

УДК 599.323.43:574.34

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СИНХРОННОСТЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes rutilus* Pall.) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

© 2023 г. А. В. Бобрецов*, **, @, А. А. Калинин***, Л. Я. Сабурова****, **А. В. Сивков*******

*Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, ул. Ланиной, 8, Якша, 169436 Россия

**Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

***Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

****Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук,
ул. Набережная Северной Двины, 23, Архангельск, 163000 Россия

*****Пинежский государственный природный заповедник, ул. Первомайская, 123а, Пинега, 164610 Россия
@E-mail: avbobr@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2021 г.

После доработки 04.07.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Проведен анализ пространственной сопряженности динамики популяций красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) в разные периоды времени между девятью локалитетами Республики Коми и Архангельской области. Расстояние между ними варьировало от 88 до 947 км. В период с 1965 по 2006 гг. наблюдались асинхронные колебания численности вида. С увеличением географической дистанции между локалитетами пространственная синхронизация уменьшалась. В период с 2007 по 2018 гг. на всей территории были отмечены уже согласованные изменения численности данного вида. Одним из вероятных факторов смены типов пространственной изменчивости в динамике популяций красной полевки во времени являются изменения в климате.

Ключевые слова: *Myodes rutilus*, динамика численности, пространственная синхронность, Европейский Север

DOI: 10.31857/S102634702301002X, **EDN:** IIXTXS

Пространственная синхронность колебаний численности популяций животных является поразительным биологическим феноменом (Saether *et al.*, 2007) и считается одной из центральных проблем экологии (Sheppard *et al.*, 2016). Классическим примером ее являются согласованные изменения плотности канадской рыси (*Lynx canadensis* Kerr.) на огромной территории Северной Америки (Lindström *et al.*, 2001). Она выявлена у видов разных таксономических групп (Ranta *et al.*, 1999; Liebhold *et al.*, 2004; Krebs *et al.*, 2013; Исаев и др., 2015; Koenig, Liebhold, 2016), в том числе хорошо известна и у мелких млекопитающих (Ims, Andreassen, 2000; Sundell *et al.*, 2004; Gouveia *et al.*, 2016).

Наблюдаемая синхронность на обширных территориях обычно интерпретируется как следствие воздействия внешних эффектов — погоды (эффект Морана), кормов, хищников, а также расселения животных (Liebhold *et al.*, 2004). Масштаб их влияния на пространственную сопряженность

изменений обилия млекопитающих сильно различается.

Климатические и погодные факторы могут вызвать синхронные колебания численности отдельных видов животных на огромных территориях — от нескольких сотен до 1000 км и более (Post, Forchhammer, 2002; Henden *et al.*, 2009). Значительная роль эффекта Морана (особенно в связи с изменением климата) на примере птиц и крупных млекопитающих была продемонстрирована в ряде последних работ (Koenig, Liebhold, 2016; Hansen *et al.*, 2019).

Влияние расселения животных на синхронизацию динамики популяций зависит от способности вида к миграциям. Поэтому для мелких грызунов, расселение которых происходит на относительно небольших территориях, этот фактор имеет локальное значение (Sundell *et al.*, 2004; Krebs *et al.*, 2013; Selonen *et al.*, 2019). По мнению ряда исследователей (Ims, Andreassen, 2000; Korpimäki *et al.*, 2005), пространственную синхронность

Таблица 1. Характеристика использованных материалов

№	Локалитет	Координаты (с.ш., в.д.)	Годы	Объем лов.-сут.	Число особей	Индекс обилия
1	Якша*	61°49', 56°51'	1965–2018	33800	2135	6.3 ± 0.7
2	Гаревка*	62°03', 58°28'	1984–2018	15480	1292	8.3 ± 0.9
3	Ильч	62°38', 58°54'	2007–2018	15950	2553	16.0 ± 28
4	Дань	61°27', 51°42'	1981–1988	44380	683	1.5 ± 0.2
5	Раменье	60°49', 42°18'	1972–1983	49375	586	1.2 ± 0.1
6	Пижма	64°52', 51°28'	2012–2018	2400	203	8.1 ± 3.2
7	Пинега*	64°41', 43°23'	1978–2018	15100	598	4.0 ± 0.4
8	Поморье	65°20', 41°06'	2007–2018	2900	256	8.8 ± 1.1
9	Солозеро	64°16', 38°47'	1965–1970	52758	2248	4.3 ± 1.7

Примечание. * Локалитеты с наиболее длинными временными рядами численности красной полевки, использованные как базовые для сравнения двух периодов.

у мелких млекопитающих на довольно большой территории могут вызвать хищные птицы, ведущие кочевой образ жизни. Вместе с тем, долговременные исследования леммингов в Канадской Арктике не согласуются с данной гипотезой (Krebs *et al.*, 2002).

Оценить роль какого-то отдельного фактора часто оказывается довольно сложно. Пространственная синхронность в большинстве случаев является следствием взаимодействия различных механизмов и может при этом сильно варьировать у разных видов (Eberhart-Phillips *et al.*, 2015; Pardikes *et al.*, 2017).

Мелкие млекопитающие являются классическими модельными видами для анализа пространственных закономерностей динамики популяций (Fay *et al.*, 2020), поскольку колебания их численности характеризуются значительным варьированием во времени и пространстве. Вместе с тем, определенным препятствием для этого является незначительное число долговременных мониторинговых исследований, а также охват ими больших территорий.

Красная полевка является многочисленным видом мелких млекопитающих на Европейском Севере (Бобрецов, Куприянова, 2002). По динамике популяций этого вида в других регионах имеется достаточно много работ (Чернявский, Лазуткин, 2004; Boonstra, Krebs, 2012; Ивантер, Моисеева, 2015; Ермаков, Моролдоев, 2017 и др.). Однако в большинстве их аспекты пространственной синхронизации динамики численности практически не рассматриваются. В настоящей работе проанализированы имеющиеся материалы по численности красной полевки и сопряженности динамики ее популяций между разными локалитетами Республики Коми и Архангельской области. Рассматриваются также особенности пространственных изменений обилия вида в раз-

ные промежутки времени. Последнему аспекту уделено мало внимания в литературе (Koenig, Liebold, 2016), хотя его актуальность в связи с глобальными изменениями климата не вызывает сомнений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для оценки пространственной синхронности динамики популяций красной полевки на таежном Европейском Севере использованы временные ряды численности животных из девяти локалитетов Республики Коми и Архангельской области (рис. 1). Минимальное расстояние между ними составило 88 км, максимальное – 947 км. Длительность учетов полевков в локалитетах варьировала от 6 до 54 лет (табл. 1). Наиболее длинные временные ряды получены для Якши (54 года), Пинеги (41 год) и Гаревки (35 лет). Они стали базовыми для оценки сопряженности динамики популяций данного вида в разные периоды времени. Все временные ряды были разделены на два периода, отличающихся друг от друга разной степенью синхронизации локальных изменений численности животных. В первый период (1965–2006 гг.) сравнивали локалитеты Якша, Гаревка, Дань, Раменье, Пинега и Солозеро, во второй период (2007–2018 гг.) – Якша, Гаревка, Пинега, Ильч, Пижма и Поморье.

Численность полевков оценивали с помощью метода ловушко-линий. На каждом стационаре в ельниках выставляли в линии определенное число давилок (чаще всего по 100 шт.) через 5 м на 2–4 сут. В качестве приманки использовали корочки хлеба, смоченные в растительном масле. За единицу учета принимали число животных, отловленных на 100 ловушко-суток (ос. на 100 лов.-сут).

При этом оценку численности красной полевки локалитета формировали как среднюю частных значений обилия животных, оптимальных для данного вида местообитаний. Динамика чис-

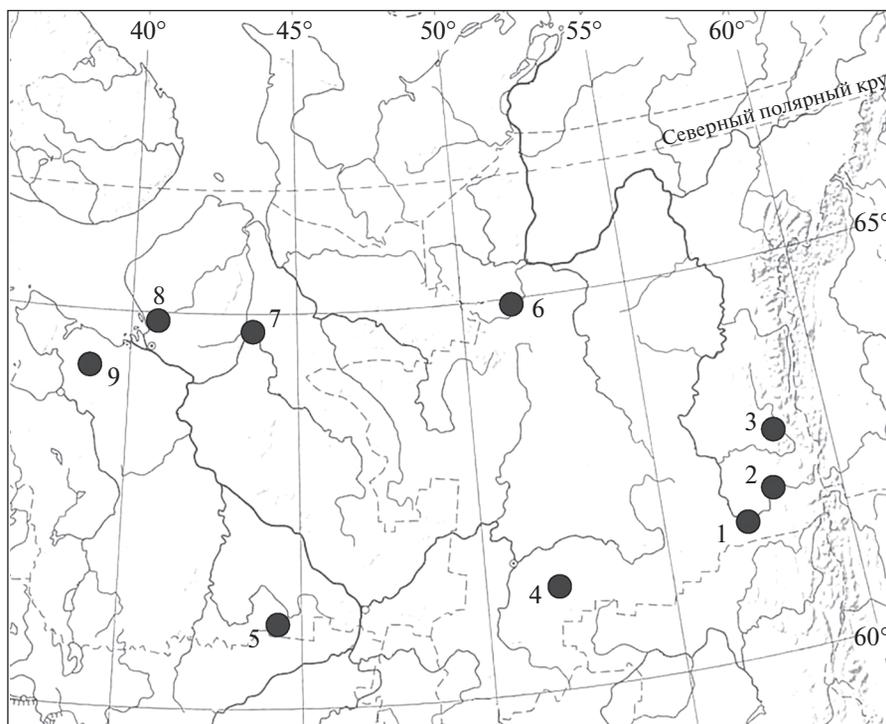


Рис. 1. Локалитеты сбора данных по численности красной полевки. 1 – Якша, 2 – Гаревка, 3 – Илыч, 4 – Дань (Бобрецов, Куприянова, 2002), 5 – Раменье (Бобрецов, Куприянова, 2002), 6 – Пижма, 7 – Пинега, 8 – Поморье, 9 – Солозеро (Губарь, 1976).

ленности в различных биотопах может различаться, поэтому усреднение данных позволяет получить общий тренд изменения обилия в локалитете.

Пространственная синхронность динамики численности животных может быть измерена разными способами. Самый простой и наиболее распространенный подход заключается в использовании корреляции между парами пространственно разбросанных временных рядов локального обилия (Liebhold *et al.*, 2012). Для этого нами была использована ранговая непараметрическая корреляция Спирмена (r_s), которая не требует оценки типа распределения. Для характеристики изменчивости численности популяции применяли S-индекс, который представляет собой стандартное отклонение десятичных логарифмов показателей относительного обилия. На полевках Фенноскандии было показано, что популяции со значением индекса 0.5 и выше демонстрируют 3–5-летние циклы численности (Henttonen *et al.*, 1985). Однако разделение по этому индексу на циклические и нециклические популяции является искусственным (Sandell *et al.*, 1991). Тем не менее, S-индекс позволяет обнаруживать популяции со значимым перепадом обилия. Это, в свою очередь, дает возможность оценить синхронность проявления пиков и депрессий. Все вычисления и построения диаграмм проводили в программном пакете Statistica 6.0 for Windows.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Красная полевка доминирует среди лесных полевков предгорий Северного Урала и северной равнинной тайги Европейского Севера. Ее доля превышает 69% в уловах лесных полевков. В средней тайге она уступает по численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.) Доля красной полевки в этой подзоне тайги менее 32% в уловах. При этом везде численность обоих видов изменялась по годам согласованно.

Сравнение динамики численности красной полевки в локалитетах Якша и Пинега (самые длинные временные ряды и географически удаленные друг от друга) показало, что синхронность изменений показателей обилия данного вида в них различалась в разные периоды времени. В период с 1965 по 2006 гг. были отмечены асинхронные колебания численности полевков не только между Якшей и Пинегой, но и между другими локалитетами (рис. 2). Достоверные согласованные изменения показателей обилия данного вида были обнаружены лишь между двумя ближайшими локалитетами Якшей и Гаревкой ($r_s = 0.72$; $p < 0.001$), расположенных друг от друга на расстоянии 88 км. С увеличением расстояния значения показателя корреляции Спирмена уменьшались (рис. 3). Если между Якшей и Данью (276 км) он составлял 0.52 ($p > 0.05$), то свыше 500 км снижался до 0.1 и

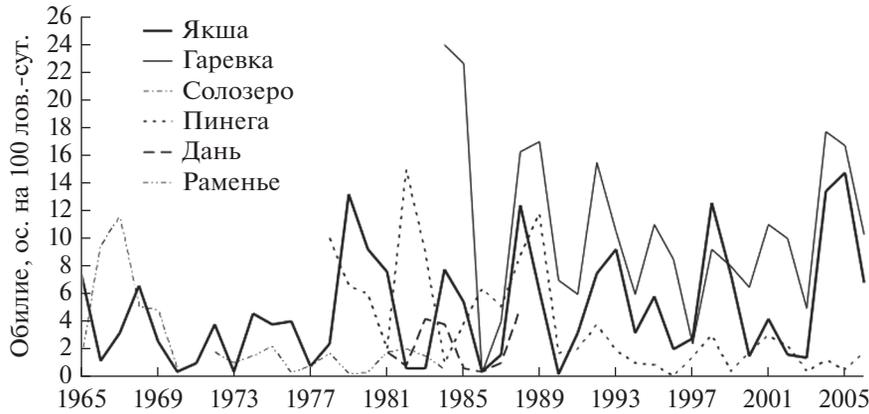


Рис. 2. Динамика численности красной полевки в разных локалитетах Европейского Севера в период с 1965 по 2006 гг.

ниже. Связь между показателями корреляции с расстоянием в целом оказалась статистически достоверной ($r_s = -0.93$; $p < 0.001$).

В последние 12 лет (2007–2018 гг.) несогласованные колебания численности красной полевки между отдельными локалитетами сменились на огромном пространстве Европейского Севера синхронными изменениями (рис. 4). В этот период везде фазы депрессий (2007, 2011, 2014 и 2018) и пиков (2009, 2013 гг.) совпадали. Показатели корреляции были в большинстве высокими (от 0.66 и выше при $p < 0.01$). Несколько ниже оказалось значение связи лишь между Пинегой и Поморьем (0.60, $p < 0.05$), что объясняется некоторыми изменениями численности в 2015–2017 гг. В эти годы наблюдалось некоторое несовпадение фаз цикла у красной полевки в пространстве. Так, в 2015 г. во всех локалитетах отмечен рост показателей обилия кроме Поморья, где произошла депрессия. На следующий год на фоне дальнейшего

повышения численности на Ильче и Пинеге зафиксированы пики обилия полевков. Однако в 2018 г. повсеместно произошел спад показателей обилия.

Связь между показателями корреляции и географическим расстоянием в период с 2007 по 2018 гг. была очень слабой и статистически незначимой ($r_s = 0.14$; $p > 0.05$ (рис. 5)). Так, значение коэффициента корреляции между динамикой обилия в Якше и на Гаревке (88 км) равнялось 0.85 ($p < 0.001$), между Якшей и Поморьем (874 км) — 0.83 ($p < 0.001$), между Якшей и Пижмой (436 км) — 0.96 ($p < 0.001$). Даже в случае максимального удаления локалитетов друг от друга (Гаревка–Поморье, более 900 км) связь между изменениями численности была довольно высокой ($r_s = 0.86$; $p < 0.001$).

В многолетнем аспекте определенные изменения произошли в динамике популяции красной полевки на Пинеге. С начала наблюдений (1978) по 1990 гг. численность животных составляла в среднем 6.6 (от 1.0 до 15) ос. на 100 лов.-сут. С 1991 по 2006 гг. обилие животных снизилось до 1.6 (от 0.4 до 3.8) ос. на 100 лов.-сут. Для этого периода характерны глубокие депрессии и незначительные по силе пики. Однако в последние годы наблюдается небольшой рост численности: годы повышения и понижения показателей обилия отчетливо регистрировались.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследований показали, что пространственная синхронность колебаний численности красной полевки на Европейском Севере значительно изменялась во времени. До 2007 г. достоверные согласованные изменения численности красной полевки наблюдались лишь на расстоянии не более 90 км. С увеличением расстояния между популяциями степень синхронизации снижалась, и колебания принимали асинхронный характер.

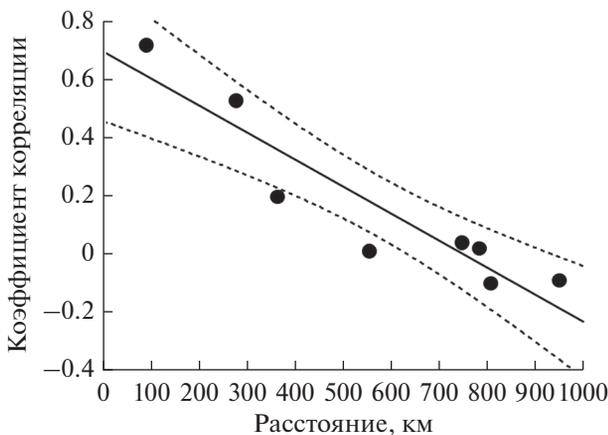


Рис. 3. Зависимость степени синхронности динамики численности красной полевки от расстояния между локалитетами в период с 1965 по 2006 гг.

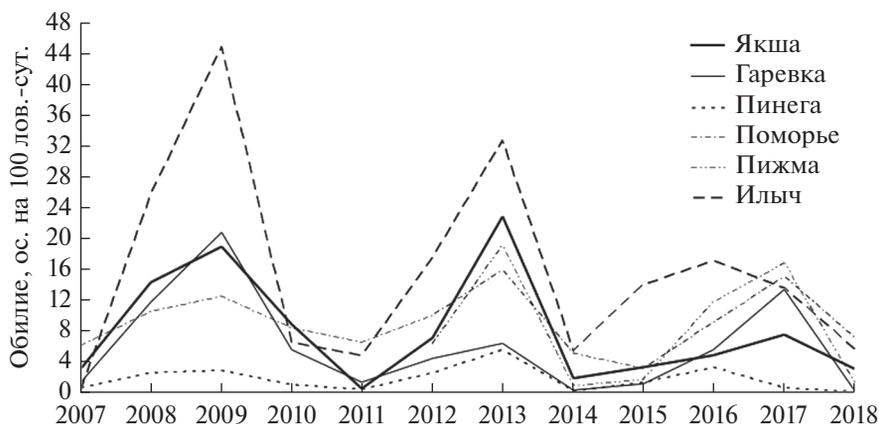


Рис. 4. Динамика численности красной полевки в разных локалитетах Европейского Севера в период с 2007 по 2018 гг.

Данная закономерность была подтверждена во многих работах (Ranta *et al.*, 1997; Liebhold *et al.*, 2004). Специальные исследования по рыжей полевке в бореальных лесах Норвегии вдоль 256-километрового профиля, на котором через одинаковое расстояние были расположены 31 пунктов учетов животных, показали полное отсутствие синхронности между самыми отдаленными популяциями. Статистически значимые корреляции были обнаружены лишь на расстоянии 30–40 км (Steen *et al.*, 1996). У рыжей полевки в Финляндии сильная корреляция между колебаниями численности животных наблюдалась на расстоянии до 90 км (Huitu *et al.*, 2003). В канадских бореальных лесах синхронизация в динамике численности у оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Vigors) отмечена на небольшом расстоянии (менее 50 км), у полевки Гаппера (*Myodes gapperi* Wagner) – на более значительном расстоянии, но не превышающим 200 км (Bowman *et al.*, 2008). Отсутствие единого ритма колебаний численности лесных полевок отмечали на Северо-Востоке Сибири. Более или менее сходной оказалась динамика популяций, удаленных друг от друга на расстояние не более 200–250 км (Чернявский, Лазуткин, 2004). В Карелии у фоновых видов полевок между двумя стационарами, расположенных в 150 км друг от друга, отсутствовала согласованность в динамике их численности (Кутенков, 2006). В Центральной Европе у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) синхронизация в динамике локальных популяций наблюдалась на расстоянии от 150 км (Gouveia *et al.*, 2016) до 300 км (Fay *et al.*, 2020).

С 2007 г. динамика популяций красной полевки на обширной территории Европейского Севера стала согласованной. Пики и депрессии численности вида в разных локалитетах отмечались в одни и те же годы вне зависимости от расстояния. Сходные по силе значения коэффициента корреляции Спирмена (более 0.80) отмечены как при

минимальной, так и при максимальной географической дистанции.

На значительные различия в сопряженности изменений обилия красной полевки в разные периоды времени указывают длинные ряды наблюдений в локалитетах Якша и Пинега, удаленных друг от друга на 745 км. В первый период показатель коэффициента корреляции Спирмена был очень низким и оставлял только 0.05 ($p > 0.05$), во второй период он увеличился до 0.76 ($p < 0.001$).

Литературные данные свидетельствуют, что временные изменения степени пространственной синхронности в динамике численности животных – явление довольно распространённое и характерно для многих таксонов. При этом отмечаются разные тренды в таких изменениях. Так, у 49 видов североамериканских птиц за 50-летний период пространственная сопряженность колебаний обилия увеличилась на 63–69% (Koenig, Liebhold, 2016). У американского зайца (*Lepus*

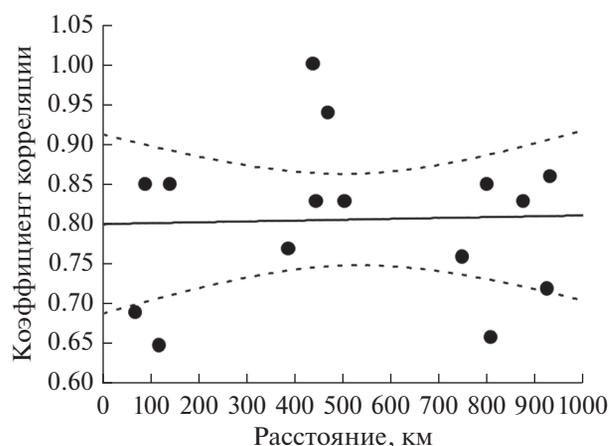


Рис. 5. Зависимость степени синхронности динамики численности красной полевки от расстояния между локалитетами в период с 2007 по 2018 гг.

americanus Erxleben) сильные синхронные изменения численности на огромной территории с 1970 по 1995 гг. нарушились, и с конца 90-х годов прошлого века по 2012 г. наблюдались асинхронные изменения (Krebs *et al.*, 2013). Подобные тенденции зафиксированы у леммингов и полевков в Фенноскандии (Henden *et al.*, 2009; Elmhagen *et al.*, 2011; Катаев, 2016), а также во многих районах Северной Европы (Cornulier *et al.*, 2013).

Пространственная синхронность тесно связана с типом динамики популяций. Циклические колебания численности у животных способствуют увеличению пространственной сопряженности динамики локальных популяций (Henden *et al.*, 2009; Elmhagen *et al.*, 2011; Haynes *et al.*, 2019). Ослабление цикличности приводит к уменьшению или исчезновению пространственной сопряженности, что и было продемонстрировано на примере полевков и леммингов Северной Европы. В тоже время, популяционная динамика может сильно меняться во времени. Так, для норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) показано, что периоды с регулярными циклами прерываются периодами с постоянной низкой плотностью в течение десятилетия или более (Ehrich *et al.*, 2020). Видимо, подобная ситуация отмечена в Пинежском заповеднике (Сивков, 2012).

Для красной полевки Европейского Севера России характерны циклические колебания численности (Семенов, 1982; Окулова и др., 2004; Бобрецов, Куприянова, 2002). Продолжительность циклов составляет от 3 до 5 лет. Значения S-индекса для временных рядов практически всех локалитетов превышало 0.5. Меньше этого значения был этот показатель только для Поморья. Здесь отсутствовали глубокие депрессии, следовательно, и амплитуда колебаний обилия была относительно незначительной. Однако в данном случае совпадение пиков и депрессий можно рассматривать как синхронность динамики. Кроме того, рассчитанные показатели данного индекса для наиболее длинных временных рядов численности красной полевки (Якша, Гаревка, Пинега) мало изменялись в разные периоды времени. Так, для Якши в первый период наблюдений (1965–2006 гг.) они составляли 0.51, во второй (2007–2018 гг.) – 0.52, для Пинеги, соответственно, 0.51 и 0.58. Таким образом, цикличность популяций в регионе сохранялась во многих локалитетах в течение всего периода исследований.

Численность животных и ее изменения является результатом взаимодействия внутривидовых факторов с изменчивыми условиями внешней среды (Шилов, 1991; Radchuk *et al.*, 2016; Oli, 2019). Воздействие внешних факторов проявляется как на местном, так и региональном уровнях. В первом случае они опосредованы условиями местобитаний, поэтому локальная динамика в разных

биотопах может различаться (Zub *et al.*, 2012). Во втором случае региональные различия в климатических и биотопических условиях обуславливают несинхронные колебания численности между различными локалитетами. В свое время это показал Н.П. Наумов (Наумов, 1963) на примере обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) и Н.К. Стенсет с соавт. (Stenseth *et al.*, 1996) на примере красно-серой полевки (*Myodes rufocanus* Sundevall) Хоккайдо.

Большое значение в формировании устойчивых циклов имеют климатические факторы (Yan *et al.*, 2013). Они прямо и опосредованно влияют на соотношение рождаемости и смертности и, таким образом, модифицируют динамику численности животных. В Карелии, например, погодные условия на 80% определяют обилие перезимовавших рыжих полевков в июне (Ивантер, Жигальский, 2000). Погодные факторы определяют и возможность достижения пиков, и вызывают депрессии. Известно, что в некоторые годы депрессии и пики численности ряда видов грызунов охватывают огромные географические регионы (Ивантер, 2008; Емельянова, Оботуров, 2017). Очевидно, что в этом случае сопряженность хода численности определяется совпадением динамики климатических процессов на всем пространстве, где обнаружена синхронность.

В последнее время роль изменчивости климата для объяснения циклических колебаний получает все большее внимание и поддержку (Bierman *et al.*, 2006; Krebs, 2013; Hansen *et al.*, 2020). Ослабление и исчезновение популяционных циклов и пространственной синхронизации у мелких грызунов в Фенноскандии объясняется изменением зимних условий (частые оттепели, изменение плотности снежного покрова) в результате трансформации климата (Kausrud *et al.*, 2008; Gilg *et al.*, 2009).

Современные изменения климата и повышение температуры воздуха сопровождаются все более согласованными паттернами изменчивости климата, что может усилить синхронизацию динамики населения в большом пространственном масштабе (Post, Forchhammer, 2004; Koenig, Liebhold, 2016; Pomara, Zuckerberg, 2017; Hansen *et al.*, 2020). Так, возрастание во времени пространственной сопряженности численности североамериканских птиц связано с параллельным увеличением пространственной автокорреляции температуры воздуха (Koenig, Liebhold, 2016). В условиях глобального потепления климата зимние условия могут быть ключевым фактором, влияющим на циклическую динамику популяций арктических животных (Domine *et al.*, 2018).

На территории Европейского Севера за последние 50 лет произошло достоверное увеличение среднегодовой температуры воздуха. Эти показатели повысились как на северо-западе (Архангельск) на 2.1°C (Радцевич и др., 2017), так и на юго-во-

стоке Республики Коми – на 1.5°C (Бобрецов и др., 2017). Скорость изменения температуры воздуха в последнем случае за период с 1968 по 2016 гг. составила $0.23^{\circ}\text{C}/10$ лет ($t = 4.05$, $p < 0.01$). Наибольший вклад в среднегодовое повышение температуры воздуха вносят зима ($0.34^{\circ}\text{C}/10$ лет) и весна ($0.30^{\circ}\text{C}/10$ лет). Однако теплые зимы на севере Русской равнины в отличие от Фенноскандии не привели к нарушению циклов фоновых видов грызунов.

Усиление синхронности в динамике численности популяций красной полевки между разными локалитетами Европейского Севера с 2007 г. произошло на фоне увеличения согласованности температурных колебаний на территории региона (Чередыко и др., 2020) и увеличения числа погодных аномалий (Голицын, Васильев, 2019; Лемешко, Евстигнеев, 2019). Экстремальные климатические явления могут вызвать серьезные демографические катастрофы у животных на большой территории и, таким образом, синхронизировать население на фазе депрессии. Следует отметить, что сопряженность в изменениях обилия красной полевки на Европейском Севере началась в 2007 г. именно с фазы депрессии численности полевков.

В условиях глобального изменения климата влияние эффектов Морана на пространственную синхронизацию динамики численности животных возрастает (Hansen *et al.*, 2020). Однако часто интерпретация их бывает сильно затруднена, так как разные виды реагируют на колебания климата и погоды посредством сложного взаимодействия между демографическими особенностями популяции и комбинациями факторов окружающей среды (Knappe, de Valpine, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За более чем полувековой период в динамике популяций красной полевки на Европейском Севере России отмечены значительные изменения в сопряженности колебаний численности между локальными популяциями. С 1965 по 2006 гг. на всей территории региона наблюдали асинхронную динамику популяций данного вида. Она возрастала с увеличением географического расстояния между локалитетами. С 2007 г. асинхронные изменения обилия красной полевки сменились синхронными.

Усиление синхронизации динамики численности данного вида в 2000-х гг. на Европейском Севере России произошло на фоне увеличения сопряженности температурных показателей между разными локалитетами региона и увеличения числа погодных аномалий. Началом ее послужила депрессия численности красной полевки в 2007 г. Однако выявить конкретные механизмы воздействия погодных и климатических факторов на обилие полевков пока не представляется

возможным. Теоретические и эмпирические исследования влияния глобального изменения климата на пространственную популяционную синхронность динамики численности животных все еще находятся на низком уровне.

Благодарности. Авторы выражают признательность И.Ф. Куприяновой за представленные материалы по численности красной полевки по стационару Илыч (Печоро-Илычский заповедник).

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России” (AAAA-A17-117112850235-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф. Динамика популяций лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia) на Европейском Севере // Экология. 2002. № 3. С. 220–227.
- Бобрецов А.В., Тертица Т.К., Теплова В.П. Влияние изменения климата на фенологию растений и животных юго-восточной части республики Коми (Печоро-Илычский биосферный заповедник) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 28. № 4. С. 74–93.
- Голицын Г.С., Васильев А.А. Изменение климата и его влияние на частоту экстремальных гидрометеорологических явлений // Метеорология и гидрология. 2019. № 11. С. 9–12.
- Губарь Ю.П. Численность лесных полевков и некоторые стороны их взаимоотношений // Фауна и экология животных. М., 1976. Ч. 2. С. 60–103.
- Емельянова Л.Г., Оботуров А.С. Пространственно-временная структура цикла динамики численности норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) в Фенноскандии // Arctic Envir. Res. 2017. Т. 17. № 4. С. 321–335.
- Ердаков Л.Н., Моролдоев И.В. Изменчивость многолетней цикличности в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 26–36.
- Ивантер Э.В. К популяционной организации политического вида (на примере рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* Shreb) // Учен. зап. Петрозавод. гос. ун-та. Серия: естественные и технические науки. 2008. № 1. С. 39–60.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 8. С. 976–989.
- Ивантер Э.В., Мусеева Е.А. К экологии красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) на юго-западной периферии ареала // Труды Карел. научного центра РАН. 2015. № 1. С. 37–47.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-

- филлофагов: модели и прогнозы. Москва: Товарищество науч. изд. КМК, 2015. 261 с.
- Катаев Г.Д.* Долговременный (1936–2016 гг.) мониторинг видового состава и численности населения мелких млекопитающих северо-таежной Лапландии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 3–17.
- Кутенков А.П.* Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике “Кивач”: основные итоги и обсуждение результатов // Тр. гос. природ. заповедника “Кивач”. Петрозаводск, 2006. Вып. 3. С. 80–106.
- Лемешко Н.А., Евстигнеев В.П.* Современные изменения экстремальных значений приземной температуры воздуха // Современные проблемы гидрометеорологии и устойчивого развития Российской Федерации. СПб., 2019. С. 118–119.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В.* Динамика численности мелких млекопитающих. Сообщение 2. Лесные полевки // Териологические исследования. 2004. Вып. 5. С. 33–47.
- Радецкич Г.А., Черемисинов А.А., Черемисинов А.Ю.* Исследование тенденций изменения климата на европейской части Российской Федерации за длительный период // Вестник Воронежского гос. аграрного университета. 2017. № 4(55). С. 30–40.
- Семенов В.Б.* К методике прогнозирования численности горностая на севере Европейской части СССР // Охотничье-промысловые ресурсы и их использование. Киров: Волго-Вятское книжн. изд-во, 1982. С. 115–121.
- Сивков А.В.* Динамика численности мелких млекопитающих заповедника “Пинежский” // Многолетняя динамика компонентов экосистем природного комплекса Пинежского заповедника и сопредельных территорий. Архангельск, 2012. С. 99–103.
- Шилов И.А.* Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука, 1991. С. 151–172.
- Чередыко Н.Н., Тартаковский В.А., Волков Ю.В., Крутиков В.А.* Трансформация пространственной структуры поля приземной температуры Северного полушария // Известия РАН. Сер. географ. 2020. № 1. С. 1–9.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.* Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Bierman S.M., Fairbairn J.P., Petty S.J., Elston D.A., Tidhar D., Lambin X.* Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // Am. Nat. 2006. V. 167. № 4. P. 583–590.
- Boonstra R., Krebs C.J.* Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // Oecologia. 2012. V. 168. P. 601–620.
- Bowman J., Phoenix R.D., Sugar A., Dawson F.N., Holborn G.* Spatial and temporal dynamics of small mammals at a regional scale in Canadian boreal forest // J. Mammal. 2008. V. 89. № 2. P. 381–387.
- Cornulier T., Yoccoz N.G., Bretagnolle V., Brommer J.E., Butet A., Ecke F., Elston D.A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R.A., Jacob, Bogumiła Jędrzejewska, Alexandre Millon, Steve J Petty, Hannu Pietiäinen J., Tkadlec E., Zub K., Lambin X.* Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // Science. 2013. V. 340. № 6128. P. 63–66.
- Domine F., Gauthier G., Vionnet V., Fauteux D., Dumont M., Barrere M.* Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic // Arctic Science. 2018. V. 4. № 4. P. 813–826.
- Eberhart-Phillips L.J., Hudgens B.R., Colwell M.A.* Spatial synchrony of a threatened shorebird: Regional roles of climate, dispersal and management // Bird Conserv. Int. 2015. V. 26. № 1. P. 119–135.
- Ehrich D., Schmidt N.M., Gauthier G., Alisauskas R., Angerbjörn A., Clark K., Ecke F., Eide N.E., Framstad E., Frandsen J., Franke A., Gilg O., Giroux M.-A., Henttonen H., Hörnfeldt B., Ims R.A., Kataev G.D., Kharitonov S.P., Killengreen S.T., Krebs C.J., Lanctot R.B., Lecomte N., Menyushina I.E., Morris D.W., Morrisson G., Oksanen L., Oksanen T., Olofsson J., Pokrovsky I.G., Popov I.Y., Reid D., Roth J.D., Saalfeld S.T., Samelius G., Sittler B., Sleptsov S.M., Smith P.A., Sokolov A.A., Sokolova N.A., Soloviev M.Y., Solovyeva D.V.* Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? // Ambio. 2020. V. 49. № 3. P. 786–800.
- Elmhagen B., Hellström P., Angerbjörn A., Kindberg, J.* Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960–2008 revealed by fox dynamics // Ann. Zool. Fennici. 2011. V. 48. № 3. P. 167–179.
- Fay R., Michler S., Laesser J., Jeanmonod J., Schaub M.* Large-Scale vole population synchrony in Central Europe revealed by kestrel breeding performance // Front. Ecol. Evol. 2020. V. 7. P. 512.
- Gilg O., Sittler B., Hanski I.* Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic // Global Change Biol. 2009. V. 15. № 11. P. 2634–2652.
- Gouveia A.R., Bjørnstad O.N., Tkadlec E.* Dissecting geographic variation in population synchrony using the common vole in central Europe as a test bed // Ecol. Evol. 2016. V. 6. № 1 P. 212–218.
- Hansen B.B., Grøtan V., Herfindal I., Lee A.M.* The Moran effect revisited: spatial population synchrony under global warming // Ecography. 2020. V. 42. № 11. P. 1591–1602.
- Hansen B.B., Pedersen Å.Ø., Peeters B., Le Moullec M., Albon S.D., Herfindal I., Sæther B.-E., Grøtan V., Aanes R.* Spatial heterogeneity in climate change effects decouples the long-term dynamics of wild reindeer populations in the high Arctic // Global Change Biol. 2019. V. 25. № 11. P. 3656–3668.
- Haynes K.J., Walter J.A., Liebhold A.M.* Population spatial-synchrony enhanced by periodicity and lowdetuning with environmental forcing // Proc. of the Royal Society B: Biol. Sci. 2019. V. 286. № 1903. P. 20182828.
- Henden J.A., Ims R.A., Yoccoz N.G.* Nonstationary spatio-temporal small rodent dynamics: evidence from long-

- term Norwegian fox bounty data // *J. Anim. Ecol.* 2009. V. 78. № 3. P. 636–645.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparisons of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // *Ann. Zool. Fennici.* 1985. V. 22. № 3. P. 221–227.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimäki E. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations // *Oecologia.* 2003. V. 135. № 2. P. 209–220.
- Ims R.A., Andreassen H.P. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds // *Nature.* 2000. V. 408. № 6809. P. 194–196.
- Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H., Vik J.O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A.M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N.C. Linking climate change to lemming cycles // *Nature.* 2008. V. 456. № 7218. P. 93–97.
- Knape J., de Valpine P. Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series // *Proceedings of the Royal Society B: Biol. Sci.* 2011. V. 278. № 1708. P. 985–992.
- Koenig W.D., Liebhold A.M. Temporally increasing spatial synchrony of North American temperature and bird populations // *Nat. Clim. Chang.* 2016. V. 6. № 6. P. 614–617.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2005. V. 272. № 1559. P. 193–202.
- Krebs C.J., Kenney A.J., Gilbert S., Danell K., Angerbjörn A., Erlinge S., Bromley R.G., Shank C., Carriere S. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic // *Can. J. Zool.* 2002. V. 80. № 8. P. 1323–1333.
- Krebs C.J., Kielland K., Bryant J.P., O'Donoghue M., Doyle F., McIntyre C., DiFolco D., Berg N., Carriere S., Boonstra R., Boutin S., Kenney A.J., Reid D.G., Bodony K., Putera J., Timm H.K., Burke T. Synchrony in the showshoe hare (*Lepus americanus*) cycle in northwestern North America, 1970–2012 // *Can. J. Zool.* 2013. V. 91. № 8. P. 562–572.
- Liebhold A., Koenig W.D., Bjørnstad O.N. Spatial synchrony in population dynamics // *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 2004. V. 35. № 1. P. 467–490.
- Liebhold A.M., Haynes K.J., Bjørnstad O.N. Spatial synchrony of insect outbreaks // *Insect Outbreaks Revisited*. Ed. (s). P. Barbosa, D.K. Letourneau, A.A. Agrawal. Chichester, West Sussex, UK; Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Ltd, 2012. P. 113–125.
- Lindström J., Ranta E., Kokko H., Lundberg P., Kaitala V. From arctic lemmings to adaptive dynamics: Charles Elton's legacy in population ecology // *Biol. Rev.* 2001. V. 76. № 1. P. 129–158.
- Oli M.K. Population cycles in voles and lemmings: state of the science and future directions // *Mam. Rev.* 2019. V. 49. № 3. P. 226–239.
- Pardikes N.A., Harrison J.G., Shapiro A.M., Forister M.L. Synchronous population dynamics in California butterflies explained by climatic forcing // *R. Soc. Open Sci.* 2017. V. 4 № 7. P. 170190.
- Pomara L.Y., Zuckerberg B. Climate variability drives population cycling and synchrony // *Diversity and Distributions.* 2017. V. 23. № 4. P. 421–434.
- Post E., Forchhammer M.C. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate // *Nature.* 2002. V. 420. № 6912. P. 168–171.
- Post E., Forchhammer M.C. Spatial synchrony of local populations has increased in association with the recent Northern Hemisphere climate trend // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. № 25. P. 9286–9290.
- Radchuk V., Ims R.A., Andreassen H.P. From individuals to population cycles: the role of extrinsic and intrinsic factors in rodent populations // *Ecology.* 2016. V. 97. № 3. P. 720–732.
- Ranta E., Kaitala V., Lindstrom J. Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony // *Proc. R. Soc. B.* 1999. V. 266. № 1431. P. 1851–1856.
- Ranta E., Kaitala V., Lundberg P. The spatial dimension in population fluctuations // *Science.* 1997. V. 278. № 5343. 1621–1623.
- Saether B.-E., Engen S., Grotan V., Fiedler W., Matthysen E., Visser M.E., Wright J., Møller A.P., Adriaensen F., van Balen H., Balmer D., Mainwaring M.C., McCleery R.H., Pampus M., Winkel W. The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations // *J. Anim. Ecol.* 2007. V. 76. № 2. P. 315–325.
- Sandell M., Agrell J., Erlinge S., Nelson J. Adult philopatry and dispersal in the field vole *Microtus agrestis* // *Oecologia.* 1991. V. 86. № 2. P. 153–158.
- Selonen V., Remm J., Hanski I.K., Henttonen H., Huitu O., Jokinen M., Korpimäki E., Makela A., Sulkava R., Wistbacka R. Population fluctuations and spatial synchrony in an arboreal rodent // *Oecologia.* 2019. V. 191. № 4. P. 861–871.
- Sheppard L.W., Bell J.R., Harrington R., Reuman D.C. Changes in large-scale climate alter spatial synchrony of aphid pests // *Nat. Clim. Chang.* 2016. V. 6. № 6. P. 610–613.
- Steen H., Ims R.A., Sonerud G.A. Spatial and temporal patterns of small-rodent population dynamics at a regional scale // *Ecology.* 1996. V. 77. № 8. P. 2365–2372.
- Stenseth N.C., Bjørnstad O.N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // *Proc. R. Soc. B.* 1996. V. 263. № 1374. P. 1117–1126.
- Sundell J., Huitu O., Henttonen H., Kaikusalo A., Korpimäki E., Pietiäinen H., Saurola P., Hanski I. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators // *J. Anim. Ecol.* 2004. V. 73. № 1. P. 167–178.
- Yan C., Stenseth N.C., Krebs C.J., Zhang Z. Linking climate change to population cycles of hares and lynx // *Glob. Change Biol.* 2013. V. 19. № 11. P. 3263–3271.
- Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bartoń K.A. Voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // *Acta Theriol.* 2012. V. 57. № 3. P. 205–216.

Spatially Temporal Synchronicity of the Population Dynamics of the Northern Red-Backed Vole (*Myodes rutilus* Pall.) in Northern European Russia

A. V. Bobretsov^{1, 2, #}, A. A. Kalinin³, L. Ya. Saburova⁴, and A. V. Sivkov⁵

¹ Pechoro-Ilych State Nature Reserve, Lanina str., 8, Yaksha, 169436 Russia

² Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS, ul. Kommunisticheskaya, 28, Syktyvkar, 167982 Russia

³ Institute of Ecological and Evolutional Problems A.N. Severtsov of the RAS, Leninsky ave., 33, Moscow, 119071 Russia

⁴ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the RAS, Severnoy Dviny emb., 23, Arkhangelsk, 163000 Russia

⁵ Pinezhsky State Nature Reserve, Pervomayskaya str., 123a, Pinega, 164610 Russia

#e-mail: avbobr@mail.ru

The analysis of the conjugacy of the dynamics of northern red-backed vole (*Myodes rutilus* Pall.) populations between 9 localities of the Komi Republic and the Arkhangelsk region, the distance between which varied from 88 to 947 km. Asynchronous oscillations were observed between 1965 and 2006. As the geographical distance between localities increased, spatial synchronization decreased. In the period from 2007 to 2018, there were already agreed changes in the number of this species throughout the territory. One of the likely factors for changing the spatial synchronicity of population dynamics is climate change.

Keywords: *Myodes rutilus*, population dynamics, spatial synchrony, European North