

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное учреждение
Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН

ТРУДЫ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Выпуск 17

Сыктывкар 2015

ТИПЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

А.В. Бобрецов

Печоро-Илычский государственный природный заповедник
E-mail: avbobr@mail.ru

У мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника выделено три типа популяций, отличающихся особенностями динамики численности, – циклические, нестабильные и стабильные. Для первых характерны регулярные (периодические) изменения обилия по годам. К ним относятся виды с высокой и средней численностью. Отличительной чертой вторых являются редкие подъемы численности на фоне довольно низкого обилия. Для третьих характерна незначительная численность, это обычно редкие виды полевков и землероек. Наиболее широко представлены в заповеднике циклические популяции. Продолжительность циклов у разных видов колеблется от трех до пяти лет, что свойственно многим бореальным популяциям мелких млекопитающих. Больше всего (71.4%) циклических видовых популяций в предгорном районе заповедника, тогда как в равнинном – 38.5%.

Ключевые слова: *мелкие млекопитающие, популяционная динамика, циклические, нестабильные и стабильные популяции*

Численность мелких млекопитающих постоянно меняется по годам. На ее изменчивость влияет множество внешних и внутренних факторов. В зависимости от биологических особенностей вида, его положения в ареале реакция разных популяций на эти факторы может значительно различаться. Это приводит к формированию разных типов популяционной динамики.

Первую классификацию типов динамики для млекопитающих предложил С.А. Северцов (1942). В дальнейшем Н.П. Наумов свел семь этих типов в три – стабильный, лабильный и эфемерный (Шилов, 1998). Мелкие млекопитающие по особенностям их динамики были включены в последний тип. Некоторые авторы разделяют популяции только на «циклические» и «нециклические» (Hansson, Henttonen, 1985). Однако в разряд нециклических популяций особенно у мелких млекопитающих явно попадают животные с разным типом динамики. Поэтому для этой группы животных предложена другая классификация (Korpiimäki et al., 2004). Было выделено три типа популяционной динамики: 1) периодические (циклические) колебания численности, 2) нерегулярные изменения обилия и 3) относительно стабильные популяции с очень незначительной амплитудой колебаний.

Циклические популяции у мелких млекопитающих широко распространены в природе. Они известны у полевков на севере Евразии (Максимов, 1984; Чернявский, Лазуткин, 2004; Krebs, Myers, 1974; Henttonen et al., 1985; Lambin et al., 2006; Krebs, 2011 и др.). В последние годы отмечены у лесных полевков в бореальных лесах Северной Америки (Boonstra, Krebs, 2012). Встречаются и в более уме-

ренных широтах Европы (Жигальский, Кшнясев, 2000; Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1996; Tkadlec, Stenseth, 2001; Zub et al., 2012).

В зависимости от географического региона для одних и тех же видов грызунов отмечены разные типы динамики популяций. Более того, выявлены географические градиенты в их смене. В Фенноскандии в северных популяциях рыжей и темной полевков изменения численности носят циклический характер, тогда как южные популяции являются стабильными (Hansson, Henttonen, 1985a; Vjørnstad et al., 1995). В то же время у обыкновенной полевки на севере Центральной Европы существуют стабильные популяции, а на юге – циклические (Tkadlec, Stenseth, 2001; Lambin et al., 2006).

Большой интерес представляет и тот факт, что на одной и той же территории у разных видов наблюдается разный тип динамики популяций. Так, в Беловежской Пуще в Польше периодические колебания численности отмечены у полевки-экономки и отсутствовали у желтогорлой мыши (Zub et al., 2012). Аналогичная ситуация отмечена в западной части Франции, где популяции обыкновенной полевки являются циклическими, а лесной мыши – нециклическими (Lambin et al., 2006).

Выделение типов динамики у мелких млекопитающих имеет большое практическое значение, так как позволяет в какой-то мере прогнозировать изменения численности животных. Однако соотнесение многолетней изменчивости популяций с тем или иным типом требует длительных временных рядов и использования адекватных статистических методов анализа. Эти условия были учтены при обработке временных рядов по мелким млекопитающим Печоро-Илычского заповедника. В работе рас-

смаатриваются походы к выделению разных типов популяционной динамики и их разнообразие в различных ландшафтных районах.

Некоторые методические подходы к выделению циклических популяций животных

Важным требованием использования статистических методов анализа временных рядов является их длительность. По этой причине не рекомендуется использование рядов, включающих менее 25-30 последовательных значений (Пузаченко, Пузаченко, 2001; Boonstra, Krebs, 2012). Однако более длительные исследования популяционной динамики животных относительно редки. Поэтому для разделения популяций на циклические и нециклические часто используют индексы, полученные в результате анализа вариации численности небольших временных серий.

Один из них – так называемый индекс цикличности или S-индекс (стандартное отклонение логарифма относительной численности), который был предложен Р. Левонтином (Lewontin, 1966). Широкую известность он получил после работ скандинавских исследователей (Hansson, Henttonen, 1985; Henttonen et al., 1985). По их мнению, для расчетов этого индекса можно использовать временные ряды от пяти лет и больше. Пороговым значением при расчетах данного показателя является величина 0.5. Если значение показателя превышает эту величину, то популяция считается циклической. Но этот индекс в большей степени отражает амплитуду колебаний численности, чем их регулярность или длину периода (Жигальский, 1989; Vujalska, 1996; Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1996), что подтверждают и наши данные. Для шести временных серий от 13 до 15 лет были рассчитаны показатели амплитуды колебаний обилия и индекса цикличности. Связь между этими показателями оказалась очень высокой ($r = 0.94$; $p \leq 0.005$). Для временного ряда с максимальной амплитудой колебаний (более 66 раз) величина индекса цикличности составила 0.62. Во всех остальных случаях, когда популяция изменялась по годам менее чем в 30 раз, он колебался в пределах от 0.32 до 0.46. Наиболее высокие значения этого индекса будут в том случае, когда показатели обилия в период депрессии не превышают 1 экз. на 100 лов.-сут. (Jędrzejewski, Jędrzejewska, 1996), что было показано и в наших работах по динамике численности лесных полевков на европейском Севере (Бобрецов, Куприянова, 2002; Бобрецов, 2009). Поэтому деление на циклические и нециклические популяции при помощи S-индекса является более чем искусственным (Sandell et al., 1991).

Кроме того, введение условных пороговых величин дела-

ет выделение циклических популяций весьма субъективным (Ердаков и др., 1990). Рассмотрим эту ситуацию на примере временных рядов численности фоновых видов мелких млекопитающих из предгорного района заповедника. Значения S-индекса у лесных полевков здесь были ниже порогового уровня (см. таблицу), что автоматически относило эти популяции к нециклическим. Однако применение автокорреляционного и спектрального анализов позволило выделить в колебаниях численности красной и рыжей полевков значимые периодические составляющие. Высокое значение S-индекса у обыкновенной бурозубки объясняется тем, что у данного вида в этом районе отмечена значительная амплитуда колебаний численности. Во время депрессий показатели обилия вида нередко опускались до нуля.

Материалы и методы

В работе использованы данные учетов ловчими канавками с 1988 по 2011 г. в равнинном и предгорном районах Печоро-Илычского заповедника. Длительность временного ряда для каждого вида составила 24 года. Для анализа применялись средние данные по всем местообитаниям, в которых работали канавки. Канавки открывали на 10-15 дней во второй половине лета. За показатель относительной численности принимали число животных, отловленных на 100 конусо-суток (экз. на 100 кон.-сут). Всего отработано на равнине 8305 кон.-сут, в предгорьях – 5085. Учеты канавками позволяют анализировать популяционную динамику многих видов полевков и землероек. В отличие от давилок они лишены избирательности. В последние ловятся в основном лесные полевки и в меньшей степени – обыкновенная бурозубка и серые полевки. Тем не менее, показатели обилия у фоновых видов мелких млекопитающих, полученные при помощи давилок и канавок, изменялись синхронно. Так, значение рангового коэффициента корреляции Спирмена между этими индексами у красной полевки составило +0.83 ($p < 0.001$), обыкновенной бурозубки – +0.79 ($p < 0,001$). В свое время результаты отловов в канавки были с успехом использованы для оценки периодичности в многолетних рядах мелких млекопитающих юга Западной Сибири (Максимов, Ердаков, 1985).

Для анализа структуры временных рядов применялись автокорреляционный и спектральный анализы. Вычисления проводились с при-

Периодические составляющие в численности фоновых видов мелких млекопитающих предгорного района Печоро-Илычского заповедника (отловы давилками, август), выявленные разными методами

Виды	Обилие (max-min)	S-индекс	Автокорреляционный анализ	Спектральный анализ
Обыкновенная бурозубка	0-9.6	0.61	3.0	2.8; 3.1; 4.0
Красная полевка	0.3-24.0	0.45	4.0	3.5; 4.0
Рыжая полевка	0.6-37.0	0.42	4.0	3.5; 4.0

менением программного пакета Statistica 6.0 for Windows. Предварительно была проведена процедура нормализации исходных данных – их логарифмирование, так как распределение годовых показателей численности сильно уклонялось от нормального распределения (соответствие проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова).

Коррелирование показателей численности ряда между собой при возрастающем временном интервале (лаге) позволяет получить коэффициенты автокорреляции, на основании которых оценивается наличие периодических составляющих. Наглядно их присутствие отображает коррелограмма – график значений корреляции для различных интервалов времени. Значения, превышающие показатели двух стандартных ошибок, будут указывать на существование циклов определенной длительности.

Использование спектрального анализа предполагает выполнение требования стационарности временного ряда (удаление линейного тренда и т.д.). В модуле «Временные ряды» данная процедура выполняется автоматически. Поиск периодичности осуществлялся при помощи периодограммы (графика зависимости интенсивности колебаний от их частоты). Яркие выраженные пики на соответствующих частотах (в данном случае годах) свидетельствуют о присутствии периодических составляющих определенной длительности. Их значимость проверялась по таблице результатов.

На основании анализа динамики численности, ее амплитуды нами выделено три типа популяций, которые близки к типам, предложенным финскими исследователями (Korpinaki et al., 2004):

1) Циклические популяции (с высокой и средней численностью и ее регулярными колебаниями).

2) Нестабильные популяции (с невысокой численностью, на фоне которой регистрируются редкие подъемы обилия).

3) Стабильные популяции (с низкой численностью и незначительной амплитудой колебаний).

Обозначения второго и третьего типов условные, так как они в той или иной мере демонстрируют слабую периодичность. Однако циклические популяции в большинстве случаев имеют значимые значения автокорреляции, тогда как другие типы – нет.

Результаты

Циклические популяции широко представлены у мелких млекопитающих Печоро-Ильчского заповедника. Они отмечены во всех ландшафтных районах и на них приходится более половины всех видовых популяций (55.6%). К ним относятся фоновые виды землероек и полевок. Среди них выделяются виды с относительно стабильной динамикой и виды с лабильной динамикой. У первых амплитуда ко-

лебаний численности относительно небольшая, значения коэффициента вариации не превышают 100%; у вторых она значительна. Часто показатели обилия в период депрессий падают до нуля. Значения коэффициента вариации в этом случае превышают 120%.

К первой группе относятся обыкновенная и средняя бурозубки, красная и рыжая полевки. Популяции с такой динамикой отмечены как в равнинном районе, так и в предгорьях. При этом амплитуда колебаний численности в предгорных популяциях выше, чем на равнине. К циклическим популяциям второй группы в равнинном районе относится только один вид – темная полевка, в предгорьях – четыре: равнозубая бурозубка, темная полевка, полевка-экономка и лесной лемминг. Наиболее изменчивой оказалась численность у серых полевок. Основные особенности многолетней динамики циклических популяций рассмотрим на примере красной полевки равнинного района и темной полевки предгорий Северного Урала.

У красной полевки равнинного района численность за рассматриваемый период изменялась от 2.0 до 39.0 экз. на 100 кон.-сут. Амплитуда колебаний была относительно небольшой. Несмотря на это циклы численности животных хорошо визуализируются на графике (рис. 1). За весь период наблюдалось семь циклов протяженностью от трех до четырех лет. При этом у двух последних циклов длиной в четыре года оказались самые высокие пики. При расчете автокорреляционной функции значимыми были периоды в четыре и два года. В первом случае коэффициент корреляции составил +0.35 ($p = 0.04$), во втором –0.43 ($p = 0.04$). Пики численности красной полевки регистрируются каждые четыре года, но в промежутках между ними происходит уменьшение обилия чаще всего на второй год. Кроме того, коррелограмма демонстрирует отсутствие затухания, что также подтверждает циклический характер временного ряда. Сходные результаты дал и спектральный анализ. Периодограмма указывает на существование двух частотных пиков – 3.4 и четыре года. Периодические составляющие такой же длины получены и на основании анализа данных отловов давилками (Бобрецов, 2009).

У темной полевки предгорного района показатели обилия изменялись по годам от 0 до 103 экз. на 100 кон.-сут. (рис. 2). Амплитуда колебаний обилия у этого вида была огромной и достигала 1 тыс. крат. Отмечено семь циклов с периодом от трех до четырех лет: четыре – трехлетних и три – четырехлетних. Самые мощные пики наблюдались в начале и в конце периода наблюдений. В 1989 г. в ельниках травяных в пойме р. Печоры на 100 кон.-сут. регистрировалось до 126 экз. В период депрессий животные зачастую не ловились в канавки. Статистический анализ временного ряда выявил наиболее мощные спектры, приходящиеся на 3.4 и четыре года. Коррелограмма указывает на силь-

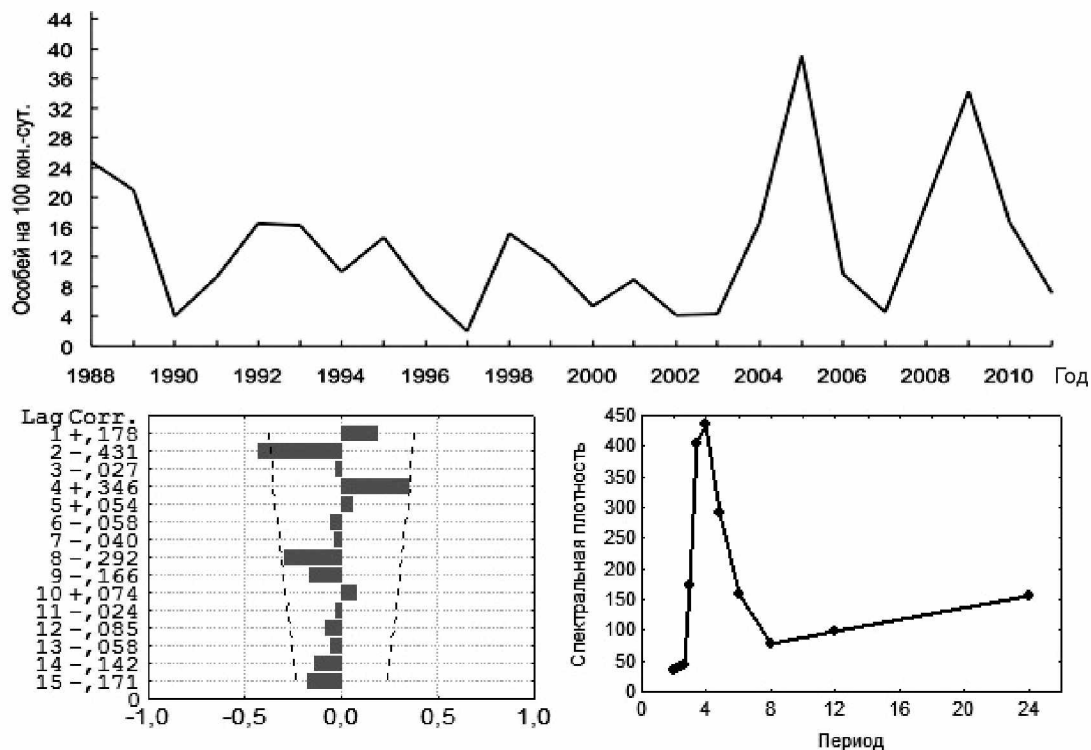


Рис. 1. Динамика численности красной полевки в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника. Здесь и далее: нижний левый рисунок – коррелограмма, правый – спектральная плотность.

ную отрицательную автокорреляцию с лагом в два года (-0.51 ; $p = 0.02$). При этом значимым оказался период и в четыре года ($+0.22$; $p = 0.04$). Регулярные изменения обилия этого вида – частое явление на севере Европы. Циклы численности такой же длительностью отмече-

ны в Фенноскандии (Hörnfeldt, 2004; Korpimäki et al., 2005).

Нестабильный тип популяционной динамики встречается у мелких млекопитающих заповедника относительно редко (18.5% всех встреч). Отмечено два варианта таких популяций. В первом случае на фоне очень низкой численности происходят единичные резкие подъемы обилия. В такие годы вид становится иногда доминантом в населении мелких млекопитающих. Примером такого типа динамики явля-

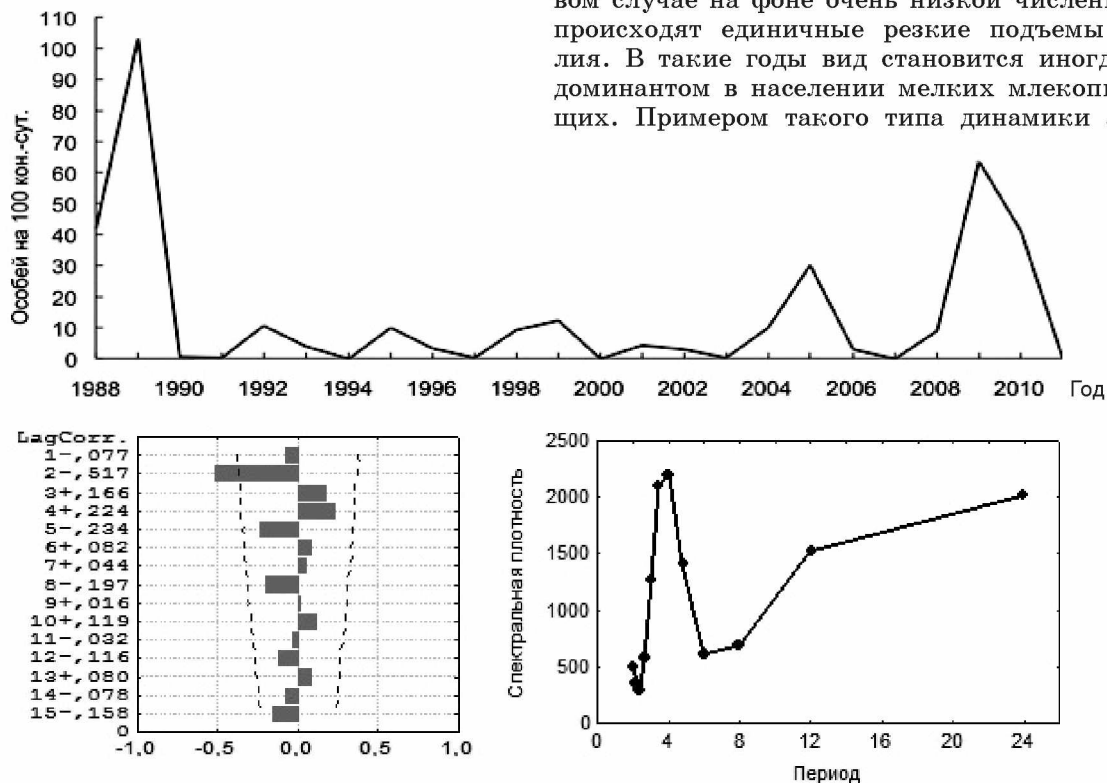


Рис. 2. Динамика численности темной полевки в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника.

ется равнинная популяция лесного лемминга. Во втором случае наблюдаются ежегодные незначительные и нерегулярные колебания численности, но в некоторые годы регистрируются подъемы обилия животных. Такой вариант динамики свойственен, например, для красно-серой полевки предгорного района.

Численность лесного лемминга в обычные годы в равнинном районе заповедника изменялась от 0 до 2.7 экз. на 100 кон.-сут., но чаще всего он отсутствовал в уловах (рис. 3). За период наблюдений зарегистрировано два больших подъема численности: в 1989 г. до 38.6 экз. и в 2005 г. – до 33.0 экз. на 100 кон.-сут. Особенно много леммингов было в 2005 г. в ельниках травяных вдоль р. Печоры. Показатели обилия достигали здесь 58.2 экз. на 100 кон.-сут. Спектральный анализ показал некоторую тенденцию к регулярным колебаниям численности. Спектральная плотность имела пики на четыре и восемь лет. Однако автокорреляционный анализ не выявил значимых периодических составляющих во временном ряду.

Красно-серая полевка сравнительно обычна в предгорьях заповедника. Здесь у нее на фоне относительно невысокой численности в некоторые годы наблюдаются подъемы (рис. 4). Показатели обилия, как правило, изменялись по годам от 0 до 8.4 экз. на 100 кон.-сут. И лишь однажды в 1989 г. они сразу вдвое превысили максимальный уровень численности. В среднем по стационару показатель обилия составил в этот год 19.8 экз. на 100 кон.-сут. Красно-серая полевка присутствовала во всех местообитаниях – от ельника травяного (22.0 экз.) до луга

(6.0 экз.). На коррелограмме численности этого вида отсутствуют значимые периодические составляющие. Спектральная плотность имела значимые пики на периоде 3.0 и 3.4 года.

К стабильным популяциям с низким уровнем обилия относили те популяции, у которых средняя численность обычно не превышала 1.0 экз., а показатели обилия изменялись от 0 до 4 экз. на 100 кон.-сут. Такой тип популяционной динамики выявлен у 25.9% видовых популяций. Он характерен для тундряной бурозубки равнинного района. Ее численность менялась здесь от 0 до 2.6 экз. на 100 кон.-сут., а средний многолетний показатель обилия составил 0.6 экз. (рис. 5). За все годы наблюдений тундряная бурозубка не ловилась в 50% случаях. Автокорреляционный анализ не выявил значимой периодики в изменениях численности данного вида. В то же время спектральная плотность имела слабые значимые пики на значениях в шесть и восемь лет.

Ландшафтные особенности территории заповедника, безусловно, влияют на формирование динамики разных видов мелких млекопитающих (рис. 6). В равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника циклические видовые популяции составляют 38.5%, с нестабильной и стабильной динамикой – по 30.8%. В предгорьях заповедника существенно увеличивается число циклических видов до 71.4%, соответственно, уменьшается удельный вес видов с другими типами популяционной динамики. Здесь только один вид имеет нестабильную динамику – красно-серая полевка.

Обсуждение

В Печоро-Ильчском заповеднике популяции землероек и полевок, средний уровень обилия которых превышает 8 экз. на 100 кон.-сут., от-

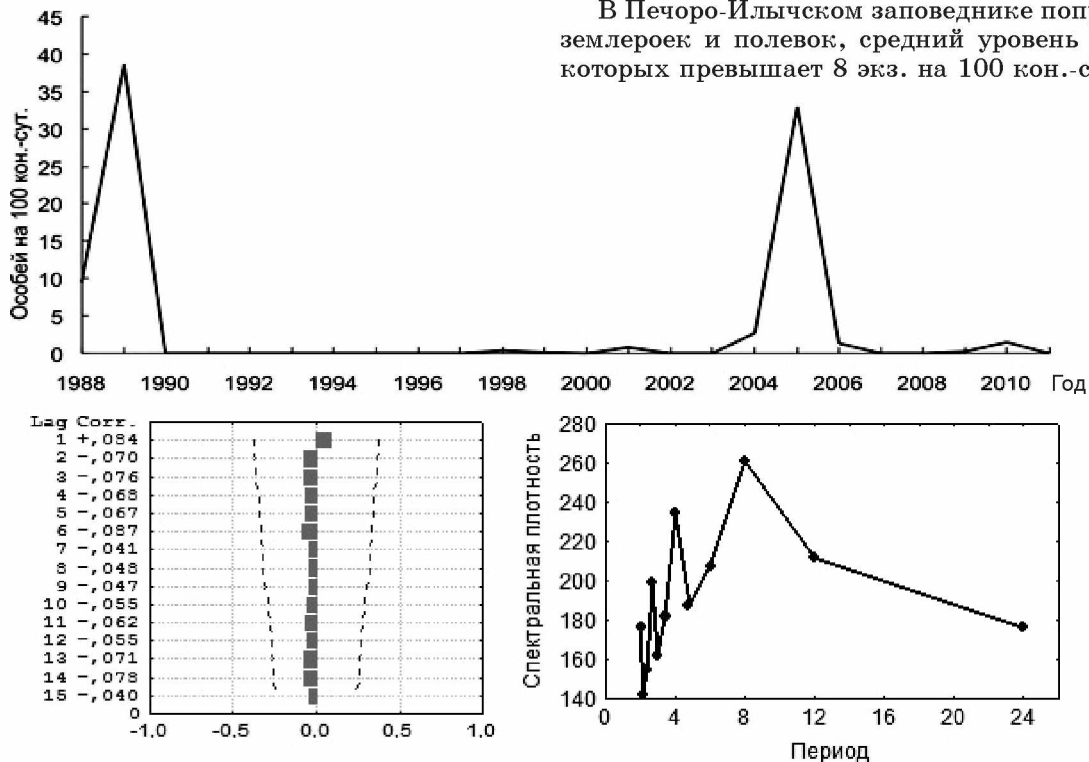


Рис. 3. Динамика численности лесного лемминга в равнинном районе Печоро-Ильчского заповедника.

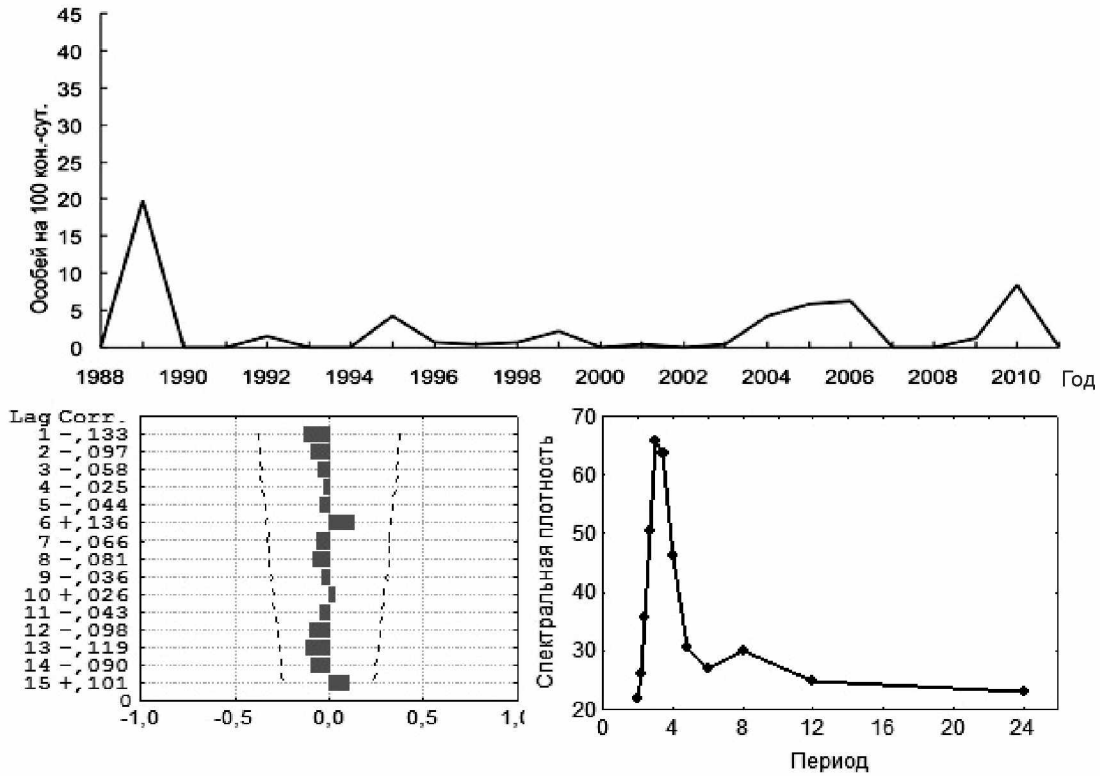


Рис. 4. Динамика численности красно-серой полевки в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника.

носятся к циклическому типу. Обычно это доминанты и содоминанты – виды, удельный вес которых в населении мелких млекопитающих значителен. Строгая периодичность в многолетних колебаниях численности обычно отсутствует, что характерно в целом для флуктуи-

рующих популяций. Это привело ряд авторов к выводу, что такие популяции являются, скорее всего, хаотическими, о чем свидетельствуют беспорядочные скачки в их численности (Turchin, 1993; Hanski et al., 1993). Тем не менее, периодические составляющие в таких временных рядах всегда присутствуют.

Существует и биологический тест для выявления циклических популяций – изменение популяционных параметров в зависимости от фазы цикла. (Chitty, 1960; Krebs, 1996). Нередко при наличии короткого временного ряда статистические методы показывают отсутствие ясно выраженных периодик, тогда как биологические показатели при этом закономерно меняются по годам. В этом случае колебания чис-

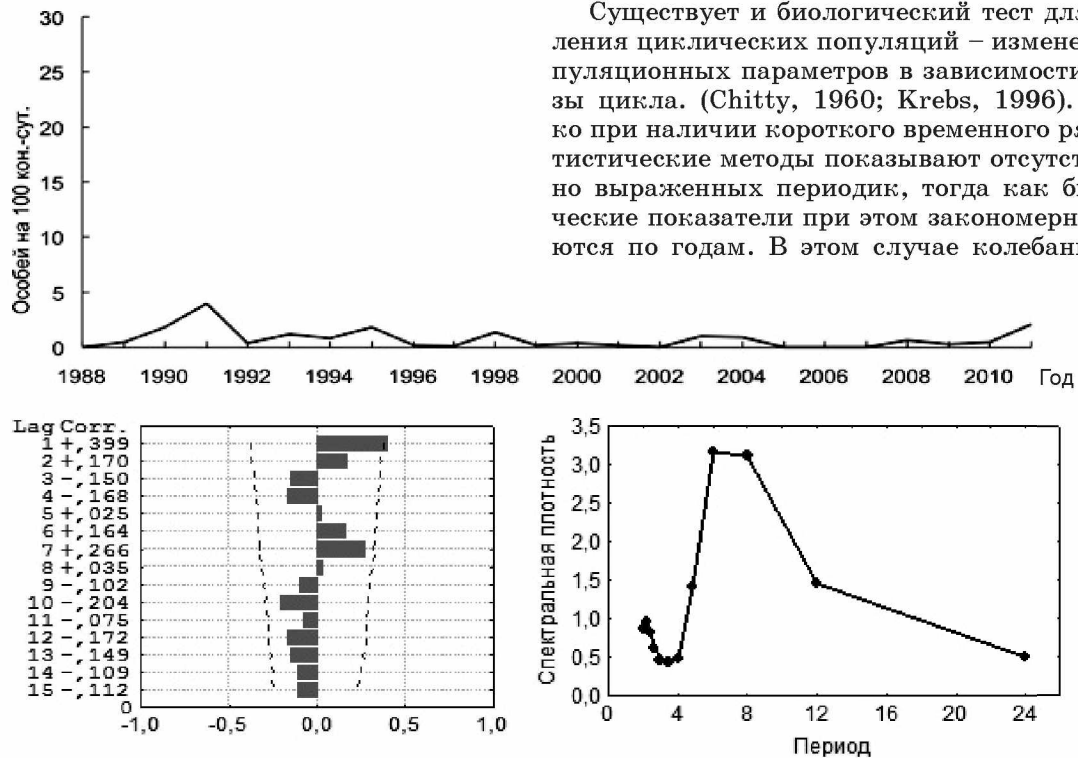


Рис. 5. Динамика численности тундряной бурозубки в равнинном районе Печоро-Илычского заповедника.

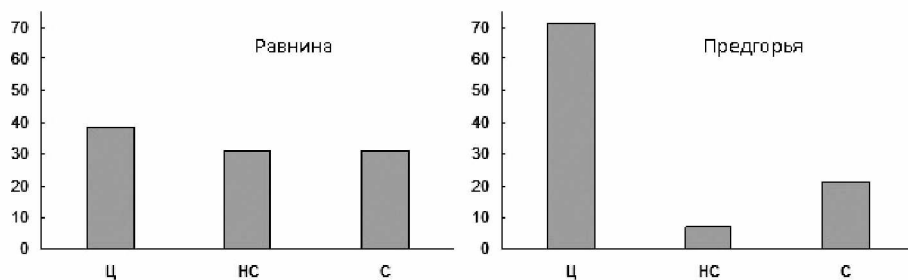


Рис. 6. Типы популяционной динамики у мелких млекопитающих в разных ландшафтных районах Печоро-Ильчского заповедника, %. Типы: Ц – циклический, НС – нестабильный, С – стабильный.

ленности считаются циклическими (Чернявский, Лазуткин, 2004; Krebs, 1996). В Печоро-Ильчском заповеднике изменение демографических параметров в зависимости от плотности отмечено у красной полевки (Бобрецов, 2009) и обыкновенной бурозубки (Бобрецов, Лукьянова, 2007).

Впервые на периодические изменения численности мелких грызунов в верхнепечорской тайге обратил внимание В.П. Теплов (1960), анализируя динамику численности красной и рыжей полевков. Позже Б.В. Тестов (1987) описал подобные циклы для горной популяции красной полевки на севере горного района заповедника. Оба автора их продолжительность оценивали в три-четыре года. Данные по красной полевке равнинного района за более чем полувековой период свидетельствуют о трех-пятилетних циклах (Бобрецов, 2009). Подобная периодичность в динамике животных типична для мелких млекопитающих бореальных лесов, что подтверждает и литературный обзор, который приведен во введении.

Популяции животных с нестабильной динамикой имеют средние показатели от 1.0 до 6.0 экз. на 100 кон.-сут. Их редкие подъемы обилия обычно совпадают с пиками численности циклических популяций. Периодограммы нередко демонстрируют значимые периодические составляющие у видов с нестабильной динамикой. Такая ситуация была описана для мелких млекопитающих Барабы, где спектр ритмов грызунов формируется видами доминантами (Максимов, Ермаков, 1985; Литвинов и др., 2013).

Популяции одного и того же вида имеют нередко разный тип популяционной динамики в разных ландшафтных районах заповедника. Например, лесной лемминг в его предгорьях представлен циклической популяцией. Здесь высокая численность животных держится в течение двух лет, после чего практически исчезает из уловов. Затем он снова появляется уже в большом количестве. Обычно резкие подъемы численности лесного лемминга совпадают с пиками обилия лесных и серых полевков. В равнинном районе он представлен уже нестабильной популяцией. Здесь отсутствуют регулярные подъемы численности, они очень редки и

тесно связаны со вспышками обилия животных в предгорном районе. Резкие подъемы численности животных регистрируются на равнине только на следующий год после особенно сильных вспышек обилия в предгорьях. Впервые эта особенность в динамике популяций лесного лемминга Северного Предуралья была отмечена Е.Н. Тепловой (1952).

Она представляет собой эффект «бегущей волны», описанный для некоторых видов полевков Северной Европы (Sherratt, Smith, 2008).

О влиянии ландшафтной неоднородности на динамику численности мелких млекопитающих неоднократно указывали и другие исследователи (Duhamel et al., 2000; Еске, 2003). Д. Ломан (Loman, 2008) утверждал, что любые различия в динамике популяций мелких млекопитающих прямо или косвенно должны быть связаны с ландшафтной структурой. Ландшафтный эффект выражен не только в сокращении амплитуды колебаний обилия, но и в смене типа динамики. Так, в северной Норвегии в Арктической равнине популяции полевков циклически, а в высокогорных ландшафтах в изменениях численности леммингов подобная периодичность отсутствует (Ekerholm et al., 2001). По мнению авторов, такие ландшафтные особенности в динамике популяций вызваны различиями в производительности экосистем и трофическими взаимодействиями данных видов с ресурсами и хищниками. Во многом влияние ландшафта объясняется изменениями в соотношении пропорции оптимальных и маргинальных местообитаний в том или ином ландшафте (Lidicker, 1995; Delattre et al., 1992). На их соотношение большое значение оказывает дефрагментация ландшафта. Она приводит к снижению размеров местообитаний и повышению изоляции участков (Хански, 2010; Fahrig, 2003), что в свою очередь сказывается на уменьшении численности мелких млекопитающих (Hornfeldt, 2004) и на сокращении амплитуды колебаний (Martinsson et al., 1993; Hansson, 2002). Нарушение циклическости полевков в Фенноскандии в последние десятилетия (Henttonen, 2000; Hornfeldt, 2004) некоторые исследователи связывают именно с дефрагментацией ландшафтов (Christensen et al., 2008).

В этом контексте можно объяснить различия в типах динамики мелких млекопитающих разных ландшафтных районов Печоро-Ильчского заповедника. Равнинный район для многих видов можно рассматривать как сильно фрагментированный ландшафт. Местообитания высокого качества (ельники зеленомошные и травяные) здесь немногочисленны, имеют небольшие размеры и изолированы друг от друга. Они как

бы вкраплены в огромные площади бедных по качеству сосновых лесов и болот. Это и приводит к тому, что численность ряда видов полевков и землероек здесь низкая, а амплитуда колебаний – незначительна. Известно, что реакция разных видов мелких млекопитающих на фрагментацию местообитаний может быть разной (Gaines et al., 1992). В то же время в предгорном районе оптимальные биотопы занимают значительные территории, и они не изолированы друг от друга. В этих условиях численность многих видов землероек и полевков увеличивается и у большей части формируется циклический тип динамик популяций.

Заключение

У мелких млекопитающих Печоро-Илычского заповедника выделено три типа популяций, отличающихся особенностями динамики численности, – циклические, нестабильные и стабильные. Для первых характерны регулярные (периодические) изменения обилия по годам. К ним относятся виды с высокой и средней численностью. Отличительной чертой вторых являются редкие подъемы численности на фоне довольно низкого обилия. Для третьих характерна незначительная численность, это обычно редкие виды полевков и землероек. Наиболее широко представлены в заповеднике циклические популяции. Продолжительность циклов у разных видов колеблется от трех до пяти лет, что свойственно многим бореальным популяциям мелких млекопитающих.

Среда обитания, в данном случае «пейзаж», вносит большие коррективы в особенности динамики численности. Поэтому для каждого ландшафтного района типично определенное соотношение типов динамик у мелких млекопитающих. В предгорном районе заповедника более 70% видовых популяций относятся к циклическим, тогда как в равнинных лесах их меньше 40%. Во многом это обусловлено тем, что уровень численности многих видов полевков и землероек в предгорьях благодаря значительной емкости местообитаний выше, чем на равнине. Здесь больше нециклических популяций. Для мелких млекопитающих равнинный район представляет собой сильно фрагментированный ландшафт. Численность в таких ландшафтах многих видов полевков и землероек относительно низкая.

ЛИТЕРАТУРА

Бобрецов А.В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоологический журнал, 2009. Т. 88. № 9. С. 1115-1126.
 Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. Динамика популяций лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia) на европейском Севере // Экология, 2002. № 3. С. 220-227.
 Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е. Многолетняя динамика численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в предгорьях Северного Урала // Биология насекомых-млекопитающих: Матер. III Всерос.

науч. конф. по биологии насекомых-млекопитающих. Новосибирск: Изд-во «ЦЭРИС», 2007. С. 21-23.

Ердаков Л.Н., Савичев В.В., Чернышева О.Н. Количественная оценка популяционной циклическости у животных // Журн. общ. биол., 1990. Т. 51. № 5. С. 661-668.

Жигальский О.А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 48 с.

Жигальский О.А., Кишяев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология, 2000. № 5. С. 376-383.

Литвинов Ю.Н., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. Циклическость популяции водяной полевки как фактор биоразнообразия в экосистемах Западной Сибири // Экология, 2013. № 5. С. 383-388.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.

Максимов А.А., Ердаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 236 с.

Пузаченко А.Ю., Пузаченко Ю.Г. Оценка параметров динамики природных процессов по материалам «Летописи природы». М., 2001. 54 с.

Северцов С.А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журн. общ. биол., 1942. Т. 3. № 1-2. С. 35-62.

Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Труды Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 1960. Вып. 8. С. 5-222.

Теплова Е.Н. О миграции лесного лемминга (*Myopus schisticolor vinogradovi* Sk. et Rajew) в районе среднего течения реки Уньи // Зоол. журн., 1952. Т. 31. Вып. 4. С. 642-643.

Тестов Б.В. Динамика численности и размножения красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Урале // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах европейского северо-востока СССР. Сыктывкар, 1987. С. 77-84. – (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 89).

Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.

Чернышевский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1998. 512 с.

Bjornstad O.N., Falck W., Stenseth N.C. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach // Proc. Biol. Sci., 1995. Vol. 262. P. 127-133.

Boonstra R., Krebs C.J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // Oecologia, 2012. Vol. 168. № 3. P. 601-620.

Bujalska G. Population dynamics in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Thematic session: Ecology & behaviour proceedings of the I European congress of mammalogy. Museu Bocage, Lisboa, 1996. P. 163-176.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool., 1960. Vol. 36. № 1. P. 99-113.

Christensen P., Ecke F., Sandstrom P., Nilsson M., Hornfeldt B. Can landscape properties predict oc-

currence of grey-sided voles? // Population Ecology, 2008. Vol. 50. № 2. P. 169-179.

Delattre P., Giraudoux P., Baudry J. et al. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics // Agriculture Ecosyst. Env., 1992. Vol. 39. P. 153-169.

Duhamel R., Quere J-P., Delattre P., Giraudoux P. Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris* Sherman) // Landscape Ecology, 2000. Vol. 15. P. 89-98.

Ecke F. Effects of landscape patterns on small mammal abundance. Lulee: Lulee univ. Technol., 2003. 25 p. Режим доступа: <http://epubl.ltu.se/1402-1544/2003/30/LTU-DT-0330-SE.pdf>.

Ekerholm P., Oksanen L., Oksanen T. Long-term dynamics of voles and lemmings at the timberline and above the willow limit as a test of hypothesis on trophic interactions // Ecography, 2001. Vol. 24. P. 555-568.

Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 2003. Vol. 34. P. 487-515.

Gaines M.S., Robinson G.R., Diffendorfer J.E. et al. The effects of habitat fragmentation on small mammal populations. 1992. P. 875-885 // Wildlife 2001: Populations. Edit. McCullough D.R., Barret R.H. Elsevier Applied Science, London, U.K. Режим доступа: <http://people.biology.ufl.edu/rdholt/holtpublications/029.pdf>.

Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // Nature, 1993. Vol. 364. P. 232-235.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation? // Oecologia, 2002. Vol. 130. P. 259-266.

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia, 1985. Vol. 67. № 3. P. 394-402.

Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Ann. Zool. Fennici., 1985. Vol. 22. P. 221-227.

Henttonen H. Long-term dynamics of the bank vole *Clethrionomys glareolus* at Pallasjarvi, northern Finnish taiga // Pol. J. Ecol., 2000. Vol. 48. Suppl. P. 87-96.

Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // Oikos, 2004. Vol. 107. P. 376-392.

Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic // Acta theriol., 1996. Vol. 41. № 1. P. 1-34.

Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? // BioScience, 2004. Vol. 54. № 12. P. 1071-1079.

Korpimäki E., Oksanen L., Oksanen T. et al. Vole cycles and predation in temperate and boreal zones of Europe // J. of Anim. Ecol., 2005. Vol. 74. P. 1150-1159.

Krebs C.J. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 2011. Vol. 278. P. 481-489.

Krebs C.J. Population cycles revisited // J. Mammal., 1996. Vol. 77. № 1. P. 8-24.

Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res., 1974. Vol. 8. P. 267-399.

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. Anim. Ecol., 2006. Vol. 75. P. 340-349.

Lewontin R.C. On the measurement of relative variability // Syst. Zool., 1966. Vol. 15. № 2. P. 141-142.

Lidicker W.Z. Jr. The landscape concept: something old, something new // Landscape Approches in Mammalian Ecology and Conservation. Edited by W.Z. Jr. Lidicker. Minneapolis: University of Minnesota Press, 1995. P. 3-19.

Loman J. Small rodent population synchrony in western Sweden. Effects of landscape structure // Web Ecol., 2008. Vol. 8. P. 14-21.

Martinsson B., Hansson L., Angelstam P. Small mammal dynamics in adjacent landscapes with varying predator communities // Ann. Zool. Fenn., 1993. Vol. 30. P. 31-42.

Sandell M., Astrom M., Atlegrim O. et al. «Cyclic» and «non-cyclic» small mammal populations: an artificial dichotomy // Oikos, 1991. Vol. 61. P. 281-284.

Sherratt J.A., Smith M.J. Periodic travelling waves in cyclic populations: field studies and reaction-diffusion models // J. R. Soc. Interface, 2008. Vol. 5. № 22. P. 483-505.

Tkadlec E., Stenseth N.C. A new geographical gradient in vole population dynamics // Proc. Biol. Sci., 2001. Vol. 268. № 1476. P. 1547-1552.

Turchin P. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series analysis // Oikos, 1993. Vol. 68. № 1. P. 167-172.

Zub K., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., Bartoń K.A. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // Acta theriol., 2012. Vol. 57. № 3. P. 205-216.