плакорном ельнике Печоро-Ильчского заповедника

Обозначение характеристик	2006 г.		2014 г.		Уровень значимости p
	\bar{X}	s	\bar{X}	s	
МС	8.17 ± 0.19	1.92	6.59 ± 0.21	2.09	**
НС	3.09 ± 0.18	1.75	4.31 ± 0.17	1.73	**
СS	0.12 ± 0.03	0.3	0.08 ± 0.15	0.15	ns
LC	0.46 ± 0.05	0.54	0.45 ± 0.05	0.49	ns
BC	0.15 ± 0.02	0.17	0.06 ± 0.01	0.07	**
AU	2.87 ± 0.26	2.61	9.12 ± 0.61	6.07	**
ТС	0.10 ± 0.01	0.13	0.10 ± 0.01	0.08	ns
SC	0.02 ± 0.01	0.07	0.07 ± 0.01	0.14	*

Примечание. \bar{X} – среднее ± ошибка среднего, s – стандартное отклонение; уровень значимости отличий статистик от нуля по t-критерию: ns, статистически незначимы ($p > 0.05$); * $p < 0.05$; ** $p < 0.001$.

Выводы

Анализ результатов, полученных в ходе проведенного исследования, позволяет сформулировать следующие выводы:

1. Отличительными особенностями динамики численности симпатрических видов лесных полевков в долгомошном плакорном ельнике предгорного района Печоро-Ильчского заповедника в период до 2011 г. являлись крайне низкие значения обилия рыжей полевки и высокие показатели численности красной полевки с повторяющимися пиками два-три года подряд, свидетельствующими о благоприятности условий для обитания данного вида.

2. В 2012-2013 гг. рыжая полевка впервые за весь исследуемый период заняла доминирующее положение и существенно преобладала по численности над красной полевкой.

3. Сравнительный анализ данных количественного описания микросреды лесных полевков в 2006 и 2014 гг. показал существенное изменение кормовых и защитных условий их местообитаний (сокращение площади мохового покрытия, увеличение численности подроста, площади покрытия участков травяно-кустарничковой растительностью, веточным опадом и сухими стволами деревьев).

4. Изменение микросредовых характеристик местообитаний лесных полевков отразилось на структуре их населения, что привело к перераспределению доминирующих видов. В долгомошном плакорном ельнике в последние годы сложились более благоприятные условия для обитания рыжей полевки, численность которой существенно возросла.

5. В изменившихся условиях местообитаний для красной полевки не выявлена статистически значимая связь с характеристиками микросреды, тогда как локальное пространственное распределение численности рыжей полевки показало значимую обратную зависимость от микросредового параметра, оценивающего площадь покрытия участков мхом.

Можно констатировать, что внешние факторы макросредового масштаба (погодно-климатические условия) и трансформация среды, вызванная ветровальными явлениями (Бобрецов и др., 2015, в печати), оказали опосредованное воздействие на население симпатрических видов грызунов через изменение микросредовых характеристик их местообитаний. Таким образом, выдвинутое нами предположение, что перестройки в структуре населения лесных полевков, наблюдаемые в последние годы, связаны с изменением характеристик среды их местообитаний, подтвердилось.

Авторы выражают благодарность И.Ф. Вурдовой и Н.А. Бобрецову за помощь в проведении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Бобрецов А.В., Петров А.Н., Лукьянова Л.Е., Быховец Н.М. Структурные перестройки в населении лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia) предгорий Северного Урала // Зоол. журн., 2015. В печати.

Буальска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. Детерминанты локального пространственного распределе-

ния численности островной популяции рыжей полевки // Экология, 1995. № 1. С. 35-45.

Европейская рыжая полевка / Отв. ред. Н.В. Башенина. М.: Наука, 1981. 352 с.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Распространение лесных полевков в предгорных ельниках Северного Урала // Труды Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 183-188.

Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевков в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // Успехи соврем. биологии, 2008. Т. 128. № 5. С. 541-552.

Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микростообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2014. № 4 (28). С. 88-107.

Arnan X., Comas L., Gracia M., Javier R. Composition and habitat use of small mammals in old-growth mountain Forests // J. Nat. History, 2014. Vol. 48. № 7-8. P. 481-494.

Corbalán V. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina // J. Arid Environ., 2006. Vol. 65. № 1. P. 102-110.

Fauteux D., Imbeau L., Drapeau P., Mazerolle M.J. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests // For. Ecol. Manag., 2012. Vol. 266. P. 194-205.

Innes R.J., Van Vuren D.H., Kelt D.A. et al. Habitat associations of dusky-footed wood rats (*Neotoma fuscipes*) in mixed-conifer forest of the Northern Sierra Nevada // J. Mammal., 2007. Vol. 88. № 6. P. 1523-1531.

Jorgensen E.E. Small mammal use of microhabitat reviewed // J. Mammal., 2004. Vol. 85. № 3. P. 531-539.

Krebs Ch.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Advan. Ecol. Res., 1974. № 8. P. 267-399.

Mengak M.T., Guynn D.C. Small mammal microhabitat use on young loblolly pine regeneration areas // For. Ecol. Manag., 2003. Vol. 173, № 1/3. P. 309-317.

Miklos P., Ziak D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest // Folia Zool., 2002. Vol. 51. № 4. P. 275-288.

Nakagawa M., Miguchi H., Nakashizuka T. The effects of various forest uses on small mammal communities in Sarawak, Malaysia // For. Ecol. Manag., 2006. Vol. 231. № 1. P. 55-62.

Silva M., Hartling L., Opps S.B. Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): effects of habitat characteristics at three different scales // Biol. Conserv., 2005. Vol. 126. № 4. P. 556-568.

Sponchiado J., Melo G.L., Caceres C.N. Habitat selection by small mammals in Brazilian Pampas biome // J. Nat. History, 2012. Vol. 46. P. 1321-1335.

Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range // Acta Theriol., 2008. Vol. 53. P. 241-250.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. N.-Y.: Freeman W.H. and Company, 1981. 859 p.

Stephens R.B., Anderson E.M. Habitat associations and assemblages of small mammals in natural plant communities of Wisconsin // J. Mammal., 2014. Vol. 95. № 2. P. 404-420.