

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
(на примере Дарвинского заповедника)**

Н. В. Пожидаева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: orientale86@yandex.ru*

Поступила в редакцию 05.02.13 г.

Особенности формирования фауны мелких млекопитающих северного побережья Рыбинского водохранилища (на примере Дарвинского заповедника). – Пожидаева Н. В. – Сравнивается фауна и динамика численности мелких млекопитающих (землеройки, мышевидные грызуны) лесных незатапливаемых биотопов и открытых биотопов зоны временного затопления (ЗВЗ) северного побережья Рыбинского водохранилища. По сравнению с другими регионами, в лесных биотопах средняя многолетняя относительная численность зверьков очень низка (2.7 особ./100 л-с), в то время как в ЗВЗ этот показатель значительно выше (10.9 ос/100 л-с). Возможные причины низкой численности в лесных биотопах – низкое качество лесов (в результате довоенных вырубок) и частичная изоляция популяций водами водохранилища. Помимо этого, существенное влияние на многолетние колебания численности как лесных, так и околоводных видов оказывает высокий уровень водохранилища. В целом это влияние отрицательно для *Microtus oeconomus* – доминанта ЗВЗ и положительно для *Clethrionomys glareolus* и *Sorex araneus* – доминантов лесных местообитаний. ЗВЗ играет важную роль в жизнедеятельности мелких млекопитающих всех местообитаний. При низком и среднем уровне воды она интенсивно заселяется как околоводными, так и лесными видами.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, Рыбинское водохранилище, Дарвинский заповедник, лесные биотопы, зона временного затопления.

Features of the development of small mammalian fauna in the northern shore of the Rybinskoye reservoir (with the Darvinsky reserve as an exaple). – Pozhidaeva N. V. – The biodiversity and abundance dynamics of small mammals (shrews and murine rodents) on the northern shore of the Rybinskoye water reservoir were studied. Forest habitats were compared with open habitats located in a periodically flooded area (PFA). In comparison with other localities with similar environmental conditions, the average relative abundance of small mammals in the forest habitats was very low (2.7 ind. per 100 trap/day), while in the PFA this characteristics was significantly higher (10.9 ind. per 100 trap/night). We assume the cause of this phenomenon to be the low quality of forest habitats (as a result of deforestations in the past) and the partial isolation of populations by the waters. Besides, the high level water could have a great impact on the abundance of small mammals in the habitats located in the PFA and forests. In general, this impact was negative for *Microtus oeconomus*, predominated in the PFA, and positive for *Clethrionomys glareolus* and *Sorex araneus*, which predominate in the forest habitats. So, the PFA plays an important role for small mammals of all types of habitats. During the low water period this area was populated by periaquatic species as well as by forest ones.

Key words: small mammals, Rybinskoye water reservoir, Darvinsky reserve, forest habitat, periodically flooded area.

ВВЕДЕНИЕ

Охрана окружающей среды и мониторинг изменений, происходящих в ней в результате антропогенного воздействия, – проблема, привлекающая в настоящее

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

время всеобщее внимание. В этой связи одной из актуальных задач экологии являются исследования, связанные с изучением трансформации различных компонентов природных комплексов под влиянием человека. Удобным объектом для подобных исследований являются мелкие млекопитающие (микромаммалия) – благодаря своим физиологическим особенностям они быстро реагируют на эти изменения путем увеличения или уменьшения численности и изменения видового состава. Несмотря на то, что микромаммалии – это один из наиболее «популярных» объектов зоологических исследований, факторы, определяющие динамику их численности и биотопическое распределение, очень многочисленны и по этой причине до сих пор недостаточно изучены.

Несомненный интерес представляют многолетние исследования фауны микромаммалий прибрежных территорий водохранилищ, где динамика природных процессов во многом определяется режимом водохранилища, уровень которого искусственно регулируется человеком.

Типичным примером такой территории является Дарвинский заповедник. Он располагается на северном побережье Рыбинского водохранилища. С востока, юга и запада заповедник окружен водой, занимая, таким образом, полуостров, образовавшийся после создания водохранилища.

Ключевая роль в функционировании многих групп живых организмов заповедника принадлежит зоне временного затопления: она занимает площадь около 200 км², а ширина ее на разных участках составляет от нескольких метров до 5 – 6 км (Шилов и др., 1973). Эта территория периодически осушается и затем снова затапливается согласно уровню воды в водохранилище. Размах колебаний воды достигает 4 м, в результате чего площадь незатопленных местообитаний, доступных для жизнедеятельности мелких млекопитающих, значительно изменяется из года в год и по сезонам.

Зона временного затопления как особый тип местообитаний мелких млекопитающих исследовалась на территории заповедника рядом авторов (Калецкая, 1953, 1957; Шилов и др., 1973 и др.). Кроме того, информация по экологии прибрежных популяций мышевидных грызунов содержится в неопубликованных отчетах заповедника. Однако со времени опубликования этих работ прошло много лет, а динамические процессы в биоценозах заповедника, находящиеся в зоне влияния водохранилища, продолжают до сих пор (Писанов, 2006).

Задачи работы включали описание видового состава и динамики численности мелких млекопитающих на постоянных учётных линиях заповедника, сравнение фауны микромаммалий лесных биотопов и зоны временного затопления, а также выявление факторов, оказывающих наибольшее влияние на динамику их численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Дарвинский государственный природный биосферный заповедник (58°40' с.ш.; 37°45' в.д.) расположен в подзоне южной тайги. Полуостров, на котором он расположен, является незатопленной частью Молого-Шекснинской низменности, большая часть которой оказалась под водой. Территория слагается из трех частей: постоянно незатопляемая территория, зона временного затопления и акватория.

Площадь суши составляет 672 км²; площадь акватории (вместе с зоной временного затопления) – 455 км². Преобладающими типами местообитаний незатопляемой части являются лесные, в том числе заболоченные, территории (70.4%) и болота (27%); поля и луга занимают незначительные площади (Проект..., 2010).

До организации на этой территории охранного режима коренные леса были значительно трансформированы в результате пожаров, рубок и выпаса домашних животных (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). Кроме того, на внешний облик современных лесных сообществ, находящихся в зоне влияния водохранилища (удалённостью до 200 м от уреза воды) большое влияние оказывает подтопление почвы водами водохранилища (Писанов, 2006). Участки условно коренных лесов сохранились лишь небольшими фрагментами. Наибольшие площади занимают сосняки (51%), в том числе заболоченные; березняки (14%) и ельники (4%) (Проект..., 2010). Растительный покров зоны временного затопления не является постоянным и определяется уровнем водохранилища: в многоводные годы здесь преобладают сообщества гигрофитов и гидрофитов, в маловодные – мезофитов и временников. В целом доминируют сообщества двукисточника тростниковидного, крупносочников и ивняков (Кутова, 1957; Самсонова, 1959).

Материалами для данной работы послужили результаты многолетних учётов мелких млекопитающих, проводимые сотрудниками заповедника (М. Л. Калецкой, Л. Ф. Тупицыной, Т. Ф. Каунихиной) в период 1977 – 2009 гг., представленные в «Летописи природы» Дарвинского заповедника, а также собственные исследования авторов статьи в 2010 – 2011 гг. Учёты проводились ловушками Геро дважды в год – весной (май) и осенью (сентябрь – октябрь). Ловушки со стандартной приманкой выставлялись через 5 м в линию на 3 суток. Длина учётных линий составила от 25 до 100 ловушек. Объем используемых материалов составил 90491 ловушко-суток (л-с) и 6540 зверьков. Учёты проводились на четырех линиях в незатопляемой части (сосняк-зеленомошник, ельник-зеленомошник, вырубка на месте сосняка-зеленомошника и сосняк травяно-сфагновый) и на одной линии в зоне временного затопления. Удаленность всех этих местообитаний от воды не превышает 1 км. При высоком уровне водохранилища в зоне временного затопления учеты не проводились. В 2011 г. проводилось сравнение хода сезонной динамики численности на участке зоны временного затопления, освободившейся от воды, и в березняке-черничнике, граничащим с ним. Ловушки в количестве 25 шт. на линию устанавливались параллельно в этих местообитаниях на одну ночь в мае, июле и сентябре. Во время учетов площадь освободившейся от воды прибрежной полосы измерялась при помощи GPS-навигатора и рулетки.

При оценке видового богатства биотопов использовали индекс видового разнообразия Симпсона. Для оценки влияния различных факторов на многолетнюю динамику численности мелких млекопитающих, за недостатком материала, рассмотрены только экзогенные факторы и оценено их влияние на динамику осенней численности. При анализе использовали коэффициент корреляции Пирсона – r . Данные по экзогенным факторам (продолжительность снежного периода, средняя высота снежного покрова за зимний период, среднемесячная температура воздуха с декабря по май, среднемесячное количество осадков в мае, июне – июле и в авгу-

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

сте, количество дней с уровнем водохранилища более 101.5 м с мая по сентябрь (здесь и далее – абсолютные показатели по балтийской системе), урожайность основных древесных и травянистых растений (по шкале Каппера) (ели, сосны, черники, брусники)) взяты из «Летописи природы» Дарвинского заповедника за соответствующий период.

Среди множества рассматриваемых факторов были выделены те, которые обнаруживали статистически значимую связь с динамикой осенней численности видов на уровне $p > 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на постоянных учётных линиях отловлено 13 видов мелких млекопитающих (таблица). Их относительная численность в лесных биотопах характеризуется весьма низкими показателями в течение всего периода исследований (рис. 1, а) и составляет в среднем 2.7 особ./100 л-с.

Видовой состав, численность (суммарные показатели за весенне-осенние учёты) и индексы доминирования мелких млекопитающих на постоянных учётных линиях за период 1977 – 2010 гг.

Виды	Сосняк-зеленомошник	Ельник-зеленомошник	Вырубка	Сосняк травяно-сфагновый	Зона временного затопления
Полёвка-экономка – <i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776	<u>0.02</u> 0.01	<u>0.07</u> 0.03	<u>0.05</u> 0.015	<u>0.21</u> 0.048	<u>4.97</u> 0.455
Обыкновенная бурозубка – <i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758	<u>0.49</u> 0.28	<u>0.89</u> 0.34	<u>1.18</u> 0.35	<u>1.76</u> 0.409	<u>3.46</u> 0.318
Рыжая полёвка – <i>Clethrionomys glareolus</i> Shreber, 1780	<u>1.14</u> 0.65	<u>1.41</u> 0.53	<u>1.56</u> 0.47	<u>0.23</u> 0.054	<u>1.33</u> 0.122
Малая бурозубка – <i>S. minutus</i> Linnaeus, 1766	<u>0.09</u> 0.05	<u>0.17</u> 0.06	<u>0.23</u> 0.07	<u>1.42</u> 0.33	<u>0.81</u> 0.075
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	<u>0.01</u> 0.005	–	<u>0.04</u> 0.012	<u>0.04</u> 0.01	<u>0.13</u> 0.012
Пашенная полёвка – <i>M. agrestis</i> Linnaeus, 1761	<u>0.01</u> 0.005	<u>0.09</u> 0.03	<u>0.15</u> 0.045	<u>0.37</u> 0.09	<u>0.06</u> 0.006
Кутора – <i>Neomys fodiens</i> Pennant, 1771	–	–	–	<u>0.16</u> 0.036	<u>0.05</u> 0.005
Водяная полёвка – <i>Arvicola terrestris</i> Linnaeus, 1758	–	<u>0.01</u> 0.003	<u>0.01</u> 0.004	<u>0.1</u> 0.021	<u>0.05</u> 0.004
Серая крыса – <i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769	–	–	–	–	<u>0.03</u> 0.002
Обыкновенная полёвка – <i>M. arvalis</i> Pallas, 1779	–	<u>0.02</u> 0.007	<u>0.03</u> 0.009	<u>0.01</u> 0.002	<u>0.006</u> –
Лесная мышь – <i>Sylvaemus uralensis</i> Pallas, 1811	–	–	<u>0.08</u> 0.025	–	<u>0.002</u> –
Лесная мышовка – <i>Sicista betulina</i> Pallas, 1779	–	–	–	–	<u>0.002</u> –
Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	–	–	–	–	<u>0.002</u> –
Всего	1.76	2.66	3.33	4.3	10.9

Примечание. В числителе – численность, особ./100 л-с, в знаменателе – индекс доминирования; жирным выделены индексы доминирования более 0.1.

Массовое заселение зверьками зоны затопления возможно только в годы с низким или средним уровнем водохранилища, когда большие площади высвобождаются от воды уже в июне – июле. В этой связи амплитуда колебаний численности по годам мелких млекопитающих в этом биотопе, по сравнению с незатопляемыми территориями, выражена более ярко (рис. 1, б). Средняя многолетняя численность мелких млекопитающих в зоне временного затопления значительно выше,

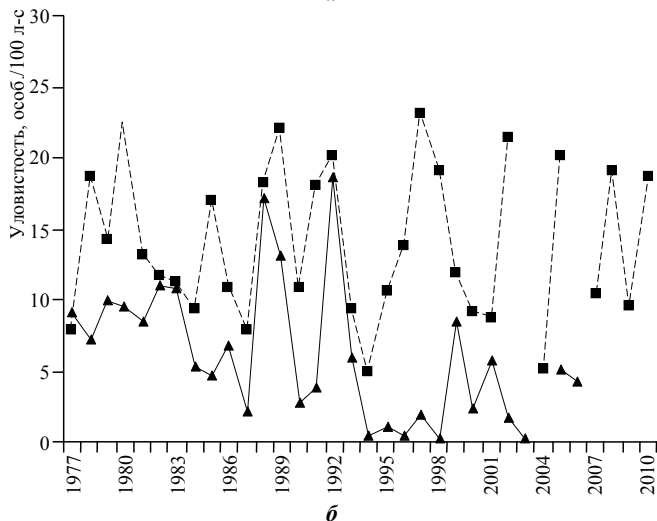
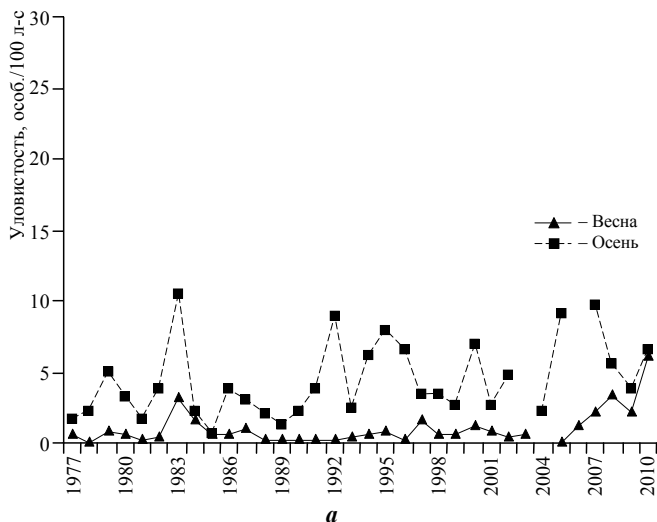


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих (особ./100 л-с): а – в лесных биотопах (обобщенные данные), б – в зоне временного затопления

чем в лесных биотопах (см. рис. 1, б; таблицу).

Абсолютным доминантом в *сосняке-зеленомошнике* выступает рыжая полёвка; в отдельные годы – обыкновенная бурозубка; в небольшом количестве также встречается малая бурозубка. Остальные виды отлавливались единично. Численность мелких млекопитающих в этом биотопе за весь период наблюдений не превысила 7 особ./100 л-с, а в среднем составила 1.8 особ./100 л-с (см. таблицу). Всего за 34 года наблюдений в *сосняке-зеленомошнике* отловлено 6 видов мелких млекопитающих. Индекс видовой разнообразия составляет 2.0.

Доминирующими видами в *ельнике-зеленомошнике* являются рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка; по сравнению с *сосняком-зеленомошником*, возрастает их средняя уловистость. Численность малой бурозубки по-

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

прежнему невелика. Возрастает доля в уловах пашенной полёвки и полёвки-экономки. Средняя численность зверьков здесь несколько выше, чем в предыдущем биотопе (2.7 особ./100 л-с); для этой территории характерна более выраженная амплитуда колебаний средней осенней численности – от 0 до 14.5 особ./100 л-с. Всего здесь отловлено 7 видов мелких млекопитающих. Видовое разнообразие, по сравнению с предыдущим биотопом, также выше (2.5).

На *вырубке* доминантами также являются рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка; рыжая полёвка достигает здесь максимальной численности. В некоторые годы в качестве содоминанта выступает и малая бурозубка; увеличивается численность пашенной полёвки и доля прочих видов в отловах. Начиная с 2007 г. здесь стала встречаться лесная мышь, ранее единично отлавливавшаяся только в зоне временного затопления; за последние несколько лет она вышла на первое место по численности среди мышевидных грызунов, а рыжая полёвка практически перестала отлавливаться. Средняя уловистость зверьков возрастает здесь до 3.3 особ./100 л-с, амплитуда колебаний осенней численности по годам, по сравнению с ельником-зеленомошником, выражена в меньшей степени – от 1 до 9 особ./100 л-с. Всего на вырубке отмечено 9 видов мышевидных грызунов и землероек; показатель видового разнообразия возрастает до 2.8.

Сосняк травяно-сфагновый по численности, видовому богатству и доминированию видов отличается от остальных лесных местообитаний. На протяжении практически всего периода исследований здесь абсолютно доминировали землеройки – обыкновенная и малая бурозубки; последняя достигает здесь максимальных показателей уловистости (рис. 2, з; таблица). Численность грызунов находится на постоянно низком уровне. Рыжая полёвка, доминирующая по численности в остальных лесных биотопах, занимает здесь только четвертое место после обыкновенной и малой бурозубок и пашенной полёвки. Встречаемость ее здесь такая же, как и полёвки-экономки, хотя последняя не является типичным лесным обитателем, а тяготеет к околородным открытым местообитаниям. Средняя уловистость мелких млекопитающих (4.3 особ./100 л-с) и размах их относительной численности (от 0 до 20.2 особ./100 л-с) достигают здесь максимальных значений среди всех лесных биотопов. Всего здесь отмечено 9 видов. Индекс видового разнообразия достигает наибольшего значения среди всех постоянных учётных линий и составляет 3.4.

В зоне временного затопления абсолютным доминантом является полёвка-экономка (рис. 2, д; таблица). В качестве содоминанта в отдельные годы выступает обыкновенная бурозубка, относительная численность которой достигает здесь максимальных значений. Начиная с 1994 г. в отловах значительно увеличилась доля рыжей полёвки. Ее средняя численность за весь период наблюдений по-прежнему незначительна и сопоставима с таковой в сосняках (1.3 особ./100 л-с), однако в отдельные годы возрастает до 18 особ./100 л-с. Из графика (см. рис. 2, д) видно, что начиная с этого периода значительно сократилась численность полёвки-экономки. Последние годы здесь, как и на вырубке, стала регулярно отлавливаться лесная мышь, ранее отмечавшаяся в этом биотопе единично.

Средняя уловистость мелких млекопитающих в зоне затопления достигает 10.9 особ./100 л-с; осенняя численность по годам меняется от 4.7 до 26.5 особ./

100 л-с. В данном местообитании зарегистрированы все виды, приведенные в таблице. Однако индекс видового разнообразия здесь несколько ниже, чем в сосняке травяно-сфагновом и составляет 3,0, поскольку некоторые виды отлавливались единично.

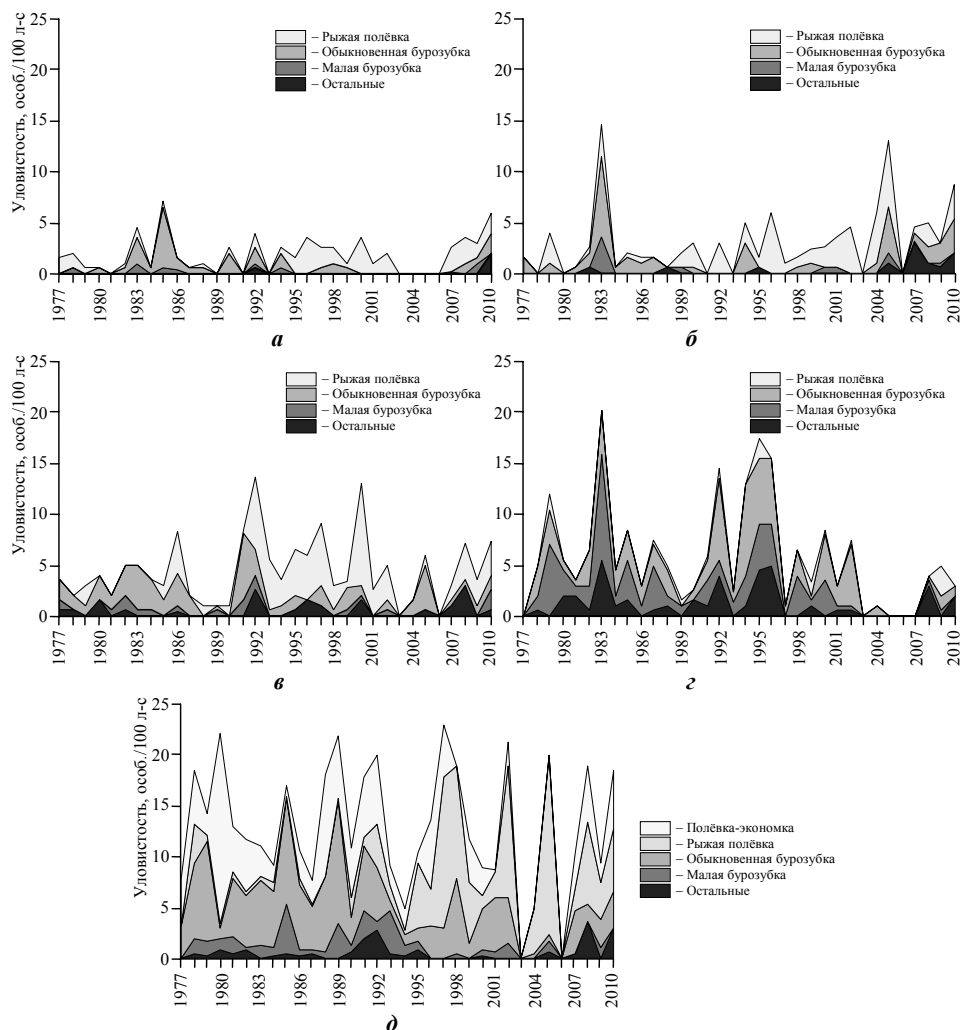


Рис. 2. Динамика осенней численности мелких млекопитающих на постоянных линиях: *а* – в сосняке-зеленомошнике; *б* – в ельнике-зеленомошнике; *в* – на вырубке; *г* – в сосняке травяно-сфагновом; *д* – в зоне временного затопления. В 2003 и в 2006 г. осенние учеты не проводились

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Несмотря на то, что на исследованном участке зоны временного затопления в целом отмечено наибольшее число видов и высокая численность многих из них, это местообитание, по классификации Н. П. Наумова (1936), следует считать стадией расселения: зверьки обитают здесь не постоянно, а откочевывают в лесные биотопы в периоды с высоким уровнем водохранилища (такая ситуация, однако, наблюдается не везде: по данным И. А. Шилова с соавторами (1973), на других участках зоны временного затопления, в период с высоким уровнем воды, полёвки-экономки заселяют заросли канареечника и осок по верхнему краю зоны временного затопления и возвышающиеся элементы рельефа). Общая картина многолетней динамики численности мелких млекопитающих здесь сходна с территориями, подвергшимися изменениям в результате антропогенного воздействия. Я. Л. Вольперт и Е. Г. Шадрина (2010), работавшие в Западной Якутии, отмечают, что флуктуации численности на таких участках отличаются более резкими перепадами численности и сопровождаются существенным изменением структуры сообществ, вплоть до смены доминантов. Так, в зоне временного затопления за весь период существования водохранилища, начиная с 1947 г., смена доминантов наблюдалась трижды (по результатам учётов М. Л. Калецкой, Л. Ф. Тупицыной, Т. Ф. Каунихиной): после затопления Молого-Шекснинской низменности сохранившиеся периодически затопляемые прибрежные участки вначале заселялись преимущественно обыкновенной полёвкой, а на некоторых участках – водяной крысой. Далее произошло замещение обыкновенной полёвки полёвкой-экономкой: вначале обыкновенная полёвка была вытеснена из зоны временного затопления на луга и другие открытые биотопы, затем этот вид, также как и водяная крыса, практически перестал отлавливаться, лишь изредка попадаясь в различных, в том числе лесных, биотопах. И, наконец, в настоящее время наблюдается резкое сокращение численности полёвки-экономки и увеличение численности рыжей полёвки (см. рис. 2, д).

Лесные же биотопы, несмотря на низкую продуктивность, следует относить, по классификации Н. П. Наумова (1936), к стадиям переживания, поскольку мелкие млекопитающие обитают здесь постоянно, с доминированием одних и тех же видов, сохраняя при этом низкую численность на протяжении практически всего периода исследований.

Осенняя численность рыжей полёвки меняется достаточно синхронно во всех биотопах, где этот вид выступает в качестве доминирующего или содоминирующего ($r = +0.46 - +0.65$). У обыкновенной бурозубки достоверная корреляция хода динамики осенней численности выявлена только для пары сосняк-зеленомошник и ельник-зеленомошник ($r = +0.42$); малая бурозубка обнаруживает сходные изменения численности для этой же пары биотопов ($r = +0.64$), а, кроме того, для популяций сосняка травяно-сфагнового с сосняком-зеленомошником ($r = +0.65$) и с ельником-зеленомошником ($r = +0.5$).

Все три вида обнаруживают сходную динамику численности в осенний период для пары сосняк-зеленомошник – ельник-зеленомошник. Численность землероек в зоне временного затопления меняется из года в год обособленно от таковой в лесных биотопах.

Рыжая полёвка и обыкновенная бурозубка – типичные виды фауны сосновых и еловых лесов таёжных регионов (Ивантер, 1975; Щипанов и др., 2010). Однако

третье – четвертое место по численности, наравне с малой бурозубкой, принадлежит средней бурозубке, которая на постоянных учётных линиях Дарвинского заповедника не была отловлена ни разу. Этот вид единично отлавливался только при проведении дополнительных учётов. Видимо, это связано с тем, что в результате вырубок, проводимых на этой территории в довоенные годы, лесные местообитания были сильно нарушены, и в настоящее время восстановительный процесс еще не завершен. Большая часть хвойных лесов заповедника характеризуется низким бонитетом (Проект..., 2010), а лесные биотопы, в которых проводятся постоянные учеты, практически не имеют завалов и мощной подстилки, необходимой для поддержания нормальной численности этого вида.

Как и в других регионах, колебания численности мелких млекопитающих территории исследований определяются комплексом факторов. Видимо, их сложность и многообразие являются причиной того, что ни один из видов-доминантов не показал строгой цикличности колебаний численности ни в одном из местообитаний (см. рис. 2). Другой причиной может быть низкая численность видов: так, Э. В. Ивантер (1975) отмечает, что при высокой и стабильной численности популяции ее изменения приобретают характер правильно чередующихся ритмов небольшой частоты и амплитуды. Но так себя ведут популяции, занимающие оптимум ареала. А лесные популяции исследуемой территории находятся в достаточно невыгодных условиях: с одной стороны, из-за плохих кормовых и защитных условий, а с другой – ввиду некоторой изоляции от других территорий водами водохранилища.

Нами была предпринята попытка оценить влияние различных экзогенных факторов на колебания осенней численности мелких млекопитающих района исследований.

Вторая половина осени – зима являются критическим периодом для выживаемости мелких млекопитающих (Ивантер, 1975; Жигальский, 1994). Для популяций Дарвинского заповедника выявлено влияние январских температур на численность обыкновенной бурозубки в сосняке-зеленомошнике ($r = +0.62$) и малой бурозубки в зоне временного затопления ($r = +0.66$). Кроме того, численность всех фоновых видов в разных местообитаниях показала отрицательную связь с продолжительностью снежного периода, однако коэффициент корреляции оказался достоверным только для рыжей полёвки в ельнике-зеленомошнике ($r = -0.43$).

Известно, какое влияние на численность мелких млекопитающих оказывает мощность снежного покрова (Попов, 1989; Чернышев и др., 1985), однако в нашем случае существенной взаимосвязи между этими показателями выявить не удалось. Вероятно, одной из причин является то, что за весь исследуемый период не наблюдалось зим с чередованием сильных оттепелей с полным таянием снежного покрова и морозов, в результате которых отмирает большая часть популяции микромаммалий.

Количество осадков в весенне-летние месяцы имеет отрицательную связь с осенней численностью видов. Для обыкновенной бурозубки в зоне временного затопления наибольшее отрицательное влияние имеет количество осадков в мае ($r = -0.39$); для рыжей полёвки в зоне временного затопления – количество осадков, выпадающих в июне – июле ($r = -0.42$), а в ельнике-зеленомошнике – в августе ($r = -0.52$).

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Уровень водохранилища определяет площадь зоны временного затопления, пригодной для обитания мелких млекопитающих. Этот показатель обнаруживает слабую связь с количеством выпадающих за месяц осадков, поскольку, как уже отмечалось выше, уровень водохранилища регулируется искусственно и поэтому рассматривается нами отдельно. Высокий уровень водохранилища в течение вегетационного периода является причиной вымирания и откочёвки зверьков с этой территории, а при высоком уровне в течение нескольких лет подряд численность околотовных видов, таких как полёвка-экономка, снижается практически до нуля и не восстанавливается в течение длительного периода. Такая ситуация наблюдалась последние десять лет, когда уровень водохранилища был выше среднего многолетнего и околотовные местообитания оставались затопленными на протяжении всего вегетационного периода. В результате в 2011 г. при низком уровне воды и большой площади незатопленных прибрежных местообитаний не было отловлено ни одной полёвки-экономки. Корреляция r численности полёвки-экономки и уровня водохранилища составила -0.48 .

Численность рыжей полёвки обнаружила слабую отрицательную связь с этим показателем во всех лесных местообитаниях. По-видимому, это связано с тем, что после затопления прибрежных территорий в течение весенне-летнего периода с последующим спадом воды в августе – начале сентября часть зверьков откочевывает из лесных биотопов в более богатую кормами зону временного затопления. Численность обыкновенной бурозубки обнаружила достоверную положительную связь с уровнем водохранилища для всех лесных биотопов, кроме сосняка травяно-сфагнового ($r = +0.33 - +0.44$). Вероятно, в годы с высоким уровнем зверьки откочевывают из зоны временного затопления в лесные биотопы, но, в отличие от рыжей полёвки, не возвращаются туда после спада воды, поскольку растительные корма в летний период значительной роли в их пищевом рационе не играют.

В 2011 г. особое внимание было уделено процессу заселения мелкими млекопитающими освобожденной от воды зоны затопления. В течение вегетационного периода уровень водохранилища был ниже среднего многолетнего, и зона затопления начала высвобождаться от воды уже в мае. Ширина осушенной полосы в месте, где проводились учёты, составила от 450 м^2 в мае до 58000 м^2 в сентябре. В мае уловистость мелких млекопитающих равнялась здесь 8 особ./100 л-н ; в июле – 12 особ./100 л-н ; в сентябре – 24 особ./100 л-н . Отлавливались рыжие полёвки, лесные мыши и обыкновенные бурозубки. Параллельно учёты проводились в границах с этим местообитанием березняке-черничнике; здесь за весь учётный период не было отловлено ни одной особи. При этом расстояние между линиями не превышало 150 м . В это же время численность мелких млекопитающих на постоянных линиях в лесных биотопах составила от 0 до 16 особ./100 л-н . В зоне затопления отлавливались типично лесные виды грызунов, что подтверждает важность этого местообитания для жизнедеятельности не только околотовных, но и лесных видов.

И, наконец, оценивалась связь численности рыжей полёвки как фонового вида среди мелких млекопитающих-потребителей растительных кормов лесных биотопов с урожайностью основных плодоносящих древесных и кустарничковых по-

род – сосны, ели, черники, брусники. Сосняки различных типов занимают более 73% от площади всех лесов заповедника, поэтому показатели урожайности сосны оказывают влияние не только на численность популяции рыжей полёвки лесных насаждений с преобладанием в древесном ярусе сосны ($r = +0.44$), но и других биотопов – в ельнике-зеленомошнике ($r = +0.44$) и в зоне временного затопления ($r = +0.53$). С урожайностью других пород численность рыжей полёвки статистически значимой корреляции не имеет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна и животное население микромаммалий Дарвинского заповедника имеет ряд отличий от других регионов со сходными природными условиями, что является следствием трансформации лесных местообитаний в результате масштабных вырубок в довоенные годы и воздействия водохранилища на весь комплекс представленных здесь местообитаний. Для Рыбинского водохранилища характерен длительный процесс формирования прибрежно-водной растительности, который влечет за собой изменения в фаунистическом составе мелких млекопитающих околородных территорий. Зона временного затопления играет существенную роль в жизнедеятельности многих видов мелких млекопитающих: в годы с низким уровнем эта территория быстро осваивается не только типичными обитателями открытых биотопов, но и лесными, такими как рыжая полёвка и лесная мышь. Колебательный режим водохранилища определяет доминирование тех или иных видов по годам в зоне временного затопления, численность околородных видов, а также влияет на динамику численности не только околородных, но и лесных популяций.

Зная планы регулирования уровня водохранилища, можно прогнозировать ход динамики численности фоновых видов грызунов и землероек в биотопах, находящихся в зоне влияния водохранилища.

Особую благодарность автор выражает доктору биологических наук А. В. Сурову за помощь при написании работы, а также кандидату биологических наук Н. М. Зеленецкому, доктору биологических наук, профессору Н. А. Щипанову и кандидату биологических наук Н. А. Завьялову за ценные замечания и консультации в проведении работ. Также автор благодарит лаборанта Дарвинского заповедника Л. Н. Зеленецкую за участие в полевых работах и всех сотрудников заповедника, чьи материалы были использованы в данной работе.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Президиума РАН «Живая природа».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г. Влияние техногенной трансформации таежных ландшафтов на сообщества мелких млекопитающих западной Якутии // Успехи современного естествознания. 2010. № 6. С. 58 – 63.

Жигальский О. А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50 – 60.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 247 с.

Калецкая М. Л. Фауна млекопитающих Дарвинского заповедника и ее изменение под влиянием водохранилища // Рыбинское водохранилище. М. : Изд-во МОИП, 1953. Ч. 1. С. 95 – 121.

Калецкая М. Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 7 – 78.

Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья (Дубняки, черноольшатники и ельники) // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 291 – 402.

Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957. Вып. 4. С. 403 – 466.

Наумов Н. П. Об особенностях стациального распределения мышевидных грызунов на юге Украины // Зоол. журн. 1936. Т. 15, вып. 4. С. 674 – 696.

Писанов В. С. Полувековая динамика сосняка ягодниково-зеленомошного заболочивающегося, произрастающего в зоне косвенного влияния водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Череповец, 2006. Вып. 16. С. 145 – 151.

Попов И. Ю. Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., 1989. С. 160 – 185.

Проект освоения лесов ФГУ «Дарвинский государственный природный биосферный заповедник». Борок, 2010. 71 с.

Самсонова Л. И. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда : Вологод. кн. изд-во, 1959. Вып. 5. С. 5 – 112.

Чернышев Н. В., Попов И. Ю., Шварц Е. А. Динамика численности, стациальное распределение мелких млекопитающих на Валдае и факторы, их определяющие // Млекопитающие в наземных экосистемах. М. : Наука, 1985. С. 100 – 125.

Шилов И. А., Калецкая М. Л., Ивашкина И. Н., Исаев И. С., Солдатова А. Н. Эколого-физиологическая характеристика островной и материковой популяций полевки-экономки в Дарвинском заповеднике // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1973. Вып. 11. С. 73 – 105.

Щипанов Н. А., Куницын А. В., Калинин А. А., Демидова Т. Б., Олейниченко В. Ю., Ляпина М. Г., Александров Д. Ю., Распопова А. А., Павлова С. В., Тумасьян Ф. А. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 799 – 806.