

RESEARCH ARTICLES

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ОСОБЕННОСТИ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В МЕНЯЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ПРЕДГОРИЙ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (РОССИЯ)

Л. Е. Лукьянова^{1,*}, А. В. Бобрецов²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

*e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

²Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник, Россия

Поступила: 12.08.2025. Исправлена: 22.12.2025. Принята к опубликованию: 02.02.2026.

Получены результаты многолетних исследований динамики численности населения двух совместно обитающих видов лесных полевок (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*) в ельнике зеленомошном, расположенном на плакоре предгорного района Печоро-Илычского природного государственного заповедника. Выявлено, что в сообществе лесных полевок этого местообитания впервые за три десятилетия (1995–2024 гг.) произошла смена доминирующих видов. Преобладающий по численности населения на протяжении длительного времени вид *Clethrionomys rutilus* «уступил» в 2012 г. доминирующий статус виду *Clethrionomys glareolus*, обилие которого резко возросло в 2013 г. В течение пятилетнего периода (2014–2018 гг.) в сообществе лесных полевок происходило выравнивание уровня значений численности двух видов. В дальнейшем после повторного короткого периода доминирования *Clethrionomys glareolus* (2019–2021 гг.) симпатрический вид *Clethrionomys rutilus* восстановил свой доминирующий статус. Обнаруженное перераспределение доминирования двух видов в сообществе лесных полевок ельника зеленомошного в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника связано с изменением микросредовых условий местообитаний грызунов. В период роста численности населения *Clethrionomys glareolus* выявлено статистически значимое увеличение площади покрытия участков травянистой растительностью и сокращение площади покрытия мхом, что является результатом опосредованного влияния климатических факторов.

Ключевые слова: *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, ельник зеленомошный плакорный, микросредовые характеристики, обилие, особо охраняемая природная территория, симпатрический вид

Введение

За последние десятилетия накоплен обширный материал по динамике численности населения многих видов мелких млекопитающих. Несмотря на огромное число работ по этой проблематике, закономерности изменений численности (обилия) разных видов до настоящего времени остаются недостаточно изученными (Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; Lidicker, 1988; Krebs et al., 2024). Это обусловлено сложностью и неоднозначностью протекания популяционных процессов и характером их взаимодействия со средой. Каждый вид отличается присущими ему особенностями популяционной динамики, которая складывается из внутривидовых (эндогенных) и внешних (экзогенных) факторов. Популяционные процессы тесно связаны с условиями среды обитания и биологическими особенностями самой популяции, ее потребностями и возможностями. В итоге взаимодействие внешних и внутренних факторов и формирует опре-

деленный тип динамики численности (Ивантер, 2005). Вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутривидовых регуляторных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов, остается дискуссионным (Окулова, Мыскин, 1973; Шилов, 1991; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; Lidicker, 1988; Boonstra et al., 1998; Boonstra & Krebs, 2006, 2012; Krebs et al., 2024).

Одним из важнейших, но трудноуловимых предикторов изменения численности животных, несомненно, является климат (Захаров и др., 2011; Deitloff et al., 2010; Boonstra et al., 2018; Krebs et al., 2019; Ylönen et al., 2019). Климатические факторы оказывают как прямое, так и опосредованное воздействие на динамику населения разных видов, в последнем случае через изменение условий местообитаний. Предполагается, что между климатом и численностью может существовать слабая связь, которая объясняется рядом неуставленных факторов, однако корреляция численности и климата

может быть выявлена в определенном временном интервале (Deitloff et al., 2010).

Представители рода *Clethrionomys* (далее также – лесные полевки) двух видов, *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779 и *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, в условиях совместного обитания имеют отличительные особенности, которые выражаются в их биотопических предпочтениях. Предпочтение разными видами определенных местообитаний значительно облегчает их существование (Rosenzweig, 1981). Особенно четко это выражено у видов, относящихся к одному биологическому типу, например, у семенных видов, к которым относятся *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus*.

Clethrionomys rutilus, являясь таежным видом (Формозов, 1948; Емельянова, Кадетова, 2012; Ивантер, 2018), считается индикатором крупных массивов хвойных лесов (Курхинен и др., 2006). В Печоро-Илычском заповеднике *Clethrionomys rutilus* обычен во всех ландшафтных районах, его численность увеличивается от равнины к горам (Бобрецов, 2016). В предгорной тайге Печоро-Илычского заповедника, где площадь благоприятных стадий для *Clethrionomys rutilus* значительно возрастает, средняя численность животных увеличивается почти в два раза по сравнению с равнинным участком. Коренными биотопами *Clethrionomys rutilus* в предгорьях Печоро-Илычского заповедника являются ельники зеленомошные и долгомошные.

В отличие от *Clethrionomys rutilus* симпатрический вид *Clethrionomys glareolus* тесно связан с неморальными формами растительности. Наиболее четко эта связь прослеживается в северных регионах. Например, отмечена значительная положительная корреляция между численностью населения *Clethrionomys glareolus* и влажными лесами с большой площадью травяного покрова (Ollsson et al., 2005). В Печоро-Илычском заповеднике коренными стадиями *Clethrionomys glareolus* являются травяные ельники. *Clethrionomys glareolus* встречается во многих местообитаниях, но наибольшее предпочтение отдает лесам с травянистой растительностью. Об этом, в частности, свидетельствуют показатели биотопической приуроченности и верности биотопу (Бобрецов, 2016).

Цель исследования – изучить особенности многолетней динамики численности лесных полевок *Clethrionomys rutilus* и *Clethrionomys glareolus* в зеленомошном плакорном ельнике предгорного района Печоро-Илычского заповед-

ника за период 1995–2024 гг., в течение которого произошла смена доминирования видов, и провести сравнительный анализ динамики микросредовой структуры их микроместообитаний. В ходе исследования предстоит проверить гипотезу: смена доминирования лесных полевок в зеленомошном ельнике является следствием изменения микросредовых условий местообитаний животных в результате опосредованного влияния климатических факторов.

Материал и методы

Исследования проводили в период 1995–2024 гг. в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника на левом берегу р. Печора (станция Гаревка Левобережная), на 6 км выше кордона Шежым-Печорский в ельнике зеленомошном, представляющим зональный (плакорный) тип темнохвойной тайги (рис. 1). В предгорном районе Печоро-Илычского заповедника преобладает темнохвойная тайга. Древесный ярус предгорных лесов представлен несколькими породами, и только в сравнительно редких случаях встречаются чистые насаждения, состоящие из какой-либо одной породы. Эти леса являются своеобразными форпостами сибирской темнохвойной полидоминантной тайги. Их отличительной чертой является преобладание сибирских видов в древостое и заметное участие этой группы растений в нижних ярусах наряду с широким распространением европейских видов, концентрирующихся, в основном, в травяном покрове и отчасти в подлеске. Значительную площадь предгорного района Печоро-Илычского заповедника занимают перестойные еловые леса (76%) с мощным развитием мохового покрова. Он сложен преимущественно обычными видами зеленых мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Polytrichum commune* Hedw.) и достигает в предгорных лесах 30–40 см. Такая «гипертрофия» мохового покрова в лесах является следствием высокой влажности на западных склонах Северного Урала и первобытности (девственности) самой тайги (Корчагин, 1940; Карпенко, 1980). В ландшафтном отношении предгорный район Печоро-Илычского заповедника представляет собой чередование грядовых возвышений (парм) и межгрядовых низин. Эти понижения – плакоры, представляющие собой водораздельные пологие равнины и плато, обычно являются наиболее устойчивыми экосистемами (Быков, 1983).



Рис. 1. Ельник зеленомошный плакорный предгорного района Печоро-Илычского заповедника (Россия), 2024 г.

Fig. 1. The upland green-moss spruce forest in the foothill area of the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia), 2024.

Изучали динамику населения представителей рода *Clethrionomys*, *C. rutilus* и *C. glareolus*. На территории Печоро-Илычского заповедника, отличительной особенностью которого является ландшафтная неоднородность, эти виды распределены неравномерно.

Для отлова и учета животных использовали стандартный метод ловушко-линий (Кучерук, 1952). В ельнике зеленомошном каждый год во второй половине лета выставляли линию из 100 ловушек-давилок на расстоянии 5 м друг от друга, экспозиция которых составляла пять суток. Каждая ловушка на протяжении всего периода исследований имела неизменный номер, благодаря которому идентифицировали места поимок животных (рис. 1). Проверку ловушек осуществляли ежедневно в утренние часы. Для оценки численности населения лесных полевок использовали стандартный индекс относительного обилия животных – число отловленных особей на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут.).

Ловушки на протяжении всего периода наблюдений размещали в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м², в которых четырежды за многолетний период наблюдений (2000 г., 2006 г., 2014 г., 2022 г.) проводили количественную оценку характеристик микросреды по 5 переменным согласно методики, предложенной в работе Буяльской и др. (1995). Оценивали в пределах квадратных площадок следующие микросредовые характеристики (переменные): площадь, покрытую моховой (МС), травянистой (НС) и кустарниковой (СS) растительностью. Также измеряли площадь лежащих стволов (валежа) (LC) в пределах микроучастков и подсчитывали число подроста древесных пород (AU). Наряду с этим визуально оценивали влажность

(HS) микроучастков по балльной системе: «0» – сухо, «1» – влажно, «2» – сыро. Описываемые площадки не перекрывались, а их число соответствовало числу ловушек. Таким образом, по выбранным нами для количественного анализа микросредовым факторам оценивали в основном кормозащитные и микроклиматические условия местообитаний мелких млекопитающих.

Статистический анализ

Для исследования временных (хронографических) отличий в изменчивости условий местообитаний лесных полевок проводили одномерный дисперсионный анализ микросредовых характеристик. Также использовали дискриминантный канонический анализ для выявления микросредовых переменных, вносящих наиболее весомый вклад в дискриминацию микросреды местообитаний лесных полевок в разные годы в зеленомошном ельнике Печоро-Илычского заповедника. Мощность дискриминации в модели оценивали по значениям Уилкса лямбды (Wilks Lambda) и частной лямбды Уилкса (Partial Lambda). Отметим, что нулевое значение лямбда Уилкса соответствует полной дискриминации признаков, и уточним, что чем меньше значение частной лямбды Уилкса, тем больше вклад в дискриминацию (Боровиков, 2003). При попарном межгодовом сравнении применяли непараметрический тест Манна-Уитни, а для выявления связи между микросредовыми характеристиками – непараметрический показатель корреляции Спирмена. Для изучения связи численного распределения животных с микросредовыми параметрами местообитаний использовали множественный регрессионный анализ со стандартизированными коэффициентами. Все используемые в работе методы многомерного статистического анализа выполнены в программе «Statistica 6.0» (модули «Основные статистики», «ANOVA», «Множественная регрессия», «Непараметрическая статистика»).

Результаты и обсуждение

Изменения численности лесных полевок верхнепечорской тайги Печоро-Илычского заповедника носят циклический характер. Продолжительность циклов колеблется от 3 до 5 лет (Бобрецов, 2016). Для анализируемого временного ряда *Clethrionomys rutilus* (рис. 2) автокорреляционный анализ выявил значимую периодическую составляющую равную четырем годам ($r = +0.40$, $p < 0.05$). Такой тип популяционной динамики широко известен для мелких млекопитающих севера Евразии (Myers, 2018; Andreassen et al., 2021).

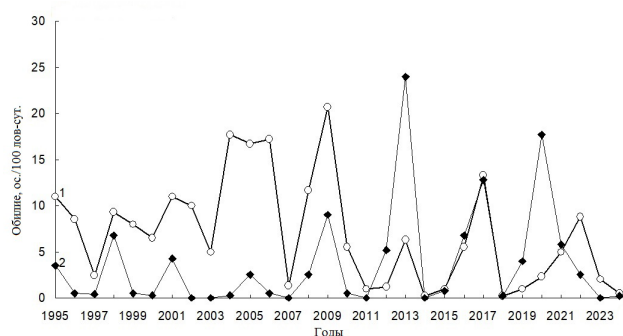


Рис. 2. Динамика обилия *Clethrionomys rutilus* (1) и *Clethrionomys glareolus* (2) в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника (Россия).

Fig. 2. Dynamics of *Clethrionomys rutilus* (1) and *Clethrionomys glareolus* (2) abundance in the green-moss spruce forest in the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia).

Неотъемлемым атрибутом циклических популяций является межвидовая синхронность в динамике их численности (Korpmaki et al., 2004). В течение 30 лет в ельнике зеленомошном предгорного района Печоро-Илычского заповедника соотношение видов лесных полевок и синхронность динамики их численности в разные временные периоды значительно различались. На протяжении довольно длительного времени (1995–2011 гг.) в уловах ежегодно доминировал вид *Clethrionomys rutilus*. Его доля в суммарных уловах лесных полевок составила в среднем 88.4%. Показатели обилия *Clethrionomys rutilus* в годы подъемов численности достигали 17.2–20.7 ос./100 лов-сут. *Clethrionomys glareolus* значительно уступал по этим показателям *Clethrionomys rutilus* (за исключением 1998 г.). Доля этого вида в суммарных отловах в среднем составляла 11.6%. Это объясняется тем, что для *Clethrionomys rutilus* ельники зеленомошные являются оптимальными местообитаниями; поэтому в них обилие вида, как правило, высокое (Губарь, 1974; Ревин, 1989; Вольперт, Шадрин, 2002; Бобрецов, 2016; Ивантер, 2018). Вид *Clethrionomys glareolus* тесно связан с травянистыми стадиями (Соколов, 1981; Olsson et al., 2005), в таежных моховых лесах встречается нечасто. Средние показатели численности *Clethrionomys rutilus* в ельнике зеленомошном предгорного района Печоро-Илычского заповедника составили 9.6 ос./100 лов-сут., *Clethrionomys glareolus* – 1.8 ос./100 лов-сут.

С 2012 г. в населении лесных полевок в еловых моховых лесах произошли значительные структурные изменения. На фазе подъема численности резко увеличилась численность *Clethrionomys glareolus*, показатели обилия которого в год пика (2013 г.) достигли 24.0 ос./100

лов-сут., а доля вида в уловах составила 79.2%. Он впервые стал доминирующим видом в этих местообитаниях. При этом уровень численности *Clethrionomys rutilus* существенно снизился (6.3 ос./100 лов-сут.) по сравнению с предыдущими годами. Эти структурные перестройки в населении зеленомошного ельника предгорного района Печоро-Илычского заповедника произошли на фоне синхронной динамики популяций обоих видов. В последующем популяционном цикле (2015–2018 гг.) видовое соотношение лесных полевок оказалось очень близким. Показатели обилия на разных фазах цикла практически совпадали. Доля *Clethrionomys rutilus* в среднем за эти годы составила 50.3%, *Clethrionomys glareolus* – 49.7%. Несмотря на уже начавшиеся процессы изменения в соотношении видов, их популяционная динамика с 1995 по 2018 гг. оставалась синхронной ($r = +0.40$, $p < 0.05$).

Самые значительные перестройки в населении лесных полевок ельника зеленомошного предгорного района Печоро-Илычского заповедника наблюдали в 2019–2024 гг. На фоне медленного роста численности *Clethrionomys rutilus* резко увеличилось обилие *Clethrionomys glareolus*. В результате пики численности видов разошлись по годам: у *Clethrionomys glareolus* он был зарегистрирован в 2020 г. (17.7 ос./100 лов-сут.), у *Clethrionomys rutilus* – в 2022 г. (8.8 ос./100 лов-сут.). В целом, в населении лесных полевок преобладал вид *Clethrionomys glareolus* (61.1%), и впервые наблюдалась асинхронность в популяционной динамике симпатрических видов.

Таким образом, в 2003–2023 гг. в населении лесных полевок ельников зеленомошных предгорного района Печоро-Илычского заповедника произошла смена доминирующих видов и нарушение в синхронности динамики их численности. Смену доминантов среди этой группы мелких млекопитающих отмечали и в других регионах. Например, в Лапландском заповеднике доминирующий здесь вид *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall, 1846) в некоторые годы уступал по обилию *Clethrionomys glareolus* (Кошкина, 1957; Катаев, 2021). Регулярную смену доминантов среди симпатрических видов может вызвать межвидовая конкуренция, которая заключается в том, что при уменьшении численности доминирующего вида плотность соподчиненного вида резко увеличивается (Кошкина, 1971). Видимо, этим можно объяснить асинхронность в динамике популяций лесных полевок в предгорном районе Печоро-Илыч-

ского заповедника в 2019–2024 гг. На фоне резкого спада численности доминирующего вида *Clethrionomys glareolus* возросли показатели обилия *Clethrionomys rutilus*.

В последние десятилетия в северных бореальных регионах у многих видов мелких млекопитающих нарушилась цикличность их популяционной динамики (Ims et al., 2008; Elmhagen et al., 2011; Sheftel & Yakushov, 2022). Выявлены разноплановые тренды в изменении численности разных видов. Постепенное снижение численности *Clethrionomys rutilus* и повышение обилия *Clethrionomys glareolus* зафиксировано в Удмуртии и на севере Архангельской области (Окулова и др., 1998, 2004), уменьшение обилия *Clethrionomys rutilus* в Карелии (Якимова, 2008). В Северной Америке в 1981–2007 гг. по сравнению с периодом 1883–1980 гг. отмечен значительный рост обилия *Peromyscus leucopus* (Rafinesque, 1818) (Myers et al., 2009).

Чаще всего изменения в динамике численности видов мелких млекопитающих связывают с глобальным потеплением климата (Krebs et al., 2019). Основными его последствиями, ведущими к нарушениям популяционной динамики разных видов, является трансформация среды обитания, изменение доступности пищи и выживаемости животных (Newman & Macdonald, 2015). Широкая трансформация местообитаний довольно быстро приводит к перестройкам видовой структуры мелких млекопитающих (Истомин, 2009; Лукьянова, 2015). В средней тайге Республики Коми в бассейне среднего течения р. Вычегды за короткий срок произошла смена доминантов: *Clethrionomys rutilus* была замещена *Clethrionomys glareolus* (Куприянова, 2014). Пусковым механизмом в этом случае явилось увеличение площади зарастающих вырубок (увеличение травянистых местообитаний).

Нарушения в популяционной динамике лесных полевок в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника в большей степени обусловлены незначительной трансформацией структуры этого местообитания (Bobretsov et al., 2017). Отмечено, что за 30-летний период наблюдений произошли количественные изменения на уровне микросредовых параметров. На основе количественных данных, полученных при описании характеристик микросреды, оценивающих кормозащитные условия обитания полевок в зеленомошном ельнике, мы провели сравнительный анализ в разные временные периоды – в 2000, 2006, 2014 и 2022 гг.

С помощью дисперсионного анализа выявлена хронографическая изменчивость микросредовых характеристик и обнаружены статистически высоко значимые временные отличия ($F = 19.31$, $df = 3$, $p < 0.001$). В результате попарного межгодового сравнения с применением непараметрического теста Манна-Уитни показано, что условия среды микроместообитаний лесных полевок по сравниваемым переменным значимо не отличались в 2000 и 2006 гг. В более поздний период, в 2014 г., микросредовая обстановка в местообитаниях животных изменилась по таким характеристикам, как площадь покрытия мхом, которая сократилась, и площадь покрытия травянистой растительностью и численность подроста, которые возросли. Данные сравниваемые микросредовые показатели имели статистически значимые отличия от переменных, оцененных в год предыдущего описания (2006 г.) (табл. 1).

Таким образом, по результатам описаний, проведенных в 2014 г., изменение площади покрытия мхом и травянистой растительностью имело противоположную направленность (рис. 3). По данным количественных описаний, проведенных в 2022 г., значения этих микросредовых переменных возросли. При этом изменение площади мха было незначительным, а площадь покрытия травой, в отличие от всех сравниваемых микросредовых переменных, характеризующих кормозащитные условия местообитаний лесных полевок, оказалась статистически значимой (табл. 1).

Известно, что важнейшим фактором, влияющим на распределение мхов по местообитаниям, является режим их увлажнения (Иванова, Исакова, 2019). Мы оценили связь характеристики, оценивающей площадь покрытия мхом, с влажностью микроучастков в зеленомошном ельнике в каждый отдельно для каждого года описания и обнаружили положительную статистически значимую связь этого параметра в 2000 и 2006 гг., т.е. до изменения площади мохового покрытия. Значения непараметрического коэффициента Спирмена (при $p < 0.05$) **равнялись 0.47 и 0.43 соответственно**. В 2014 г. связь площади покрытия мха с влажностью не выявлена, а в 2022 г. она оказалась статистически значимой и составила 0.44. Это может косвенно свидетельствовать о сокращении площади мха, поскольку ранее мох был встречен во влажных местообитаниях, в более поздний период на влажных участках его площадь сократилась.

Таблица 1. Результаты попарного сравнения по тесту Манна-Уитни средних значений микросредовых характеристик местообитаний лесных полевок (*Clethrionomys* spp.) в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника (Россия)
Table 1. Results of pairwise comparison using the Mann-Whitney test of average values of microenvironmental characteristics of red-backed vole (*Clethrionomys* spp.) habitats in green-moss spruce forest in the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia)

Переменная, условное обозначение	Год количественного описания			
	2000 г.	2006 г.	2014 г.	2022 г.
	$X \pm SE(S)$	$X \pm SE(S)$	$X \pm SE(S)$	$X \pm SE(S)$
Площадь покрытия мхом, MC	$8.06 \pm 0.2(2.0)$	$8.17 \pm 0.19(1.9)^{ns}$	$6.59 \pm 0.21(2.1)^*$	$6.96 \pm 0.77(7.7)^{ns}$
Площадь покрытия травой, HC	$3.02 \pm 0.16(1.6)$	$3.09 \pm 0.18(1.8)^{ns}$	$4.31 \pm 0.17(1.7)^*$	$6.36 \pm 0.56(5.6)^*$
Площадь покрытия кустарником, CS	$0.095 \pm 0.02(0.2)$	$0.12 \pm 0.03(0.3)^{ns}$	$0.08 \pm 0.02(0.2)^{ns}$	$0.08 \pm 0.03(0.3)^{ns}$
Численность подроста, AU	$2.61 \pm 0.24(2.4)$	$2.87 \pm 0.26(2.6)^{ns}$	$9.12 \pm 0.61(6.1)^*$	$9.63 \pm 0.68(6.8)^{ns}$

Примечание: X – среднее значение, SE – стандартная ошибка средней, S – стандартное отклонение; уровни значимости от нуля при попарном тестировании по Манна-Уитни средних значений по сравнению с предыдущим описанием: ns – недостоверно, * – $p < 0.01$.

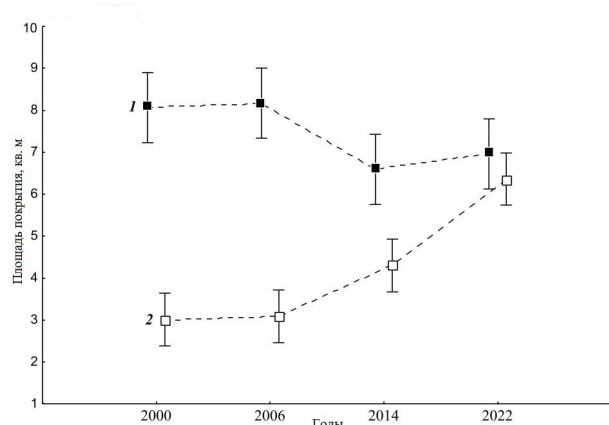


Рис. 3. Динамика значений площади покрытия микроучастков мхом (1) и травянистой растительностью (2) в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника (Россия).

Fig. 3. Dynamics of the area of coverage of microhabitats with moss (1) and herb (2) vegetation in the green-moss spruce forest in the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia).

Существенное увеличение численности подроста, которое отмечено нами в 2014 г. (табл. 1), может свидетельствовать о возрастании благоприятности условий местообитаний, в первую очередь, климатических. На уровне микроместообитаний такую связь выявить сложно, но по имеющимся данным, свидетельствующим об изменении климата на территории Печоро-Илычского заповедника, можно предположить, что на увеличение числа подроста положительно влияет температурный фактор. Показано, что на территории Печоро-Илычского заповедника наблюдалось отчетливое повышение средней температуры воздуха с 1965 по 2013 гг. Ее показатель за период с 1965 по 1999 гг. равнялся 0.9°C , а за период с 2000 по 2013 гг. уже $+0.4^{\circ}\text{C}$, т.е. превышение составило 1.3°C (Бобрецов, 2016; Бобрецов и др., 2018).

Для проведения дискриминантного канонического анализа на основании данных, полученных в результате попарного сравнения переменных микросреды местообитаний лесных полевок, с целью получения более контрастной сравнительной картины, мы исключили из анали-

за данные, полученные в 2014 г. В целом, была обнаружена высоко значимая дискриминация микросредовых переменных (Уилкса лямбда = 0.40, $F = 33.54$, $p < 0.0001$), в наибольшей степени отличия выявились по первой дискриминантной канонической функции DCF 1 (рис. 4).

При анализе вклада каждой переменной в дискриминацию микросредовых условий в разные годы по значениям статистик лямбда Уилкса и частной лямбда Уилкса выявлено, что переменная HC (покрытие травянистой растительностью) дает наибольший вклад. Несколько ниже, но также статистически значим вклад переменных AU (численность подроста) и MC (площадь покрытия мхом) (табл. 2). Таким образом, основными переменными, определяющими межгодовые отличия микросреды, оказались характеристики, оценивающие, в первую очередь, кормовые условия местообитаний лесных полевок.

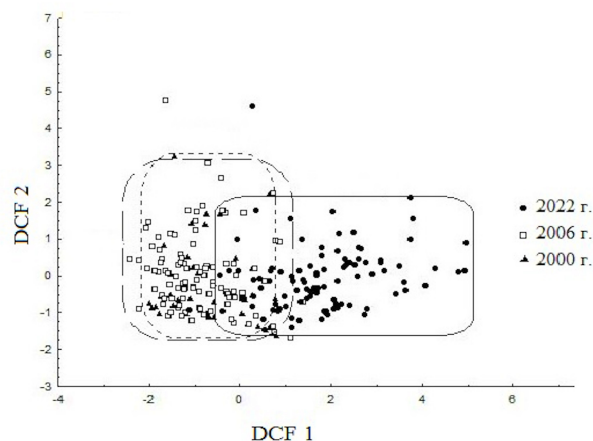


Рис. 4. Дискриминантный канонический анализ значений первой (DCF 1) и второй (DCF 2) дискриминантных канонических функций микросредовых характеристик (по пяти переменным) местообитаний лесных полевок (*Clethrionomys* spp.) в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника (Россия).

Fig. 4. Canonical discriminant analysis of the values of the first (DCF 1) and second (DCF 2) discriminant canonical functions of microenvironmental characteristics, based on five variables, of red-backed vole (*Clethrionomys* spp.) habitats in the green-moss spruce forest in the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia).

Годы количественного описания микро-средового окружения лесных полевоек отличались по уровню численности населения симпатрических видов. 2000 г. характеризовался средней численностью *Clethrionomys rutilus* и низким обилием *Clethrionomys glareolus*; 2006 г. отличался высокой численностью *Clethrionomys rutilus* и низкой численностью *Clethrionomys glareolus*. В 2014 г. население *Clethrionomys rutilus* имело крайне низкий уровень обилия (0.2 ос./100 лов.-сут.), а в населении *Clethrionomys glareolus* наблюдалась глубокая депрессия (полное отсутствие животных в уловах). В 2022 г. оба вида имели средний уровень численности (рис. 2).

Известно, что связь численности полевоек с микросредовым окружением может отличаться при разном уровне обилия населения (Буяльская и др., 1995). Для проведения регрессионного анализа с целью выявления связи численности лесных полевоек с переменными микросреды в годы, отличающиеся по уровню обилия двух видов, мы условно приняли следующие значения: < 6.5 ос./100 лов.-сут. – низкая численность (min); > 6.5 ос./100 лов.-сут. < 10.0 ос./100 лов.-сут. – средняя численность (med); > 10.0 ос./100 лов.-сут. – высокая численность (max). Результаты регрессионного анализа приведены в табл. 3 и табл. 4.

Таблица 2. Результаты дискриминантного канонического анализа микросредовых характеристик местообитаний лесных полевоек (*Clethrionomys* spp.) в ельнике зеленомошном Печоро-Илычского заповедника (Россия)

Table 2. Results of canonical discriminant analysis of microenvironmental characteristics of red-backed vole (*Clethrionomys* spp.) habitats in the green moss spruce forest of the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia)

Переменная (n = 300)	Уилкса лямбда	Частная лямбда	F (2, 293)	p-уровень
MC	0.57	0.71	60.73	< 0.0001
HC	0.62	0.66	76.69	< 0.0001
CS	0.40	0.99	0.29	> 0.05
LC	0.41	0.99	1.14	> 0.05
AU	0.58	0.69	65.34	< 0.0001

Примечание: MC – площадь покрытия мхом, HC – площадь покрытия травой, CS – площадь покрытия кустарником, LC – площадь валежа, AU – численность подроста.

Таблица 3. Значения стандартизованных коэффициентов регрессии численности *Clethrionomys rutilus* на микросредовые факторы в годы с разным уровнем численности вида в зеленомошном ельнике Печоро-Илычского заповедника (Россия)

Table 3. Values of standardised regression coefficients of *Clethrionomys rutilus* abundance to the microenvironmental factors in the years of quantitative description in the green-moss spruce forest of the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia)

Коэффициент регрессии, β	Год (уровень обилия)			
	2000 г.(med)	2006 г.(max)	2014 г.(min)	2022 г.(med)
β_{MC}	ns	ns	ns	ns
β_{HC}	ns	ns	ns	ns
β_{CS}	ns	ns	ns	ns
β_{LC}	0.20*	0.19*	ns	0.31**
β_{AU}	ns	ns	ns	ns
β_{HS}	-0.33**	-0.31**	ns	ns

Примечание: Уровни значимости статистик от нуля: ns – недостаточно; * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. Условные обозначения микросредовых факторов: MC – площадь покрытия мхом, HC – площадь покрытия травой, CS – площадь покрытия кустарником, LC – площадь валежа, AU – численность подроста, HS – влажность.

Таблица 4. Значения стандартизованных коэффициентов регрессии численности *Clethrionomys glareolus* на микросредовые факторы в годы с разным уровнем численности вида в зеленомошном ельнике Печоро-Илычского заповедника (Россия)

Table 4. Values of standardised regression coefficients of *Clethrionomys glareolus* abundance to the microenvironmental factors in the years of quantitative description in the green-moss spruce forest in the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia)

Коэффициент регрессии, β	Год (уровень обилия)			
	2000 г.(min)	2006 г.(min)	2013 г.(max)	2022 г.(med)
β_{MC}	-0.34**	-0.23*	-0.25*	ns
β_{HC}	ns	ns	ns	ns
β_{CS}	ns	0.33**	ns	0.23*
β_{LC}	ns	ns	ns	ns
β_{AU}	ns	ns	ns	ns
β_{HS}	ns	ns	ns	ns

Примечание: Уровни значимости статистик от нуля: ns – недостаточно; * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. Условные обозначения микросредовых факторов: MC – площадь покрытия мхом, HC – площадь покрытия травой, CS – площадь покрытия кустарником, LC – площадь валежа, AU – численность подроста, HS – влажность.

В 2014 г. особи вида *Clethrionomys glareolus* в уловах отсутствовали. Поэтому мы привели значения регрессионных коэффициентов, показывающих связь показателя численности данного вида с микросредовыми параметрами в год максимального уровня его населения (2013 г.), что вполне допустимо (табл. 4). Отмечено, что в отдельных случаях возможна экстраполяция данных количественного описания характеристик микросреды на ближайший год (Буяльская и др., 1995), в нашем случае год, предшествующий году описания.

Судя по значениям регрессионных коэффициентов, особи *Clethrionomys rutilus* при среднем и высоком уровне предпочитают микроместообитания с хорошими защитными условиями (наличие валежа) и «избегают» увлажненные участки (табл. 4). Население вида *Clethrionomys glareolus* при низком и среднем уровне обилия предпочитает местообитания с кустарниковой растительностью, а в год высокой численности, так же как и при низком уровне обилия особи «избегают» участки с моховой растительностью (табл. 4). Таким образом, выявленная отрицательная связь обилия *Clethrionomys glareolus* с микросредовой характеристикой, оценивающей покрытие участков мхом, может косвенно служить подтверждением роста численности вида при изменении условий местообитаний, в частности, сокращении площади мха в ельнике зеленомошном.

Заключение

Анализируя полученные в ходе проведенного исследования данные, можно утверждать, что изменение условий местообитаний лесных полевков является результатом опосредованного влияния внешних климатических факторов. Расширение площади травянистой растительности на фоне уменьшения площади мха может свидетельствовать о снижении степени «таежности» зеленомошного ельника, причина которого объясняется, в первую очередь, влиянием температурного фактора. Таким образом, результаты проведенного исследования подтверждают выдвинутую гипотезу: смена доминирования лесных полевков в зеленомошном ельнике является следствием изменения микросредовых условий местообитаний животных в результате опосредованного влияния климатических факторов.

Полученные результаты многолетних исследований динамики обилия мелких млекопитающих на примере симпатрических видов *Clethrionomys rutilus* и *Clethrionomys glareolus*, а также динамики характеристик их микросредо-

вого окружения позволяют констатировать важность комплексного экологического подхода. Необходимо наряду с проведением популяционного анализа совместно обитающих видов мелких млекопитающих, являющихся незаменимым звеном в пищевой цепи природных экосистем, количественно оценивать характеристики местообитаний животных с учетом влияния внешних климатических факторов.

Благодарности

Отлов животных произведен в соответствии с методикой летального отлова наземных мелких млекопитающих, одобренной комиссией по биоэтике Института экологии растений и животных УрО РАН (Протокол №14 от 12.05.2023 г.). Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Литература

- Бобрецов А.В. 2016. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 381 с.
- Бобрецов А.В., Смирнов Н.С., Тертица Т.К. 2018. Фенологические реакции растений и животных на изменчивость климата в Северном Предуралье (Печоро-Ильчский заповедник) // Летопись природы России: фенология. Великие Луки. С. 36–42.
- Боровиков В. 2003. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. СПб: Питер. 688 с.
- Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. 1995. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. №1. С. 35–45.
- Быков Б.А. 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 216 с.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г. 2002. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука. 246 с.
- Губарь Ю.П. 1974. Стации красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) Онежского полуострова // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина. С. 174–189.
- Емельянова Л.Г., Кадетова А.А. 2012. Биотопический спектр красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) в периферических частях ареала // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск. С. 98.
- Жигальский О.А. 2002. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 81(9). С. 1078–1106.
- Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. 2011. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. Т. 131(5). С. 435–439.
- Иванова Е.И., Исакова В.Г. 2019. Распределение мхов по типам местообитаний в зависимости от режима увлажне-

- ния в растительных сообществах Восточной Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. Т. 24(3). С. 112–119. DOI: 10.31242/2618-9712-2019-24-3-9
- Ивантер Э.В. 2005. Популяционные факторы динамики рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. С. 48–63.
- Ивантер Э.В. 2018. Очерки популяционной экологии млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Товарищество научных изданий КМК. 770 с.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А. 2000. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоологический журнал. Т. 79(8). С. 976–989.
- Истомин А.В. 2009. Некоторые реакции биоты на изменение климата в лесных ландшафтах Каспийско-Балтийского водораздела // Вестник Российского государственного университета им. И. Канта. Вып. 7. С. 15–22.
- Карпенко А.С. 1980. Камско-Печорско-Западноуральские темновойные леса // Растительность европейской части СССР. Ленинград. С. 96–98.
- Катаев Г.Д. 2021. Фауна и экология млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Лапландии. СПб.: Изд-во ВВМ. 437 с.
- Корчагин А.А. 1940. Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 2. С. 1–416.
- Кошкина Т.В. 1957. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. Вып. 5. М.: Изд-во Московского ун-та. С. 3–65.
- Кошкина Т.В. 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюллетень МОИП. Т. 76(1). С. 3–14.
- Куприянова И.Ф. 2014. Перестройки в сообществах мелких млекопитающих на севере равнинной и предгорной тайги // Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников. Вып. 2. Киров: Старая Вятка. С. 82–88.
- Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Кучерук В.В. 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. С. 9–45.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А. 1973. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоологический журнал. Т. 52(12). С. 1849–1860.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д., Копылова Л.Ф. 1998. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полевок в Удмуртии // Циклы природы и общества. Ставрополь: Изд-во Ставропольский государственный университет. Ч. 2. С. 208–210.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. 2004. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования. Санкт-Петербург. Т. 5. С. 33–47.
- Ревин Ю.В. 1989. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука. 321 с.
- Соколов В.Е. (ред.). 1981. Европейская рыжая полевка. М.: Наука. 352 с.
- Формозов А.Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. (К вопросу о факторах, определяющих движение численности Micromammalia в северных лесах) // Фауна и экология грызунов. Вып. 3. М.: МОИП. С. 3–110.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. 2004. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.
- Шилов И.А. 1991. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. С. 151–172.
- Якимова А.Е. 2008. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Пенза: Изд-во ПГПУ. Ч. 2. С. 306–308.
- Andreassen H.P., Sundell J., Ecker F., Halle S., Haapakoski M., Henttonen H., Huitu O., Jacob J., Johnsen K., Koskela E., Luque-Larena J.J., Lecomte N., Leirs H., Mariën J., Neby M., Rätti O., Sievert T., Singleton G.R., van Cann J., Broecker B.V., Ylönen H. 2021. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve // Oecologia. Vol. 195(3). P. 601–622. DOI: 10.1007/s00442-020-04810-w
- Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Bykhovets N.M., Petrov A.N. 2017. Impact of climate change on population dynamics of forest voles (*Myodes*) in northern Pre-Urals: The role of landscape effects // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 10(3). P. 215–223. DOI: 10.1134/S1995425517030039
- Boonstra R., Boutin S., Jung T.S., Krebs C.J., Taylor S. 2018. Impact of rewilding, species introductions and climate change on the structure and function of the Yukon boreal forest ecosystem // Integrative Zoology. Vol. 13(2). P. 123–138. DOI: 10.1111/1749-4877.12288
- Boonstra R., Krebs C.J. 2006. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada // Journal of Animal Ecology. Vol. 75(6). P. 1269–1284. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01149.x
- Boonstra R., Krebs C.J. 2012. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // Oecologia. Vol. 168(3). P. 601–620. DOI: 10.1007/s00442-011-2120-z
- Boonstra R., Krebs C.J., Stenseth N.C. 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase // Ecology. Vol. 79(5). P. 1479–1488. DOI: 10.2307/176770
- Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R. 2010. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years // Journal of Mammalogy. Vol. 91(1). P. 193–199. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-267R.1
- Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. 2011. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics // Annales Zoologici Fennici. Vol. 48(3). P. 167–179. DOI: 10.5735/086.048.0305
- Ims R.A., Henden J.A., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 23(2). P. 79–86. DOI: 10.1016/j.tree.2007.10.010

- Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved? // *BioScience*. Vol. 54(12). P. 1071–1079. DOI:10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TROPICA]2.0.CO;2
- Krebs C.J., Boonstra R., Gilbert B.S., Kenney A.J., Boutin S. 2019. Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // *Integrative Zoology*. Vol. 14(6). P. 528–541. DOI: 10.1111/1749-4877.12397
- Krebs C.J., Kenney A.J., Gilbert B.S., Boonstra R. 2024. Long-term monitoring of cycles in *Clethrionomys rutilus* in the Yukon boreal forest // *Integrative Zoology*. Vol. 19(1). P. 27–36. DOI: 10.1111/1749-4877.12718
- Lidicker W.Z. 1988. Solving the Enigma of Microtine “Cycles” // *Journal of Mammalogy*. Vol. 69(2). P. 225–235. DOI: 10.2307/1381374
- Lukyanova L.E. 2015. Postcatastrophic successions of a rodent population // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 8(6). P. 687–694. DOI: 10.1134/S1995425515060104
- Myers J.H. 2018. Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 285(1875). Article: 20172841. DOI: 10.1098/rspb.2017.2841
- Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G., Haraminac A.P., Seto S.H. 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region // *Global Change Biology*. Vol. 15(6). P. 1434–1454. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01846.x
- Newman C., Macdonald D.W. 2015. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals // *Biodiversity Climate change impacts report card*. Technical paper. Oxford: University of Oxford. 46 p.
- Olsson G.E., White N., Hjältén J., Palo R.T., Ahlm C. 2005. Habitat factors associated with bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and concomitant hantavirus in northern Sweden // *Vector-Borne Zoonotic Diseases*. Vol. 5(4). P. 315–323. DOI: 10.1089/vbz.2005.5.315
- Rosenzweig M.L. 1981. A theory of habitat selection // *Ecology*. Vol. 62(2). P. 327–335. DOI: 10.2307/1936707
- Sheftel B., Yakushov V. 2022. Impacts of climate warming on terrestrial species in the middle Yenisei taiga // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 15(1). P. 1–10. DOI: 10.1134/S1995425522010073
- Ylönen H., Haapakoski M., Sievert T., Sundell J. 2019. Voles and weasels in the boreal Fennoscandian small mammal community: what happens if the least weasel disappears due to climate change? // *Integrative Zoology*. Vol. 14(4). P. 327–340. DOI: 10.1111/1749-4877.12388
- Bobretsov A.V. 2016. *Population ecology of small mammals in plain and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 381 p. [In Russian]
- Bobretsov A.V., Lukyanova L.E., Bykhovets N.M., Petrov A.N. 2017. Impact of climate change on population dynamics of forest voles (*Myodes*) in northern Pre-Urals: The role of landscape effects. *Contemporary Problems of Ecology* 10(3): 215–223. DOI: 10.1134/S1995425517030039
- Bobretsov A.V., Smirnov N.S., Tertitsa T.K. 2018. Phenological reactions of plants and animals to climate variability in the Northern Cis-Urals (Pechora-Ilych State Nature Reserve). In: *Chronicle of Nature of Russia: phenology*. Velikiye Luki. P. 36–42. [In Russian]
- Boonstra R., Boutin S., Jung T.S., Krebs C.J., Taylor S. 2018. Impact of rewilding, species introductions and climate change on the structure and function of the Yukon boreal forest ecosystem. *Integrative Zoology* 13(2): 123–138. DOI: 10.1111/1749-4877.12288
- Boonstra R., Krebs C.J. 2006. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada. *Journal of Animal Ecology* 75(6): 1269–1284. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2006.01149.x
- Boonstra R., Krebs C.J. 2012. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America. *Oecologia* 168(3): 601–620. DOI: 10.1007/s00442-011-2120-z
- Boonstra R., Krebs C.J., Stenseth N.C. 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology* 79(5): 1479–1488. DOI: 10.2307/176770
- Borovikov V. 2003. *STATISTICA. The art of data analysis on a computer: For professionals*. Saint Petersburg: Piter. 688 p. [In Russian]
- Buyalska G., Lukyanov O.A., Meszkowska D. 1995. Determinants of the local spatial distribution of the island population of the bank vole. *Ecologiya* 1: 35–45. [In Russian]
- Bykov B.A. 1983. *Ecological Dictionary*. Alma-Ata: Nauka. 216 p. [In Russian]
- Chernyavskiy F.B., Lazutkin A.N. 2004. *Cycles of lemmings and voles in the North*. Magadan: Institute of Biological Problems of the North FEB RAS. 150 p. [In Russian]
- Deitloff J., Falcy M.R., Krenz J.D., McMillan B.R. 2010. Correlating small mammal abundance to climatic variation over twenty years. *Journal of Mammalogy* 91(1): 193–199. DOI: 10.1644/08-MAMM-A-267R.1
- Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg J. 2011. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 48(3): 167–179. DOI: 10.5735/086.048.0305
- Emelyanova L.G., Kadetova A.A. 2012. Biotopic spectrum of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) in the peripheral parts of its range. In: *Current problems of modern theriology*. Novosibirsk. P. 98. [In Russian]
- Formozov A.N. 1948. Small rodents and insectivores of the Sharya district of the Kostroma Region in 1930–1940. (On issue of factors determining the movement of Micromammalia number in northern forests). In: *Fauna and Ecology of Rodents*. Vol. 3. Moscow: Moscow Society of Naturalists. P. 3–110. [In Russian]

References

Andreassen H.P., Sundell J., Ecke F., Halle S., Haapakoski M., Henttonen H., Huitu O., Jacob J., Johnsen K., Koskela E., Luque-Larena J.J., Lecomte N., Leirs H., Mariën J., Neby M., Rätti O., Sievert T., Singleton G.R., van Cann J., Broecke B.V., Ylönen H. 2021. Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia* 195(3): 601–622. DOI: 10.1007/s00442-020-04810-w

- Gubar Yu.P. 1974. Stations of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) of the Onega Peninsula. In: *Fauna and Animal Ecology*. Moscow: Lenin Moscow State Pedagogical Institute. P. 174–189. [In Russian]
- Ims R.A., Henden J.A., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 79–86. DOI: 10.1016/j.tree.2007.10.010
- Istomin A.V. 2009. Some reactions of biota to climate change in forest landscapes of the Caspian-Baltic watershed. *Vestnik of Immanuel Kant Russian State University* 7: 15–22. [In Russian]
- Ivanova E.I., Isakova V.G. 2019. The distribution of mosses in habitat types depending from moisture in the vegetation communities of the Eastern Yakutia. *Arctic and Subarctic natural resources* 24(3): 112–119. DOI: 10.31242/2618-9712-2019-24-3-9 [In Russian]
- Ivanter E.V. 2005. Population factors controlling abundance dynamics in *Clethrionomys glareolus* at the northern limit of its range. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 7: 48–63. [In Russian]
- Ivanter E.V. 2018. *Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the habitat*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 770 p. [In Russian]
- Ivanter E.V., Zhigalskii O.A. 2000. Analyzing mechanisms controlling number dynamics in *Clethrionomys glareolus* at the northern limit of its range. *Zoologicheskii Zhurnal* 79(8): 976–989. [In Russian]
- Karpenko A.S. 1980. Kama-Pechora-Western Ural dark coniferous forests. In: *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad. P. 96–98. [In Russian]
- Kataev G.D. 2021. *Fauna and Ecology of Mammals (Rodentia, Insectivora) of Lapland*. St. Petersburg: VVM. 437 p. [In Russian]
- Korchagin A.A. 1940. Vegetation of the northern half of the Pechora-Ilych State Nature Reserve. *Proceedings of the Pechora-Ilych State Nature Reserve* 2: 1–416. [In Russian]
- Korpimäki E., Brown P.R., Jacob J., Pech R.P. 2004. The puzzles of population cycles and outbreaks of small mammals solved?. *BioScience* 54(12): 1071–1079. DOI: 10.1641/0006-3568(2004)054[1071:TROPCA]2.0.CO;2
- Koshkina T.V. 1957. Comparative ecology of red voles in the northern taiga. In: *Fauna and Ecology of Rodents*. Moscow: Moscow State University. Vol. 5. P. 3–65. [In Russian]
- Koshkina T.V. 1971. Interspecific competition in rodents. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 76(1): 3–14. [In Russian]
- Krebs C.J., Boonstra R., Gilbert B.S., Kenney A.J., Boutin S. 2019. Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest. *Integrative Zoology* 14(6): 528–541. DOI: 10.1111/1749-4877.12397
- Krebs C.J., Kenney A.J., Gilbert B.S., Boonstra R. 2024. Long-term monitoring of cycles in *Clethrionomys rutilus* in the Yukon boreal forest. *Integrative Zoology* 19(1): 27–36. DOI: 10.1111/1749-4877.12718
- Kucheruk V.V. 1952. Quantitative accounting of the most important species of harmful rodents and shrews. In: *Methods for recording the abundance and geographic distribution of terrestrial vertebrates*. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 9–45. [In Russian]
- Kupriyanova I.F. 2014. Reorganisations in communities of small mammals in the north of the lowland and foothill taiga. In: *Scientific Research as a Basis for the Protection of Natural Complexes in Nature Reserves*. Vol. 2. Kirov: Staraya Vyatka. P. 82–88. [In Russian]
- Kurhinen J.P., Danilov P.I., Ivanter E.V. 2006. *Mammals of Eastern Fennoscandia under conditions of anthropogenic transformation of taiga ecosystems*. Moscow: Nauka. 208 p. [In Russian]
- Lidicker W.Z. 1988. Solving the Enigma of Microtine “Cycles”. *Journal of Mammalogy* 69(2): 225–235. DOI: 10.2307/1381374
- Lukyanova L.E. 2015. Postcatastrophic successions of a rodent population. *Contemporary Problems of Ecology* 8(6): 687–694. DOI: 10.1134/S1995425515060104
- Myers J.H. 2018. Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285(1875): 20172841. DOI: 10.1098/rspb.2017.2841
- Myers P., Lundrigan B.L., Hoffman S.M.G., Haraminac A.P., Seto S.H. 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region. *Global Change Biology* 15(6): 1434–1454. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01846.x
- Newman C., Macdonald D.W. 2015. The Implications of climate change for terrestrial UK Mammals. In: *Biodiversity Climate change impacts report card. Technical paper*. Oxford: University of Oxford. 46 p.
- Okulova N.M., Myskin A.A. 1973. To assess the importance of various factors in the population dynamics of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*). *Zoologicheskii Zhurnal* 52(12): 1849–1860. [In Russian]
- Okulova N.M., Bernshtein A.D., Kopylova L.F. 1998. Trends, cycles and factor effects in the dynamics of forest vole populations in Udmurtia. In: *Cycles of Nature and Society*. Stavropol: Stavropol State University. Vol. 2. P. 208–210. [In Russian]
- Okulova N.M., Kupriyanova I.F., Sivkov A.V. 2004. Dynamics of the number of small mammals in the Pinezhsky State Nature Reserve. Report 2. Wood Voles. In: *Theriological Research*. Vol. 5. St. Petersburg. P. 33–47. [In Russian]
- Olsson G.E., White N., Hjältén J., Palo R.T., Ahlm C. 2005. Habitat factors associated with bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and concomitant hantavirus in northern Sweden. *Vector-Borne Zoonotic Diseases* 5(4): 315–323. DOI: 10.1089/vbz.2005.5.315
- Revin Yu.V. 1989. *Mammals of Southern Yakutia*. Novosibirsk: Nauka. 321 p. [In Russian]
- Rosenzweig M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62(2): 327–335. DOI: 10.2307/1936707
- Sheftel B., Yakushov V. 2022. Impacts of climate warming on terrestrial species in the middle Yenisei taiga. *Contemporary Problems of Ecology* 15(1): 1–10. DOI: 10.1134/S1995425522010073
- Shilov I.A. 1991. Population dynamics and population cycles. In: *Structure of populations in mammals*. Moscow: Nauka. P. 151–172. [In Russian]
- Sokolov V.E. (Ed.). 1981. *European red-backed vole*. Moscow: Nauka. 352 p. [In Russian]

- Volpert Ya.L., Shadrina E.G. 2002. *Small Mammals of Northeastern Siberia*. Novosibirsk: Nauka. 246 p. [In Russian]
- Yakimova A.E. 2008. The number and reproduction of rare species of small mammals in Karelia. In: *Biodiversity: Problems and Conservation Prospects*. Part 2. Penza: Penza State Pedagogical University. P. 306–308. [In Russian]
- Ylönen H., Haapakoski M., Sievert T., Sundell J. 2019. Voles and weasels in the boreal Fennoscandian small mammal community: what happens if the least weasel disappears due to climate change?. *Integrative Zoology* 14(4): 327–340. DOI: 10.1111/1749-4877.12388
- Zakharov V.M., Sheftel B.I., Dmitriev S.G. 2011. Climate change and population dynamics: possible consequences (with particular references to study of small mammals in Central Siberia). *Advances in Current Biology* 131(5): 435–439. [In Russian]
- Zhigalskii O.A. 2002. Analysis of population dynamics of small mammals. *Zoologicheskii Zhurnal* 81(9): 1078–1106. [In Russian]

FEATURES OF LONG-TERM POPULATION DYNAMICS OF THE RED-BACKED VOLES UNDER CHANGING BIOTOPIC CONDITIONS IN FOOTHILL AREAS OF THE PECHORA-ILYCH STATE NATURE RESERVE (RUSSIA)

Larisa E. Lukyanova^{1,*} , Anatoliy V. Bobretsov² 

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Russia*

**e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru*

²*Pechora-Ilych State Nature Reserve, Russia*

The results of long-term studies of the population dynamics of co-living species of red-backed voles (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*) in the foothill area of the Pechora-Ilych State Nature Reserve (Russia) under conditions of the green-moss spruce forest have been obtained. It was revealed that a change in dominance occurred in the red-backed vole community of this habitat over three decades (1995–2024). *Clethrionomys rutilus*, which had been the dominant species in terms of population for a long time, «gave way» in 2012 to its dominant status to the species *Clethrionomys glareolus*, the abundance of which increased sharply in 2013. Over the five-year period (2014–2018), the abundance of two species was equalised in the red-backed vole community. Subsequently, after the next observed short period of dominance of *Clethrionomys glareolus* (2019–2021), in 2022 *Clethrionomys rutilus* became again the dominant species. The discovered re-distribution of the dominance of both species in the green-moss spruce forest in the foothill region of the Pechora-Ilych State Nature Reserve was associated with changes under the microenvironmental conditions of the habitats. During the period of population growth of *Clethrionomys glareolus*, a statistically significant increase in the area covered by herb vegetation and a decrease in the area covered by moss was revealed, which is the result of the indirect influence of climatic factors.

Key words: abundance, *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, green-moss spruce forest, micro-habitat characteristics, Protected Area, sympatric species