

УДК 599.363:599.323

doi: 10.31140/j.vestnikib.2020.3-4(214).1

**МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПЕЧОРСКАЯ ПИЖМА:  
СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ****А.В. Бобрецов***Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Якша  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар  
E-mail: avbobr@mail.ru*

**Аннотация.** Приведены результаты исследований населения мелких млекопитающих северной тайги Среднего Тимана (бассейн среднего течения р. Печорская Пижма, Усть-Цилемский район, Республика Коми). Учеты ловчими канавками в 2014–2020 гг. выявили 14 видов землероек и мелких грызунов. Основу населения Micromammalia составили три вида – *Sorex caecutiens* (28.1 %), *S. araneus* (25.7 %), *Myodes rutilus* (14.7 %). Соотношение видов в разных местообитаниях в зависимости от структуры растительности напочвенного покрова заметно различалось. Межвидовая синхронность в динамике популяций выражена сильнее у землероек, чем у полевок. В некоторые годы депрессия численности охватывает большинство видов мелких млекопитающих.

**Ключевые слова:** мелкие млекопитающие, структура населения, местообитания, динамика численности, Средний Тиман

**Введение**

К мелким млекопитающим (Micromammalia) традиционно относят землероек и мелких грызунов. Помимо небольших размеров их объединяют короткая продолжительность жизни, широкое распространение, зависимость от абиотических факторов, высокая скорость воспроизводства, резкие и масштабные колебания численности.

Население мелких млекопитающих формируется под влиянием целого ряда факторов, среди которых большое значение имеют положение территории относительно ареалов видов и ее ландшафтные особенности. Ландшафтная неоднородность территории оказывает сильное влияние на пространственное распределение мелких млекопитающих и формирование их численности (Manning, 2004; Cushman, 2010). Наиболее важными ландшафтными характеристиками являются состав и соотношение разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация (Tews, 2004; Thornton, 2011). Эти параметры в значительной степени определяют видовой состав мелких млекопитающих и их численность (Barrett, 1999).

В ландшафтном отношении Республика Коми очень неоднородна. Она расположена на территории двух физико-географических стран – Русской равнины и Уральской горной страны. В границах региона выделено 11 крупных физико-географических провинций (Физико-географическое ..., 1968), отличающихся по своим природным условиям.

Обширность территории, ее значительная ландшафтная гетерогенность являются причинами того, что население мелких млекопитающих региона в целом изучено слабо. К тому же, долгое время количественные учеты зверьков проводи-

ли здесь методом ловушко-линий (Турьева, 1977). Однако этот метод избирателен в отношении разных видов. В давилки отлавливаются виды, которые хорошо идут на хлебную приманку: это в основном лесные полевки (Шефтель, 2018), поэтому для изучения всего комплекса мелких млекопитающих данный метод малопригоден. Для этих целей более эффективно использование ловчих канавок.

В работе рассматриваются особенности структуры и динамики населения мелких млекопитающих бассейна среднего течения р. Печорская Пижма (Средний Тиман). Данные исследования в какой-то мере восполняют недостаток информации о распространении и численности землероек и полевок в регионе. Количественные учеты мелких млекопитающих с использованием ловчих канавок проведены для Тиманской провинции впервые.

**Материал и методы**

Работа выполнена на основе материалов, собранных в северной тайге на Среднем Тимане в бассейне среднего течения р. Печорская Пижма в урочище Каменный – 64°53' с.ш., 51°28' в.д. (Усть-Цилемский район Республики Коми). Данную местность в меридиональном направлении пересекает Каменноугольная гряда, самая восточная на Тимане. Гряда покрыта темнохвойными лесами, среди которых преобладают ельники кустарничково-зеленомошные. На склонах гряды в местах близкого залегания грунтовых вод произрастают травяные леса с большим участием ели (*Picea obovata* Ledeb.) и березы (*Betula pubescens* Ehrh.). Вдоль реки встречаются массивы лугов, на приречных террасах – вторичные леса (сосновые, березовые) пирогенного происхождения.

Численность мелких млекопитающих оценивали при помощи ловчих канавок. Длина каждой такой канавки составляла 50 м, ширина – 15–18 см, глубина – до 25–30 см. На дно вкапывали по пять конусов, которые на 1/3 заливали водой. Канавки открывали в третьей декаде августа на 10 дней. За показатель относительной численности принимали число зверьков, отловленных за 10 дней работы канавки (экз. на 10 кан.-сут.). Всего в районе исследований работали пять канавок, которые располагались в четырех местообитаниях – ельнике кустарничково-зеленомошном, березняке мелкотравно-зеленомошном, березняке высокотравном и на лугу разнотравном. В ельнике кустарничково-зеленомошном на гряде были вырыты две канавки, одна из них находилась недалеко от реки, а вторая в удалении от нее на 1.5 км. Данные по их отловам были объединены. Расстояние между крайними канавками достигало 2.5 км.

Численность многих видов землероек и полевок по годам сильно колеблется. В период депрессий обычно регистрируется небольшое число видов. Поэтому анализ, основанный на использовании лишь однолетних учетов, приводит к большим искажениям. Учитывая данное обстоятельство, учеты животных мы проводили в течение семи лет – с 2014 по 2020 г. За период работы отработано 265 кан.-сут., отловлено 1208 особей 14 видов.

По степени участия в суммарных уловах все виды были отнесены к нескольким группам: доминанты (10 % и более), обычные (3–9.9 %), редкие (1–2.9 %) и единичные (менее 1 %). Для оценки сходства структуры населения мелких млекопитающих разных местообитаний применяли кластерный анализ. Его проводили с использованием метрики Евклида, а группировку выполняли по методу Варда (Многомерный ..., 1999). Для выявления сопряженности в динамике численности видов применяли ранговую корреляцию Спирмена (величина критического уровня статистической значимости  $p = 0.05$ ). Это обусловлено тем, что распределение годовых показателей численности нередко отклоняется от нормального (проверку проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова) (Ивантер, 2011). Для характеристики обилия видов использовали следующие параметры: объем выборки (N), средняя численность вида за период наблюдений (M), колебания численности по годам (Min-max), а также индекс доминирования (D), отражающий отношение обилия вида к суммарному обилию всех видов (в %). Для вычислений применяли программный пакет Statistica 6.0 for Windows.

### Результаты и обсуждение

В бассейне среднего течения р. Печорская Пижма в уловах канавками отмечено 14 видов землероек и мелких грызунов (см. таблицу). Из мелких млекопитающих не зарегистрирована водяная полевка, которая здесь, видимо, обитает, но встречается очень редко. Она относительно обычна в окрестностях дер. Скитская (личные наблюдения), расположенной ниже по течению реки, в 34 км от места исследований.

Все виды широко распространены в регионе. Исключение составляет лишь тундрная бурозубка. Еще совсем недавно западную границу ее ареала проводили от низовий р. Печора через Большеземельскую тундру на Урал, где по западным склонам Приполярного и Северного Урала она спускалась к югу (Зайцев, 2014). Однако дальнейшие исследования выявили ее обитание в ряде равнинных районов северо-востока европейской части России (Бобрецов, 2016). Данный локалитет – еще одна новая точка распространения тундрной бурозубки, которая в таежной зоне региона является редким видом.

Суммарная численность мелких млекопитающих в урочище Каменный составила 45.6 экз. на 10 кан.-сут. Это несколько выше показателей для северной и средней тайги европейского Севера. Так, для Пинежского заповедника (Архангель-

**Показатели обилия мелких млекопитающих в северной тайге Среднего Тимана (август, экз. на 10 кан.-сут.)**

Вид	N*	M	Min-max	D (%)
Обыкновенная бурозубка ( <i>Sorex araneus</i> L.)	310	11.7	2.7–22.0	25.7
Равнозубая бурозубка ( <i>Sorex isodon</i> Turon)	21	0.8	0–2.6	1.7
Тундрная бурозубка ( <i>Sorex tundrensis</i> Merriam)	8	0.3	0–0.8	0.7
Средняя бурозубка ( <i>Sorex saecutiens</i> Laxmann)	339	12.8	4.2–28.4	28.1
Малая бурозубка ( <i>Sorex minutus</i> L.)	45	1.7	0.8–3.2	3.7
Крошечная бурозубка ( <i>Sorex minutissimus</i> Zimmermann)	8	0.3	0–0.7	0.7
Обыкновенная кутора ( <i>Neomys fodiens</i> Pennant)	5	0.2	0–0.7	0.4
Европейский крот ( <i>Talpa europaea</i> L.)	16	0.6	0–2.1	1.3
Красная полевка ( <i>Myodes rutilus</i> Pallas)	178	6.7	0.7–12.6	14.7
Рыжая полевка ( <i>Myodes glareolus</i> Schreber)	69	2.6	9.5–6.5	5.7
Темная полевка ( <i>Agricola agrestis</i> L.)	50	1.9	0–5.6	4.1
Полевка-экономка ( <i>Alexandromys oeconomus</i> Pallas)	119	4.5	0.7–13.4	9.9
Лесной лемминг ( <i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg)	3	0.1	0–0.5	0.2
Лесная мышовка ( <i>Sicista betulina</i> Pallas)	37	1.4	0–2.6	3.1
Итого	1208	45.6	14.1–87.2	100.0

\* Условные обозначения см. в разделе «Материал и методы».

ская область) средний индекс обилия равен 36.0 экз., для локалитетов Дань и Уляшово Республики Коми – соответственно 37.0 и 25.5 экз. на 10 кан.-сут. (Куприянова, 2014). При этом показатели численности животных между Каменным и ближайшим к нему локалитетом Уляшово различались в два раза.

В населении мелких млекопитающих урочища Каменный доминируют три вида – средняя (28.1 %) и обыкновенная (25.7 %) бурозубки, красная полевка (14.7 %), суммарная доля которых составляет в уловах 68.5 %. Эти виды являются самыми распространенными на европейском Севере. Однако в пределах северной тайги их соотношение варьирует в зависимости от ландшафтных условий. В Пинежском заповеднике первое место в суммарных уловах занимает обыкновенная бурозубка (29.8 %), второе – средняя бурозубка (27.6 %), третье – красная полевка (17.0 %) (Сивков, 2012). В локалитете Уляшово, где учеты были сконцентрированы в долине р. Печора, доля обыкновенной бурозубки увеличивается до 44.2 % (Куприянова, 2014). Второе место здесь занимает красная полевка (26.5 %), третье – средняя бурозубка (10 %). В средней тайге в сообществах мелких млекопитающих всегда лидирует обыкновенная бурозубка (Бобрецов, 2011).

К обычным видам на Печорской Пижме относятся полевка-экономка, рыжая и темная полевки, малая бурозубка и лесная мышовка. Их суммарная доля составляет 26.5 %. Особенностью населения мелких млекопитающих данной местности является высокая доля полевки-экономки (9.9 %). Она выше, чем в других районах европейского Севера. Например, в северной тайге (Пинега, Уляшово) ее удельный вес не превышает 1 % в суммарных уловах. Оптимальными стадиями этого вида являются луговые сообщества (луга, травянистые бечевники по берегам рек), которые в долине р. Печорская Пижма хорошо развиты и занимают значительную площадь. С учетом этого не совсем понятна редкость данного вида в долине Печоры в окрестностях Уляшово.

Численность темной полевки в пределах северной тайги уменьшается с запада на восток: на Пинеге она составляет в уловах 8.3 % (Сивков, 2012), в Уляшово – 2.9 % (Куприянова, 2014). В локалитете Каменный она занимает промежуточное значение (4.2 %). В отношении других видов такая закономерность не наблюдается. Показатели их обилия зависят в большей степени от ландшафтных условий локалитета. Например, доля лесной мышовки в других северных локалитетах по сравнению с Печорской Пижмой обычно ниже 1 %, в то же время малой бурозубки – выше.

К редким видам на Тимане относятся тундрная и крошечная бурозубки, обыкновенная кутора, лесной лемминг. Все эти виды регистрировали в учетах единично и не каждый год. Ред-

кость обыкновенной куторы, возможно, связана с тем, что этот вид населяет узкую прибрежную полосу рек, поэтому для оценки ее численности требуются специальные методы. Лесной лемминг и крошечная бурозубка имеют низкую численность во всех равнинных районах европейского Севера (Бобрецов, 2016).

Суммарная численность мелких млекопитающих и соотношение видов значительно варьировали по местообитаниям. Это обусловлено тем, что распространение животных определяется, с одной стороны, их экологическими потребностями, а с другой – наличием определенных условий обитания. Особенно велико значение кормовой базы – количество, качество и доступность кормовых ресурсов (Ивантер, 2018). При этом немалую роль при выборе местообитаний играют исторические связи видов с определенными типами природных сообществ, в которых происходило их формирование (Шварц, 1992; Holt, 2003), так как экологические требования, определяющие распространение видов в пространстве, являются консервативными в течение эволюционного времени (Peterson, 1999).

**Ельник кустарничково-зеленомошный.** Зональный тип местообитаний в данном локалитете. В кустарничковом ярусе почти в равном соотношении преобладают черника (*Vaccinium myrtillus* L.), вороника (*Empetrum nigrum* L.) и голубика (*Vaccinium uliginosum* L.). Покрытие мхов (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Dicranum scoparium* Hedw.) достигает 100 %.

Отмечено 13 видов мелких млекопитающих. Суммарное обилие составляет 50.9 (14.1–79.8) экз. на 10 кан.-сут. К доминантам относятся три вида – средняя и обыкновенная бурозубки, красная полевка, доля которых в уловах составляет 85 % (рис. 1). Лидером является средняя бурозубка (40.7 %). Обычных видов два – темная полевка и малая бурозубка. К редким видам здесь относится рыжая полевка (1.6 %). Только в этом местообитании отловлена крошечная бурозубка и большая часть особей тундрной бурозубки. Полевку-экономку и лесную мышовку отмечали в единичном числе и далеко не каждый год.

**Березняк мелкотравно-зеленомошный.** Пирогенный тип местообитаний в долине реки. Древесный ярус разреженный, наряду с березой встречаются сосна (*Pinus sylvestris* L.) и ель. Травянокустарничковый ярус представлен бореальным мелкотравьем и луговиком извилистым. В моховом покрове преобладают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Отмечено 10 видов мелких млекопитающих. Суммарное обилие в этом биотопе минимальное и составляет 37.5 (10.0–59.0) экз. на 10 кан.-сут. Первое место занимает средняя бурозубка (39.2 %), содоминантами являются обыкновенная бурозубка (29.3 %) и красная полевка (23.0 %). Данное

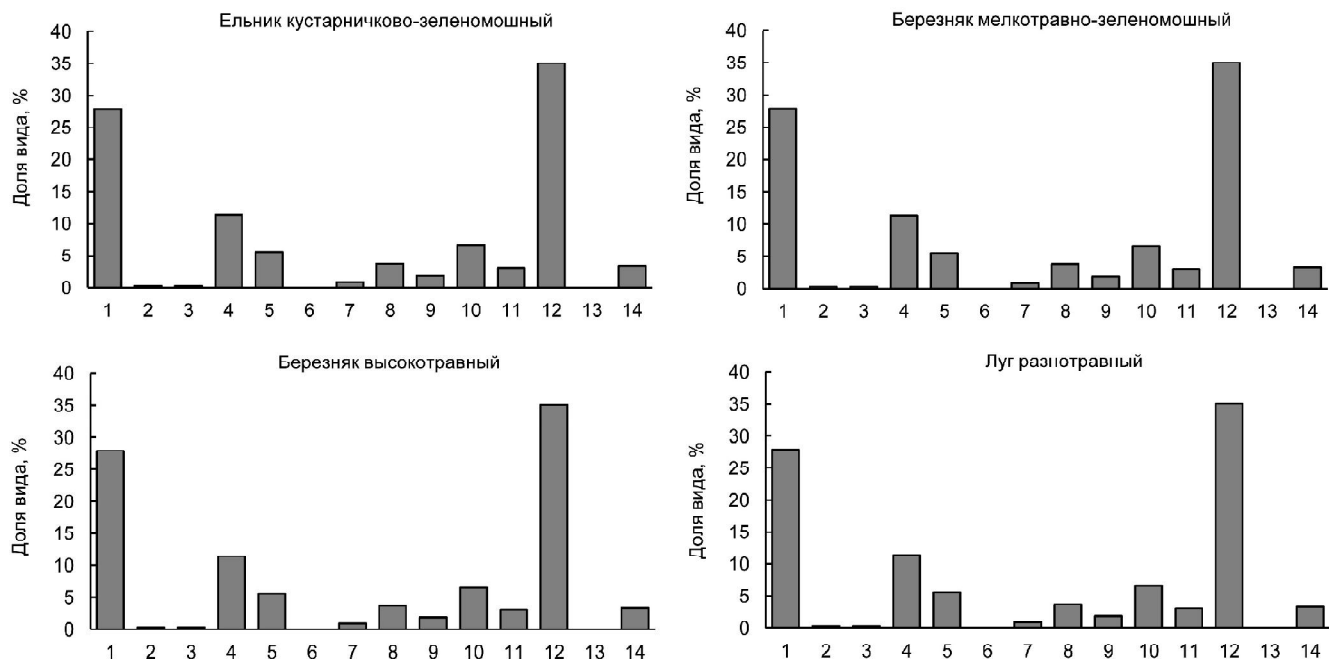


Рис. 1. Соотношение видов мелких млекопитающих в разных местообитаниях урочища Каменный. Виды: 1 – *Sorex araneus*, 2 – *S. isodon*, 3 – *S. tundrensis*, 4 – *S. caecutiens*, 5 – *S. minutus*, 6 – *S. minutissimus*, 7 – *Neomys fodiens*, 8 – *Talpa europaea*, 9 – *Myodes rutilus*, 10 – *M. glareolus*, 11 – *Agricola agrestis*, 12 – *Alexandromys oeconomus*, 13 – *Myopus schisticolor*, 14 – *Sicista betulina*.

сообщество представляет собой обедненный вариант населения мелких млекопитающих ельника кустарничково-зеленомошного.

**Березняк высокотравный.** Этот тип местообитаний приурочен к ложбинам стока. В древесном ярусе помимо березы встречается ель. Хорошо выражен подлесок из спиреи средней (*Spiraea media* Schmidt), рябины (*Sorbus aucuparia* L.), жимолости (*Lonicera pallasii* Ledeb.), ивы (*Salix* sp.). Травяной покров высотой до 1 м, общее проективное покрытие составляет 70–80 %. Его облик определяют таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim), аконит северный (*Aconitum septentrionale* Koelle), вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea* Trin.), василисник малый (*Thalictrum minus* L.) и др. Моховой покров практически не развит.

Отмечено 10 видов мелких млекопитающих. Суммарное обилие составляет 55.1 (41.0–73.0) экз. на 10 кан.-сут. Структура населения *Micro mammalia* значительно отличается от предыдущих местообитаний. Доминируют четыре вида: обыкновенная бурозубка, красная полевка, средняя бурозубка и рыжая полевка. Их суммарная доля в уловах достигает 68.6 %. Значимость средней бурозубки значительно понижается (до 13.3 %). Она занимает уже третье место. Увеличивается доля рыжей полевки (11.9 %), которая вошла в число доминантов. Относительная численность обычных видов здесь максимальная по сравнению с другими биотопическими комплексами мелких млекопитающих (31 %). Доля равнозубой бурозубки достигает 7.6 %, темной полевки – 8.5 %. Это самые высокие значения для данных видов среди всех изученных местообитаний.

**Луг разнотравный.** Травяной покров сложен разными видами растений, среди которых часто встречаются василисник малый, аконит северный, таволга вязолистная, различные виды злаков и др.

Отмечено 12 видов мелких млекопитающих. Суммарное обилие животных достигает максимальных значений – 65.8 (19.0–141.0) экз. на 10 кан.-сут. Лидером сообщества мелких млекопитающих является полевка-экономка (35.0 %). Второе место в уловах занимает обыкновенная бурозубка (27.9 %), третье место – средняя бурозубка (11.4 %). Их доля в суммарных уловах составляет 74.3 %. Обычны рыжая полевка, малая бурозубка, лесная мышовка и крот (19.2 %).

Применение кластерного анализа позволило сгруппировать биотопические комплексы мелких млекопитающих по сходству их структуры (рис. 2). Наиболее близкими оказались два биотопа – ельник кустарничково-зеленомошный и березняк мелкотравно-зеленомошный, которые образовали одну группу. В этих местообитаниях доминировали одни и те же виды – средняя и обыкновенная бурозубки и красная полевка. Доля этих видов в населении очень значительна – соответственно 85.0 и 91.5 %. Становление средней бурозубки и красной полевки как видов проходило в условиях восточно-сибирской (ангарской) темнохвойной тайги (Шварц, 1989), что наложило отпечаток на их биотопические предпочтения. На всем пространстве ареалов этих видов прослеживается тесная связь с лесными сообществами таежного типа. На европейском Севере основными стациями этих видов служат ельники и сосняки

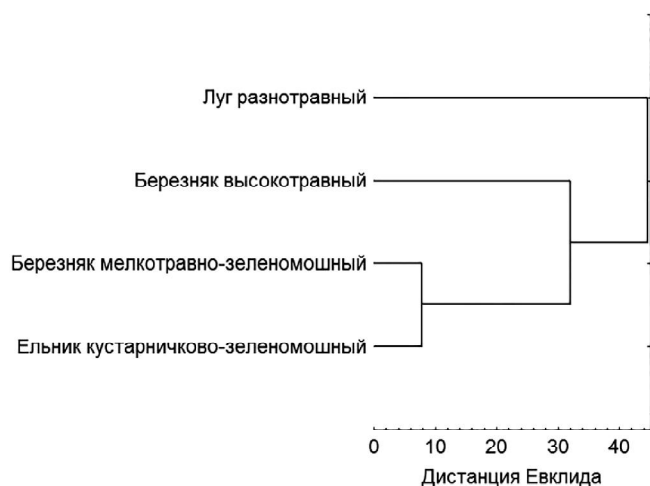


Рис. 2. Дендрограмма сходства населения мелких млекопитающих разных местообитаний в локалитете Каменный.

моховые (Млекопитающие ..., 1994; Бобрецов, 2016), поэтому высокая численность средней бурозубки на лугах Печорской Пижмы – скорее всего исключение из этого правила. Обыкновенная бурозубка – один из самых многочисленных и эвритопных видов землероек (Зайцев, 2014), поэтому она входит в число доминантов сообществ *Micromammalia* разных местообитаний. Тем не менее, максимальная численность этого вида отмечена в травяных станциях разного типа (Куприянова, 1990; Rychlik, 2000). Эта закономерность прослеживается и в локалитете Каменный. Здесь показатели обилия в травяных местообитаниях выше, чем в моховых станциях.

Структура населения мелких млекопитающих биотопов с травяным покровом отличается определенными особенностями. В уловах животных первое место здесь занимает обыкновенная бурозубка. Отмечена значительная доля лесно-луговых видов (полевка-экономка, темная полевка и лесная мышовка), превышающая 18 %, тогда как в таежных местообитаниях их менее 5 %. Выше значимость рыжей полевки. Однако эти биотопические комплексы мелких млекопитающих не образуют единой группы. Наиболее сильно обособлена структура населения животных лугов. Первое место здесь занимает полевка-экономка. Высокая потребность в сочных кормах определяет ее тяготение к влажным травяным местообитаниям, которые на севере Русской равнины сосредоточены в поймах рек (Млекопитающие ..., 1994; Бобрецов, 2016). По гидрофильности полевка-экономка близка к водяной полевке и считается одним из наиболее стенотопных видов (Ивантер, 2018).

Население мелких млекопитающих березняка высокотравного имеет сходные особенности с населением таежных сообществ и лугов, поэтому занимает промежуточное положение между ними. Характерна высокая доля рыжей и темной полевки и равнозубой бурозубки (28 %). В других

биотопах эти виды в суммарных уловах занимают от 4.1 до 10 %. Следует отметить, что равнозубая бурозубка крайне чувствительна к условиям существования. Оптимальные условия для нее (высокая влажность и большие запасы дождевых червей) складываются в пойменных ельниках травяных. Приуроченность к ним – характерная особенность данного вида на европейском Севере (Куприянова, 1990; Кутенков, 2006; Бобрецов, 2016; Ивантер, 2018).

Таким образом, соотношение видов мелких млекопитающих в том или ином биотопе во многом определяется структурой травяно-кустарничкового яруса и напочвенного покрова растительных сообществ. Вместе с тем, северное положение локалитета Каменный накладывает определенные особенности на биотопическое распределение землероек и полевок. Высокая численность таежных видов (средняя бурозубка и красная полевка) приводит к тому, что они занимают доминирующее положение во многих местообитаниях. Так, на лугах доля средней бурозубки достигает в уловах 11.4 %.

Суммарная численность мелких млекопитающих в лесных местообитаниях за годы наблюдений изменялась от 12.1 до 70.6 экз. на 10 кан.-сут., т.е. почти в шесть раз (рис. 3). Низкую численность наблюдали в 2014 и 2018 гг., высокую – в 2017 и 2019 гг. В годы депрессий в небольшом количестве отловлены лишь фоновые виды землероек и полевок, в годы пиков численности видовое богатство увеличивалось. Например, в 2014 г. было отмечено всего лишь пять видов, в 2017 г. – 12.

Почти во все годы в уловах преобладали землеройки. Особенно высока их доля была в 2014–2015 гг. (80.9–83.5 %). Исключение составил лишь 2016 г., когда доля землероек уменьшилась до 43.2 %. В 2018 г. соотношение полевок и землероек оказалось равным. Смена доминирования в населении мелких млекопитающих этих групп животных – нередкое явление в средней и особенно северной тайге. Ее отмечали в Пинежском заповеднике (Сивков, 2012), в Республике Коми в Уляшово, Дани (Куприянова, 2014) и Печоро-Илычском заповеднике (Результаты мониторинга ..., 2020).

У землероек из-за их крайне небольших размеров соотношение поверхности тела и его массы является очень «невыгодным», в результате чего энергетические затраты по сравнению с полевками сильно возрастают (Taylor, 1998). Это определяет высокую степень зависимости представителей данной группы животных от погодных условий (Ochocinska, 2005). Неблагоприятные погодные условия, особенно в осенний и весенний периоды, зачастую вызывают высокую смертность животных, в результате чего обилие землероек резко уменьшается (Сезонная динамика ..., 2008; Cyclic voles ..., 2012). Так, в 1999 г.

в горном районе Печоро-Илычского заповедника холодная, поздняя и затяжная весна с возвратами холодов привела к массовой гибели и торможению размножения землероек (Бобрецов, 2016). Их доля в уловах в канавки составила в августе только 7.8 %, тогда как в равнинной части заповедника она была значительной (59 %). Полевки же более независимы от влияния внешних факторов. Эта одна из причин асинхронности в динамике популяций данных групп мелких млекопитающих.

Сопряженность в годовых изменениях показателей обилия видов была наиболее выражена у землероек (рис. 4). У трех фоновых видов (средней, обыкновенной и малой землероек) динамика численности была синхронной. Значения коэффициента корреляции Спирмена между ними статистически значимы: для обыкновенной и средней бурозубок  $r = +0.71$  ( $p < 0.05$ ), для обыкновенной и малой бурозубок  $r = +0.79$  ( $p < 0.05$ ). Однако между красной полевкой и видами-доминантами землероек величины коэффициента были близки к нулю. Так, в 2016 г. показатели обилия землероек уменьшились, тогда как у красной полевки они увеличились. В 2018 г. индексы численности оказались низкими у многих видов, а в 2020 г. на фоне понижения плотности землероек показатели обилия красной полевки увеличились.

Среди полевок наиболее сходными оказались изменения численности у красной и темной полевок ( $r = +0.71$ ,  $p < 0.05$ ), у темной полевки и полевки-экономки ( $r = +0.73$ ,  $p < 0.05$ ), у рыжей полевки и полевки-экономки ( $r = +0.86$ ,  $p < 0.05$ ). В то же время у лесной мышовки отмечены асинхронные колебания показателей обилия со всеми видами землероек и полевок. Повышение показателей численности этого вида наблюдалось в годы понижения обилия других видов. Значения коэффициента корреляции Спирмена этого вида с другими были отрицательными.

**Заключение**

В урочище Каменный в среднем течении р. Печорская Пижма (Средний Тиман) отмечено 14 видов мелких млекопитающих.

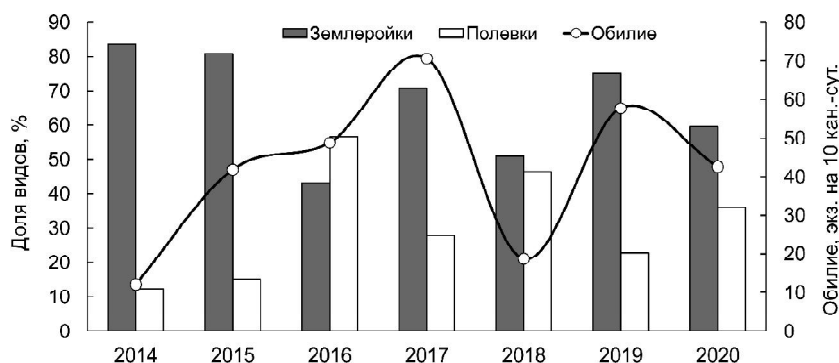


Рис. 3. Годовые изменения суммарной численности мелких млекопитающих и соотношения видов землероек и полевок в лесных местообитаниях урочища Каменный.

Большинство из них широко распространены на территории северо-востока европейской части России. Исключение составляет лишь тундрная бурозубка, для которой данный локалитет является новой точкой находки вида в регионе.

Структура населения мелких млекопитающих в целом типична для северной тайги. Доминируют три вида – средняя и обыкновенная бурозубки, красная полевка. Обычны рыжая и темная полевки, малая бурозубка и лесная мышовка. Отмечена высокая доля полевки-экономки.

Соотношение видов мелких млекопитающих в разных биотопах значительно различается. Оно

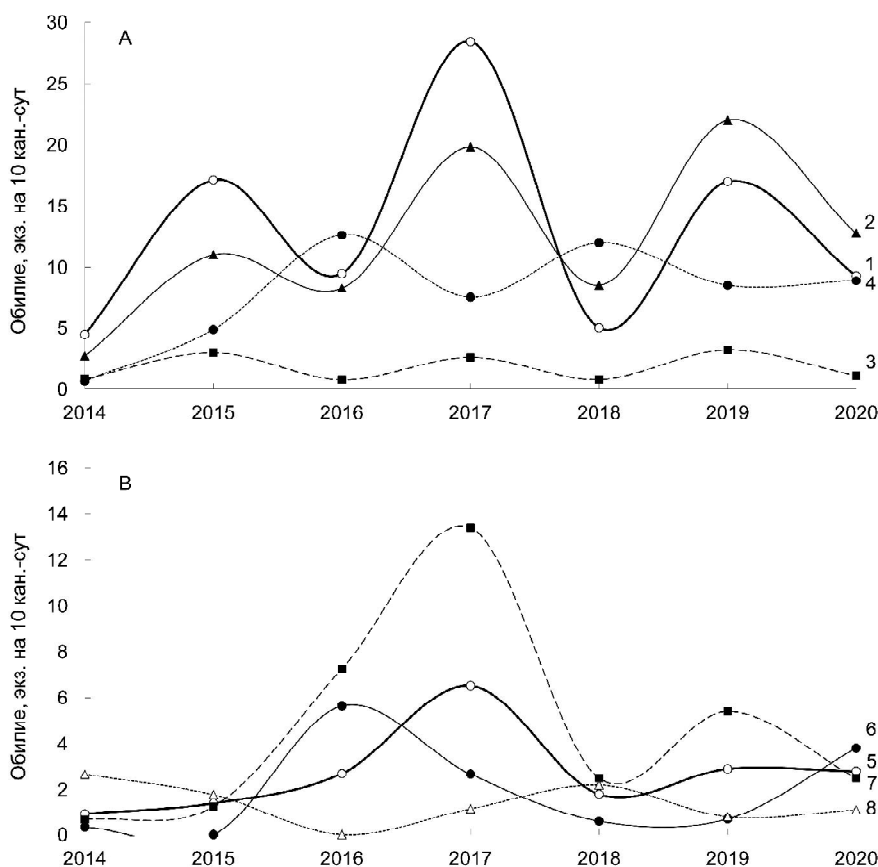


Рис. 4. Динамика численности видов мелких млекопитающих в тиманской тайге. А: 1 – *Sorex caecutiens*, 2 – *S. araneus*, 3 – *S. minutus*, 4 – *Myodes rutilus*. В: 5 – *M. glareolus*, 6 – *Agricola agrestis*, 7 – *Alexandromys oeconomus*, 8 – *Sicista betulina*.

во многом определяется особенностями структуры растительности нижних ярусов леса. В моховых местообитаниях преобладают таежные виды землероек и полевок, в травяных стациях высокая доля лесо-луговых видов.

Наиболее отчетливая синхронность в динамике популяций отмечена у землероек. Изменения показателей обилия у полевок менее согласованы и нередко не совпадают с таковыми у землероек. Однако в некоторые годы депрессии численности охватывают большинство видов мелких млекопитающих.

Автор выражает глубокую благодарность Г.С. Михееву за помощь в организации полевых исследований на Печорской Пижме.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таёжных и тундровых экосистем европейского северо-востока России» (АААА-А17-1171128 50235-2) отдела экологии животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

Бобрецов, А. В. Региональные особенности численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) на европейском Севере / А. В. Бобрецов // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии: материалы III Международной научной конференции. – Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2011. – С. 38–44.

Бобрецов, А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов северо-востока европейской части России / А. В. Бобрецов. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 381 с.

Зайцев, М. В. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные / М. В. Зайцев, Л. Л. Войта, Б. И. Шефтель. – Санкт-Петербург, 2014. – 391 с. – (Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН; вып. 178).

Ивантер, Э. В. Введение в количественную биологию / Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. – Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2011. – 302 с.

Ивантер, Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала / Э. В. Ивантер. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 769 с.

Куприянова, И. Ф. Бурозубки в средней тайге бассейна р. Вычегды (Коми АССР) / И. Ф. Куприянова // Экология животных лесной зоны. – Москва, 1990. – С. 97–111.

Куприянова, И. Ф. Перестройки в сообществах мелких млекопитающих на севере равнинной и предгорной тайги / И. Ф. Куприянова // Научные исследования как основа охраны природных комплексов заповедников: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции. – Киров, 2014. – С. 82–88.

Кутенков, А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов / А. П. Кутенков // Труды государственного природного заповедника «Кивач». – Петрозаводск, 2006. – Вып. 3. – С. 80–106.

Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / ред. А. А. Естафьев. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – 280 с. – (Фауна европейского северо-востока России. Млекопитающие; т. 2, ч. 1).

Многомерный статистический анализ в экономике / Л. А. Сошникова, В. Н. Тамашевич, Г. Уебе, М. М. Шефер. – Москва: ЮНИТИ-ДАНА, 1999. – 598 с.

Результаты мониторинга населения мелких млекопитающих в припечорской части предгорного района Печоро-Илычского заповедника / А. В. Бобрецов, Л. Е. Лукьянова, А. Н. Петров, Н. М. Быховец // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2020. – Вып. 18. – С. 12–23.

Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) / А. А. Калинин, Т. Б. Демидова, В. Ю. Олейниченко, Н. А. Щипанов // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, № 2. – С. 218–225.

Сивков, А. В. Динамика численности мелких млекопитающих заповедника «Пинежский» / А. В. Сивков // Многолетняя динамика компонентов экосистем природного комплекса Пинежского заповедника и сопредельных территорий. – Архангельск, 2012. – С. 99–103.

Турьева, В. В. Эколого-фаунистический обзор мелких млекопитающих западного склона Приполярного Урала / В. В. Турьева // Животный мир западного склона Приполярного Урала. – Сыктывкар, 1977. – С. 30–43. – (Труды Коми филиала АН СССР; № 34).

Физико-географическое районирование СССР. Характеристики региональных единиц / ред. Н. А. Гвоздецкий. – Москва: Изд-во МГУ, 1968. – 576 с.

Шварц, Е. А. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии / Е. А. Шварц // Фауна и экология грызунов. – Москва: Изд-во МГУ, 1989. – Вып. 17. – С. 115–143.

Шварц, Е. А. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности) / Е. А. Шварц, Д. В. Демин, Д. Г. Замолотчиков. – Москва: Наука, 1992. – 127 с.

Шефтель, Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих / Б. И. Шефтель // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (3). – DOI: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures / J. Tews, U. Brose, V. Grimm, K. Tielborger, M. C. Wichmann, M. Schwager, F. Jeltsch // Journal of Biogeography. – 2004. – Vol. 31, N 1. – P. 79–92. – DOI: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x

Barrett, G. W. Small Mammal Ecology: A Landscape Perspective / G. W. Barrett, J. D. Peles // Landscape ecology of small mammals. – New York: Springer-Verlag, 1999. – P. 1–8.

Cushman, S. A. Landscape ecology: past, present and future // Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation / S. A. Cushman, J. Evans, K. McGarigal. – New York: Springer-Verlag, 2010. – P. 65–82.

Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest / K. Zub, B. Jedrzejewska, W. Jedrzejewski, K. A. Barton // Acta Theriologica. – 2012. – Vol. 57, N 3. – P. 205–216. – DOI: 10.1007/s13364-012-0072-2

Holt, R. D. On the evolutionary ecology of species' ranges / R. D. Holt // Evolutionary Ecology Research. – 2003. – Vol. 5, N 2. – P. 159–178.

Manning, A. D. Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes / A. D. Manning, D. B. Lindenmayer, H. A. Nix // Oikos. – 2004. – Vol. 104, N 3. – P. 621–628. – DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12813.x

Ochocinska, D. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) / D. Ochocinska, J. R. E. Taylor // *Physiological Biochemical Zoology*. – 2005. – Vol. 78, N 5. – P. 808–818. – DOI: 10.1086/431190

Peterson, A. T. Conservatism of ecological niches in evolutionary time / A. T. Peterson, J. Soberon, V. Sanchez-Cordero // *Science*. – 1999. – Vol. 285, N. 5431. – P. 1265–1267. – DOI: 10.1126/science.285.5431.1265

Rychlik, L. Habitat preferences of four sympatric species of shrews / L. Rychlik // *Acta Theriologica*. – 2000. – Vol. 45, supp. 1. – P. 173–190.

Taylor, J. R. E. Evolution of energetic strategies in shrews / J. R. E. Taylor // *Evolution of shrews* // eds. J. M. Wojcik, M. Wolsan. – Bialowieza : Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. – 1998. – P. 309–346.

Thornton, D. H. The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies / D. H. Thornton, L. C. Branch, M. E. Sunkist // *Landscape Ecology*. – 2011. – Vol. 26, N. 1. – P. 7–18. – DOI: 10.1007/s10980-010-9549-z

## SMALL MAMMALS OF THE MIDDLE COURSE OF THE PECHORSKAYA PIZHMA RIVER: COMMUNITY STRUCTURE AND POPULATION DYNAMICS

A.V. Bobretsov

*Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha*

*Institute of Biology of Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Science, Syktyvkar*

**Summary.** Here, we present the results of research on the community structure of small mammals and the population dynamics of their number in the northern taiga of the Komi Republic in the basin of the middle course of the Pechorskaya Pizhma River (64°53' N, 51°28' E). Animal counts were carried out in the second half of August (2014–2020) with fishing grooves and covered different habitats. The grooves with a length of 50 m and 5 cones within it were opened in the second half of the summer for 10 days. A total of 280 groove-days were worked, 1157 individuals of 14 species were caught. Three species: *Sorex caecutiens* (28.1 %), *S. araneus* (25.6 %), and *Myodes rutilus* (14.7 %) dominated in the community structure of Micromammalia. The proportion of species varies in different habitats and depends on the structure of the vegetation of the lower layers. In biotopes with moss cover, the share of three dominant species exceeds 85.0 %. In grassy habitats, it decreases to 49 %. There is a significant proportion of *Myodes glareolus*, *Alexandromys economus*, *Coelod agrestis* and *Sicista betulina*, which is 43.2 %, while in taiga habitats there are less than 7 %. The total number of small mammals varied from 12.1 to 70.6 ind. per 10 groove-days. In the years of depressions, 5–6 species were caught, while the number of species increased to 12 species during the years of peak abundance. Interspecific synchronicity in the dynamics of the number of animals is more pronounced in shrews than in voles.

**Key words:** small mammals, population structure, habitats, population dynamics, Middle Timan