

УДК 599.323.4: 591.526

ДОЛГОВРЕМЕННЫЙ (1936–2016 ГГ.) МОНИТОРИНГ ВИДОВОГО СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРО-ТАЕЖНОЙ ЛАПЛАНДИИ

Г.Д. Катаев¹

На территории Лапландского заповедника в Мурманской обл. (подзона северной тайги) обитают 7 видов мышевидных грызунов и 6 видов землероек. Мониторинг населения мелких млекопитающих *Micro mammalia* ведется с 1936 г., самый продолжительный – в Восточной Фенноскандии. Рассмотрены колебания численности грызунов на примере красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall, 1846) – доминирующего вида, а также норвежского лемминга *Lemmus lemmus* (L., 1758) – эндемика Кольского полуострова, ареал которого ограничен Скандинавией. Прослежена динамика численности обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 на долговременном стационаре. Выявленный сбой в популяционных циклах полевок и леммингов предлагается рассматривать как адаптивную не специфическую реакцию на трансформацию климата в регионе.

Ключевые слова: динамика численности, мелкие млекопитающие, Кольский полуостров, мониторинг, трансформация климата.

Центральную часть Мурманской обл. занимает полоса средневысоких горных массивов, которые тянутся от границы с Финляндией до оз. Ловозеро. Горные массивы расчленены долинами рек и озерами на ряд обособленных массивов – Сальные, Чуна, Монча, Волчи. В горно-таежной части Кольского полуострова мониторинг населения мелких млекопитающих *Micro mammalia* ведется на стационаре Ельнюн, который находится в южной оконечности Чуна-тундры на территории Лапландского заповедника. Количественные учеты грызунов и насекомоядных млекопитающих ведутся ежегодно на протяжении 80 лет, за исключением одного перерыва в военные 1942–1945 гг. Охраняемые территории обеспечивают возможность проведения длительных и непрерывных учетов мелких млекопитающих. Местоположение стационара и методика учетов ни разу не меняли. Самые продолжительные из известных нам непрерывных наблюдений за численностью наземных млекопитающих получены на стационарах Скандинавии и Восточной Фенноскандии. Учеты грызунов на стационарах начались в Лапландском заповеднике с 1936 г., в Килписъярви (Финляндия) – с 1946, в Кандалакшском заповеднике – с 1952, на стационаре Каркку в Карелии – с 1965, на стационаре Финзе в Норвегии – с 1970 г. (Семенов–Тян-Шанский, 1970; Катаев, 2012; Ивантер

и др., 2015; Virtanen et al., 1997; Henttonen, 2014; Stenseth, 1999; Angerbjorn et al., 2001). Многолетние популяционные исследования мелких млекопитающих носят не только прикладной, но и фундаментальный характер, способствуют познанию закономерностей функционирования северо-таежных экосистем.

Красно-серая полевка – широко распространенный вид лесных полевок северной Евразии. На Кольском Севере (как зоне оптимума) численность вида высока, и ее динамика контролируется набором функциональных факторов, изученных недостаточно полно. Выявленная структура временных рядов динамики численности красно-серой полевки может являться и видовым признаком, и функцией либо внешних воздействий, либо их суммирующего воздействия, определяющего экологические предпочтения популяции. Уровень численности животных регулируется умеренно прохладным и влажным климатом с низкими среднегодовыми температурами и дефицитом осадков летом и осенью, а также ранним сходом снега и поздним его становлением. В настоящее время отрицательного тренда численности красно-серой полевки на территории региона не выявлено (Окулова, Катаев, 2003).

Вопросы экологии другого массового вида – норвежского лемминга, служили предметом спе-

¹ Катаев Геннадий Данилович – вед. науч. сотр. Лапландского государственного природного биосферного заповедника (kataev105@yandex.ru; kataev@laplandzap.ru).

циального рассмотрения многих авторов (Семенов–Тян-Шанский, 1972; Кошкина, 1961, 1962; Henttonen, Kaikusalo, 1993; Stenseth, 1999 и др.). Большинство исследований были выполнены в традиционном эколого-функциональном плане без рассмотрения реакции грызунов на меняющиеся условия природной среды. Глобальные процессы по-разному проявляются на уровне региона. Поиск причинно-следственных связей между многолетней динамикой метеовеличин (поля температур, осадков) и состоянием биоты представляется актуальной задачей экологических исследований (Соопе, 1975; Максимов, Ермаков, 1985; Чернов, Пенев 1993; Катаев, Окулова, 2010; Шутова и др., 2008; Wielgolaski, 2001; Kozlov, Berlina, 2002; Ims, Fuglei, 2005; Ims, 2008 и др.). Изменение температуры приземного слоя атмосферы Земли может сказаться не только на нарушении структурно-функциональной устойчивости, но и на биоразнообразии и численности популяций короткоцикловых млекопитающих, особенно видов-эндемиков. Температурному фактору в существовании популяций северных животных придается экстремальное значение. Механизм поддержания теплового баланса является одной из важнейших морфофизиологических функций организма млекопитающих. Известно, что их приспособления к температурным условиям могут рассматриваться как взаимосвязь двух основных явлений: температурных адаптаций и приспособительного поведения. Характер их взаимодействия может вести к смещению видовых спектров, определяет плотность населения вида. Пути адаптации организма к условиям среды носят различный характер, а поддержание энергетического баланса видоспецифично и неоднозначно (Иванов, 1928; Большаков, 1972; Кряжмский, Большаков, 2008). Население животных или их модельные виды могут выступать в роли «зоологических маркеров» средовых воздействий и, в частности, особенностей климата в регионе (Алфимов, Берман, 2009).

Степень толерантности позвоночных животных к климату определяется непрямими методами и основана на допущениях. Связь между температурой воздуха, пространственной структурой популяций и видовым составом населения была количественно представлена на примере животных Арктики (Чернов, Пенев, 1993). При этом считается, что диапазоны температур для существования видов остаются неизменными, а их распространение определяется климатом. Норвежский лемминг как вид-эндемик быстрее других млекопитающих реагирует на изменения климата и режима снежного накопления и выступает в этом случае в роли био-

логического индикатора природных процессов и явлений на Кольском Севере. Вопрос о цикличности обилия норвежского лемминга и других мелких грызунов достаточно актуален, поскольку касается количественного прогнозирования практически важного в биогеоценозе кормового ресурса большинства наземных и пернатых хищников Кольского Заполярья (Катаев, Окулова, 2007).

Материалы, место и методы работы

Стационар Ельнюн (67°39' с.ш., 32° 36' в.д.) находится в центре Кольского полуострова, в его материковой и гористой части. Количественные учеты мелких млекопитающих здесь проводят ежегодно с 1936 г., за исключением одного перерыва в военные 1942–1945 гг. Учеты численности зверьков проводят методом ловушко-линий (Кучерук, 1963). Линия ориентирована от подножия к вершине Чуна-тундры, состоит из 100 ловушек Геро и работает 5 суток. В качестве приманки используют кубики подсушенного ржаного хлеба, пропитанные нерафинированным подсолнечным маслом. Ловушки расставляют на расстоянии 10 м одна от другой. Проверка линии осуществляется один раз в сутки. Относительную численность зверьков оценивают по числу их попаданий на 100 ловушко-суток. В годы высокой численности мелких млекопитающих обычный показатель численности – число пойманных зверьков на 100 ловушко-суток, отстает от изменений их обилия в природе. Для обеспечения пропорциональности между природной численностью животных и показателем их учета О.И. Семенов–Тян-Шанский (1970) предложил учитывать занятость ловушек, определять их эффективное количество (T_e):

$$T_e = \frac{1}{2} (T_s + T_f),$$

где T_s – число ловушек, настороженных в начале учета, T_f – число ловушек, оставшихся нетронутыми в конце учета. Число добытых зверьков, отнесенное к эффективному числу ловушек, дает улучшенный показатель учета.

Учетные работы проводят в первой декаде сентября, по окончании периода размножения грызунов. Продолжительность циклов рассчитывали от фазы депрессии до года перед наступлением очередной депрессии численности. Всего отработано лично автором более 20 500 ловушко-суток за период с 1973 г. по настоящее время. Дополнительно привлечен материал со стационара, собранный коллегами по Лапландскому заповеднику в объеме 18 000 ловушко-суток.

Мониторинг численности норвежского лемминга осуществляли путем прямых наблюдений в за-

поведнике, а вне его территории по опросным данным. Специфика жизнедеятельности и поведения норвежских леммингов, в частности кормодобывание и миграция, а также яркий окрас позволяют визуально безошибочно выделять их среди населения мышевидных грызунов. Дополнительно проводили регистрацию следов жизнедеятельности грызунов, а также искали их с помощью обученной собаки (Дунаева, Катаев, 2011). С 1929 по 1972 гг. фактическим материалом служили данные картотеки биологических наблюдений сотрудников заповедника. В период массового размножения норвежских леммингов в склоновых лесах и горных тундрах обращают на себя внимание мозаично расположенные участки отмирающего побуревшего мха из рода *Polytrichum*. Учет встреченных мест с потравленной леммингами растительностью позволил выявить биотопы, оптимальные для вида по кормовым условиям.

С 1974 г. учеты леммингов проводили методом стандартных ловчих канавок (Кучерук, 1963). В Чуна-тундре они оборудованы у подножия (предгорно-лесной пояс), в середине (горно-лесной пояс) и близ вершины (горно-тундровый пояс) склона. Нижняя канавка находится в ельнике зеленомошно-разнотравно-черничном (160 м над ур. моря), средняя – в ельнике зеленомошно-чернично-вороничном (260 м над ур. моря) и верхняя канавка – в горно-тундровом поясе лишайниково-воронично-черничном (340 м над ур. моря) с *Betula nana*, *Juniperus commune*, *Salix glauca*.

Анализ полученных данных показывает, что использование метода ловчих канавок позволяет, во-первых, регистрировать факт присутствия норвежских леммингов в изучаемом регионе даже вне периодов их массового размножения; во-вторых, сравнивать плотность населения зверьков в разных биотопах; в-третьих, определять многолетнюю численность вида; в-четвертых, получать достоверный количественный материал для сравнения уровней численности леммингов во всем их ареале. Нами освоен способ использования цилиндров с направляющими канавками и в зимние месяцы года. Для этого к металлической крышке каждого из пяти цилиндров по осени вертикально крепилась рейка длиной 1,5 м. Зимой, как показали экспериментальные проверки, ловчая канавка свободна от снега и представляет собой тоннель, позволяющий грызунам перемещаться. Используя эту особенность подснежного существования леммингов, мы зимой с помощью рейки поднимали крышки и открывали цилиндры, не раскапывая снег. Время экспозиции канавки составляло двое суток, затем цилиндры закрывались посредством

опускания рейки. Проверка цилиндров и извлечение из них животных осуществлялись весной, сразу после схода снежного покрова. Разработка и применение в полевых условиях нашей методики позволяет получать данные о биологии размножения и половозрастной структуре популяции леммингов и других видов микромаммалий в зимнее время года. В последнее время для обнаружения леммингов в годы их низкой численности использовали видеорегистраторы, которые выставляли в оптимальных местах обитания грызунов (Мионов и др., 2016). При обработке результатов численности леммингов использовали данные визуального учета обилия животных по бальной критериальной системе (Angerbjorn et al., 2001; Краснов, 2003) с дополнениями:

балл 0 – полное отсутствие визуальных встреч зверьков (очень низкая численность);

балл 1 – (1–5) встреч за сезон одним наблюдателем (низкая численность);

балл 2 – (6–10) встреч (средняя численность);

балл 3 – (11–50) встреч (высокая численность);

балл 4 – (51–100) встреч (очень высокая численность);

балл 5 – 101 и более встреч, миграции, случаи гибели животных (массовое размножение).

При характеристике межгодовых популяционных циклов леммингов уровни их пиков на графиках количественно не дифференцировали, ограничиваясь рассмотрением территориальной синхронности в колебаниях численности и продолжительности периодов депрессий.

Результаты

В изученном регионе к доминантам отнесены норвежский лемминг (*L. lemmus*), красно-серая полевка (*Cl. rufocanus*), бурозубки обыкновенная (*S. araneus*) и средняя (*S. caecutiens*), к субдоминантам – полевки красная (*Cl. rutilus*) и рыжая (*Cl. glareolus*). В отдельные годы зарегистрирована высокая численность серых полевок, особенно экономок (*Microtus oeconomus*) и спорадически темных (*M. agrestis*). Редко на стационаре регистрируются лесной лемминг (*Myopus schisticolor*), обыкновенная кутора (*Neomys fodiens*), крошечная (*S. minutissimus*) и малая бурозубки (*S. minutus*). На стационаре за время его существования не отмечена только водяная полевка (*Arvicola terrestris*), ранее широко распространенная в регионе. Норвежские лемминги попадают в ловушки Геро (капканы) на хлебную приманку очень редко и только в годы своей высокой численности, например в 1946, 1977, 1978, 1982 и 2015 гг. (табл. 1, 2).

Т а б л и ц а 1

Периодичность пиков численности норвежского лемминга в разных частях ареала (число лет)

| Регион | Период наблюдений | | | |
|---|-------------------|---------------|---------------|---------------|
| | 1929–1946 гг. | 1947–1983 гг. | 1984–2015 гг. | 1929–2015 гг. |
| Норвегия, Финзе | 3,4 | 7,0 | 6,2 | 5,7 |
| Финляндия, Килписъярви | 3,4 | 7,0 | 10,3 | 6,6 |
| Норвегия, Финнмарк | 4,3 | 7,0 | 7,8 | 6,6 |
| Швеция, Ямтланд | 3,4 | 5,0 | 15,5 | 6,1 |
| Россия, Кольский полуостров, центральный район | 3,4 | 8,8 | 10,3 | 7,2 |
| Россия, Кольский полуостров, Восточный Мурман, Гавриловские острова | 8,5 | 5,8 | 3,9 | 4,5 |
| Россия, Кольский полуостров, Кандалакшский залив, Кибринский берег | 8,5 | 11,7 | 15,5 | 12,3 |
| Россия, Кольский полуостров, Хибины | 3,4 | 8,7 | 10,3 | 7,2 |

У красно-серой полевки за 80-летний мониторинг было прослежено 18 полных популяционных циклов (1 трехлетний, 9 четырехлетних, 6 пятилетних и 2 шестилетних, табл. 2). Изменения в динамике численности этого фонового вида обнаруживались после 1955 г., когда некоторые из фаз отдельных популяционных циклов продлевались на год или два с сохранением биологических параметров. Для сравнения приведем данные, полученные финскими коллегами на стационаре Килписъярви (69° 03' с.ш., 20° 48' в.д.). За 43-летний период наблюдений подъемы численности красно-серой полевки были зарегистрированы в 1949–1950, 1954–1955, 1959–1960, 1963–1964, 1969, 1973–1974, 1977–1978, 1981–1983, 1987–1988 и в 1992 гг., а депрессии численности вида – в 1951, 1957, 1961, 1965, 1971, 1979, 1984, 1989 и 1995 гг. (Henttonen, Wallgren, 2001). Сравнение этих результатов многолетних мониторинговых исследований с нашими данными (табл. 2) показало, что колебания численности этого доминирующего вида происходят синхронно на значительной территории Восточной Фенноскандии (Катаев, 2015).

В течение цикла половой и возрастной состав популяции красно-серой полевки претерпевает изменения, характерные для каждой из последовательно сменяемых друг друга фаз. В связи с этим различен и темп размножения полевок – высокий

в фазах нарастания и низкий в фазе пика численности. Установлено, что доля размножающихся сеголетков наибольшая в год, предшествующий пику; именно для фазы нарастания численности характерен самый высокий темп размножения грызунов. В фазе пика численности репродуктивный потенциал популяции наиболее низок. В большинстве фаз цикла, за исключением фазы нарастания численности, в популяции красно-серых полевок преобладают самки. Фаза депрессии характеризуется самым высоким коэффициентом смертности животных. В этот период, а также в год с высоким темпом размножения популяции лесных полевок в значительной степени обновляются. В фазе депрессии и нарастания все сеголетки, как правило, успевают принести потомство, их доля в населении наибольшая и превышает долю перезимовавших особей. В фазах подъема и пика доля сеголетков, не достигших половой зрелости, наибольшая. При спаде численности основу осенней популяции красно-серой полевки составляют размножающиеся сеголетки. Наиболее однородной возрастной группой к осени на протяжении всего цикла следует считать когорту перезимовавших особей в возрасте 1 года и старше. При изучении всего разнообразия динамических процессов мы провели сравнение возрастного состава населения красно-серой полевки на протяжении полувека. Наибольшие

Т а б л и ц а 2

Результаты учетов численности мелких млекопитающих в 1936–2016 гг. в центральной части Кольского полуострова, стационар Ельнюн

| Год | Порядковый номер цикла | Число ловушко-суток | Поймано зверьков | Показатель учета на 1000 ловушко-суток (улучшенный показатель) | | | | | |
|------|------------------------|---------------------|------------------|--|----------------|-------|---------|-------------------------|------------|
| | | | | суммарный | лесные полевки | | | серая полевка, лемминги | землеройки |
| | | | | | красно-серая | рыжая | красная | | |
| 1 | 2 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| 1936 | I | 409 | 28 | 68 | 0 | 34 | 2 | 0 | 32 |
| 1937 | I | 391 | 145 | 361 | 84 | 254 | 5 | 5 | 13 |
| 1938 | I | 316 | 261 | 824 | 477 | 259 | 25 | 53 | 10 |
| 1939 | II | 495 | 6 | 12 | 2 | 4 | 4 | 0 | 2 |
| 1940 | II | 306 | 83 | 271 | 45 | 215 | 4 | 0 | 7 |
| 1941 | II | 269 | 261 | 970 | 305 | 658 | 7 | 0 | 0 |
| 1942 | II | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 1943 | III | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 1944 | III | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 1945 | III | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 1946 | III | 332 | 212 | 640 | 450 | 151 | 2 | 36 | 3 |
| 1947 | IV | 478 | 28 | 59 | 59 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1948 | IV | 452 | 67 | 148 | 49 | 53 | 0 | 0 | 46 |
| 1949 | IV | 365 | 231 | 633 | 384 | 205 | 19 | 0 | 22 |
| 1950 | IV | 366 | 236 | 645 | 583 | 23 | 14 | 0 | 25 |
| 1951 | V | 999 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1952 | V | 482 | 28 | 58 | 19 | 25 | 0 | 0 | 14 |
| 1953 | V | 419 | 138 | 331 | 105 | 144 | 5 | 0 | 77 |
| 1954 | V | 334 | 88 | 263 | 147 | 86 | 0 | 3 | 27 |
| 1955 | VI | 476 | 32 | 67 | 42 | 10 | 0 | 0 | 15 |
| 1956 | VI | 268 | 42 | 156 | 70 | 56 | 0 | 0 | 30 |
| 1957 | VI | 229 | 95 | 415 | 140 | 214 | 4 | 0 | 57 |
| 1958 | VI | 313 | 193 | 617 | 520 | 84 | 3 | 0 | 10 |
| 1959 | VI | 386 | 140 | 362 | 313 | 13 | 5 | 0 | 31 |
| 1960 | VII | 496 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| 1961 | VII | 487 | 11 | 22 | 12 | 2 | 2 | 0 | 8 |
| 1962 | VII | 371 | 207 | 558 | 402 | 86 | 0 | 0 | 70 |
| 1963 | VII | 330 | 203 | 614 | 584 | 3 | 0 | 0 | 15 |
| 1964 | VII | 364 | 192 | 513 | 430 | 0 | 0 | 0 | 79 |
| 1965 | VIII | 482 | 19 | 39 | 10 | 0 | 0 | 0 | 29 |
| 1966 | VIII | 478 | 23 | 48 | 19 | 0 | 0 | 0 | 29 |
| 1967 | VIII | 464 | 54 | 116 | 69 | 2 | 0 | 0 | 45 |
| 1968 | VIII | 458 | 61 | 133 | 85 | 4 | 0 | 7 | 37 |
| 1969 | VIII | 430 | 99 | 230 | 151 | 28 | 0 | 37 | 14 |
| 1970 | VIII | 413 | 130 | 315 | 255 | 27 | 0 | 19 | 14 |
| 1971 | IX | 457 | 43 | 94 | 61 | 7 | 0 | 0 | 26 |
| 1972 | IX | 454 | 79 | 174 | 42 | 26 | 0 | 0 | 106 |
| 1973 | IX | 367 | 254 | 692 | 499 | 65 | 0 | 14 | 114 |

Окончание табл. 2

| 1 | 2 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|------|-------|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|-----|
| 1974 | IX | 356 | 202 | 567 | 455 | 48 | 0 | 0 | 64 |
| 1975 | X | 476 | 25 | 52 | 48 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| 1976 | X | 460 | 60 | 130 | 28 | 2 | 0 | 0 | 100 |
| 1977 | X | 340 | 226 | 664 | 508 | 56 | 0 | 56 | 44 |
| 1978 | X | 358 | 142 | 397 | 358 | 0 | 0 | 33 | 6 |
| 1979 | XI | 491 | 7 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 |
| 1980 | XI | 466 | 43 | 92 | 22 | 6 | 2 | 2 | 60 |
| 1981 | XI | 321 | 142 | 442 | 274 | 56 | 6 | 50 | 56 |
| 1982 | XI | 324 | 219 | 676 | 611 | 19 | 3 | 37 | 6 |
| 1983 | XI | 432 | 80 | 185 | 174 | 0 | 0 | 2 | 9 |
| 1984 | XII | 488 | 11 | 22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 |
| 1985 | XII | 470 | 44 | 93 | 36 | 2 | 0 | 0 | 55 |
| 1986 | XII | 425 | 117 | 275 | 244 | 0 | 0 | 26 | 4 |
| 1987 | XII | 318 | 312 | 981 | 896 | 0 | 0 | 57 | 28 |
| 1988 | XII | 400 | 175 | 438 | 428 | 0 | 0 | 8 | 2 |
| 1989 | XII | 496 | 5 | 10 | 6 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| 1990 | XIII | 472 | 27 | 57 | 40 | 0 | 0 | 0 | 17 |
| 1991 | XIII | 404 | 158 | 391 | 344 | 2 | 0 | 15 | 30 |
| 1992 | XIII | 384 | 170 | 443 | 383 | 0 | 0 | 8 | 52 |
| 1993 | XIII | 458 | 64 | 140 | 140 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1994 | XIV | 487 | 16 | 33 | 27 | 0 | 2 | 0 | 4 |
| 1995 | XIV | 485 | 16 | 33 | 29 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| 1996 | XIV | 423 | 103 | 244 | 225 | 0 | 5 | 0 | 14 |
| 1997 | XIV | 423 | 150 | 354 | 347 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| 1998 | XIV | 406 | 109 | 268 | 266 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| 1999 | XV | 477 | 21 | 44 | 19 | 0 | 0 | 0 | 25 |
| 2000 | XV | 482 | 27 | 56 | 6 | 0 | 0 | 0 | 50 |
| 2001 | XV | 445 | 77 | 173 | 47 | 0 | 5 | 0 | 121 |
| 2002 | XV | 417 | 100 | 239 | 183 | 14 | 7 | 2 | 33 |
| 2003 | XV | 373 | 179 | 480 | 364 | 54 | 11 | 3 | 48 |
| 2004 | XV | 411 | 94 | 228 | 214 | 12 | 0 | 0 | 2 |
| 2005 | XVI | 477 | 28 | 58 | 13 | 8 | 6 | 0 | 31 |
| 2006 | XVI | 405 | 118 | 290 | 69 | 126 | 7 | 0 | 88 |
| 2007 | XVI | 360 | 231 | 642 | 553 | 53 | 8 | 11 | 17 |
| 2008 | XVI | 376 | 185 | 492 | 412 | 13 | 3 | 5 | 59 |
| 2009 | XVII | 485 | 22 | 45 | 8 | 0 | 0 | 0 | 35 |
| 2010 | XVII | 450 | 76 | 169 | 47 | 2 | 11 | 0 | 106 |
| 2011 | XVII | 507 | 293 | 953 | 826 | 19 | 62 | 19 | 25 |
| 2012 | XVII | 500 | 80 | 160 | 160 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2013 | XVIII | 498 | 43 | 95 | 33 | 0 | 0 | 0 | 59 |
| 2014 | XVIII | 506 | 203 | 550 | 49 | 11 | 3 | 0 | 46 |
| 2015 | XVIII | 498 | 286 | 574 | 500 | 0 | 10 | 22 | 42 |
| 2016 | XIX | 500 | 4 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 |

изменения коснулись двух фаз цикла – нарастания и подъема. В первом случае доля перезимовавших особей в популяции сократилась, а во втором – увеличилась (Окулова, Катаев 2003). Некоторые пики численности красно-серых полевков и норвежских леммингов хронологически совпадают (1938, 1946, 1958, 1970, 1977, 1982, 2011 и 2015 гг.). Депрессии численности населения обоих видов почти всегда наступали одновременно и бывали очень глубокими (1939, 1951, 1960, 1965, 1979, 1984, 1989, 2000, 2009, 2013 и 2016 гг.).

На Кольском полуострове из-за обширности его территории наиболее полные данные по динамике численности норвежского лемминга получены в основном для района Лапландского заповедника (Семенов–Тян-Шанский, 1972; Кошкина, Халанский, 1962; Дунаева, Катаев, 2011; Катаев, 2012). За период в 88 лет были зарегистрированы всего 10 случаев массового размножения вида. Кроме этих лет, норвежских леммингов отмечали в 9 случаях между пиками, когда их численность была незначительной (рис. 1). В прослеженной динамике их численности следует отметить редкий случай, когда массовое размножение леммингов длилось не два, как обычно, а три и четыре года подряд в 1977–1979 и 1968–1971 гг. Тогда начало их массового размножения пришлось на юг Кольского полуострова, а затем охватило его центральную и северную части. Обнаружено, тем не менее, что период массового размножения грызунов в каждой отдельной местности ограничивался лишь двумя годами и не продолжался на третий. Случалось, что норвежские лемминги отмечались в единич-

ных случаях только в течение одного года, например в 1986 и 1998 гг. В соседних регионах, например на севере Норвегии (окрестности г. Хаммерфест), массовое размножение норвежских леммингов отмечали в 1969–1970 и 1975–1976 гг., а на п-ве Варангер нарастание численности леммингов происходило с осени 2006 по весну 2007 г. (Angerbjorn et al., 2001; Ims, 2008). После длительного перерыва зарегистрировано появление леммингов осенью 2007 г. и позднее в 2011 г. на приграничной российско-норвежской территории в долинных биотопах р. Паз (Катаев, 2015). На Белом море в районе Кандалакшского залива массовые размножения норвежских леммингов происходили в 1957–1958, 1978 и 1981–1982 гг. (Бойко, 1984). На побережье Баренцева моря (острова Гавриловского архипелага, с. Териберка, пос. Дальние Зеленцы) леммингов в значительном количестве регистрировали в 1930, 1934, 1953–1954, 1978, 1981, 1987, 1994 и 2007 гг. (Кошкина, Кищинский, 1958; Краснов, 2003). Локализованная плотность населения норвежских леммингов наблюдалась в 1996, 2000, 2007 и 2008 гг. в южных, юго-западных районах Кольского полуострова и в Хибинах. Так, после 1982–1983 гг. массовое появление норвежских леммингов впервые после долгого перерыва зарегистрировано в 2000 г. на юге Кольского полуострова (Канозеро), в 2001 г. – в горной части Финляндии. На крайнем северо-востоке Норвегии и на Кольском полуострове эти лемминги не были массовыми до ноября 2002 г., когда прямые учеты грызунов были прекращены после установления снежного покрова.

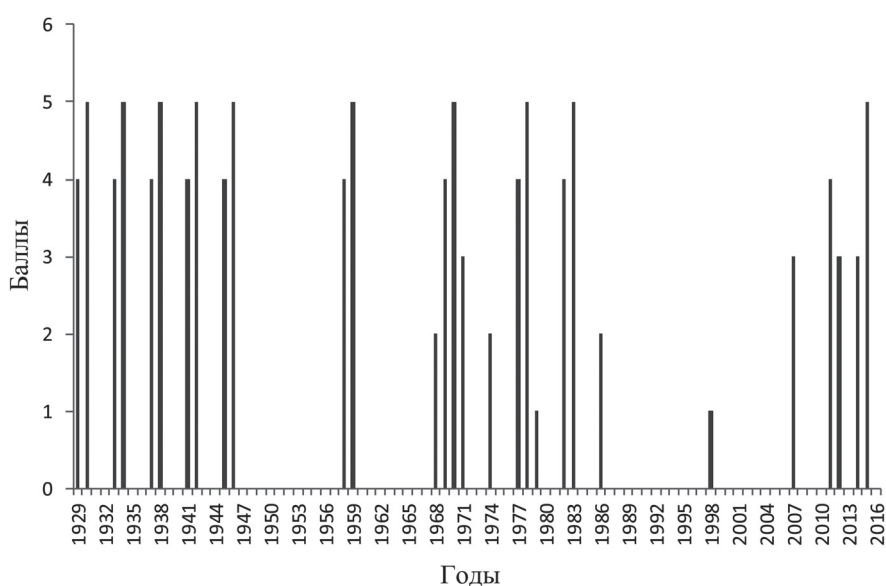


Рис. 1. Динамика численности норвежских леммингов в центральной части Кольского полуострова, Лапландский заповедник, 1929–2016 гг.

Динамика численности норвежского лемминга в его ареале, за исключением Кольского полуострова, прослежена за период с 1862 г. (Angerbjorn et al., 2001). В северных горных районах Норвегии пики численности норвежского лемминга наблюдались в следующие годы: 1929–1930, 1933–1934, 1937–1938, 1940–1941, 1944–1945, 1948–1949, 1959–1960, 1969–1970, 1977–1978, 1984–1985, 2002–2003 и 2006–2007 (Stenseth, 1999; Ims, Fuglei, 2005; Ims, 2008). В Норвегии пики численности вида отмечались чаще всего на юго-западных горных территориях. За период с 1862 по 1995 г. пики наблюдались в среднем каждые 4,5 года (Angerbjorn et al., 2001). В этом регионе, по наблюдениям на горном стационаре Финзе, высокую численность норвежских леммингов регистрировали в 1974, 1988 и 1994 гг., среднюю – в 1971, 1982 и 1991 гг., низкую – в 1978 и 1986 гг. (Framstad, 1995). В северной Финляндии массовые размножения леммингов происходили в 1929–1930, 1933–1934, 1937–1938, 1940–1941, 1945–1946, 1959–1960, 1969–1970, 1973–1974, 1978, 1982–1983, 2001–2002 и 2007 гг. (Laine, Henttonen 1983; Henttonen, 1995; Angerbjorn et al., 2001; Ims, 2008). В разных частях Фенноскандии и в разные периоды продолжительность между соседними пиками численности варьирует от 4–10 лет на севере до 15–30 лет на юге (Henttonen, 1995).

Сравнительный пространственно-временной анализ показал почти полное совпадение периодов массового размножения норвежских леммингов в начальный период наблюдений. В дальнейшем движение численности леммингов в различных частях ареала утратило цикличность и синхронность флуктуаций. Произошло увеличение продолжительности фазы депрессии в популяционных циклах грызунов почти во всех пунктах наблюдения (табл. 1).

Обилие леммингов наблюдали, как правило, в течение двух смежных лет, после чего всегда наступал спад численности. У норвежских леммингов четырехлетние популяционные циклы повторялись с 1929 по 1945 г. (рис. 1). В дальнейшем ритмичность изменения численности нарушилась, массовые размножения арктических грызунов стали фиксироваться через 13, 11, 8 и 5 лет. На рубеже 1970–1980-х годов произошел сбой в динамике численности леммингов. За последние 25 лет появление леммингов в среднем каждые 8 лет становится реже. Произошедшее удлинение популяционных циклов норвежского лемминга привело к многолетнему отрицательному тренду их численности.

Особого внимания заслуживает вопрос сбоя цикличности и, в частности, регистрации продол-

жительных депрессий численности. Имеющийся ряд наблюдений по количественной характеристике населения леммингов показывает, что первый продолжительный перерыв в их динамике произошел в 1947–1957 гг., как в центральных районах Кольского полуострова, так и в Финляндии в районе Килписъярви (Oksanen et al., 1992). После этой первой продолжительной паузы пики численности грызунов стали наблюдаться нерегулярно и редко. Следует отметить, что несмотря на различную продолжительность депрессий оба года пикового периода продолжают характеризоваться высокой численностью животных. После массового размножения в 1983 г. в центральных районах Кольского полуострова наступила самая длительная депрессия численности, которая продолжалась 18 лет. На территории Лапландского заповедника популяционная пауза между двумя последними пиками численности вида была рекордной по продолжительности – с 1983 по 2014 г. Нарушения в динамике численности леммингов начали обнаруживаться и в других частях ареала с середины 80-х годов – сначала в районе Ботнического залива, затем к 1990 г. на территории средней Финляндии, юго-восточной Норвегии и центральной Швеции (Hansson, Henttonen, 1995).

Другой вид лемминга – лесной, встречается реже норвежского, у него подъемы численности происходили в 1933–1934, 1937–1938, 1958–1959, 1969–1970 и 2014–2015 гг. Кроме того, лесные лемминги отмечены на Кольском полуострове вне указанных периодов массового размножения: в его центральной части в 1971, 1998–1999 гг. и в южной части в 1982–1983, 1987–1988, 1991 и 1996 гг. (Катаев, Катаева, 1999; Бойко, 2002). В 2002 г. лесных леммингов отметили в центре и на юге Кольского полуострова. В 2011 г. этот вид отмечен как в центральных, так и в северо-западных районах Мурманской обл. Кроме лесных полевок и леммингов изучали серых полевок и землероек, по динамике численности которых был накоплен большой материал. За 80-летний период у серых полевок трехлетние популяционные циклы регистрировались до 1982 г., позднее они сменились четырехлетними.

Изменение численности двух доминирующих видов – обыкновенной и средней бурозубок – происходит синхронно. Численность малой бурозубки в Лапландском заповеднике незначительна и характер ее многолетних колебаний за изученный промежуток времени не прослеживается. Среди насекомоядных млекопитающих видовое соотношение за период с 1973 по 2016 г. обыкновенной, средней и малой бурозубок на стационаре выражается в среднем как 54:39:7% соответственно.

Общий показатель численности для трех указанных видов землероек изменялся в период с 1936 по 1950 г. с шестилетним ритмом – каждые три года низкой численности сменялись тремя годами обилия животных. Далее последовал сбой в периодичности, после которого длительность популяционных циклов сократилась до 4 лет. С 1986 г. наступил новый сбой (продолжающийся до настоящего времени) в динамике численности насекомоядных млекопитающих – цикличность отсутствует, значения показателя численности, полученные в результате почти ежегодной регистрации животных, варьируют от 0,5 до 9,5 экз. на 100 ловушко-суток. В динамике численности обыкновенной бурозубки с 1962 по 2016 г. прослежены 8 «землеройковых» лет, когда численность вида составляла 4 экз. и более на 100 ловушко-суток, 12 лет были крайне бедными на землероек, когда их численность не превышала 0,5 экз. на 100 ловушко-суток, и 34 года характеризовались промежуточной численностью. Число последовательных лет с высокой и средней численностью животных составляло от 1 до 5, а с минимальной – от 1 до 3. Неритмичные в целом флуктуации численности популяции обыкновенной бурозубки в отдельные промежутки времени (1976–1985 гг.) демонстрировали четырехлетнюю периодичность (рис. 2). Цикличность численности землероек мало связана с цикличностью численности полевок; иногда пики совпадают, но чаще колебания численности асинхронны. В редкие годы общих депрессий обилие землероек обычно выше, чем полевок. Степень коррелятивной взаимосвязи между индексами численности населения землероек и лесных полевок незначительна и но-

сит отрицательный характер. Для бурозубок Кольского Севера характерно сохранение численности на низком уровне на протяжении двух смежных лет. Кроме вышеназванных видов, на Кольском полуострове впервые были обнаружены: крошечная бурозубка – в 1991 г. на территории Лапландского заповедника (67° 36' с.ш.; 32° 10' в.д.) и равнозубая бурозубка – в 1997 г. на территории заповедника Пасвик (69° 15' с.ш.; 28° 40' в.д.), которых мы относим к группе крайне малочисленных (Катаев, 1999).

Общий показатель численности бурозубок колебался по годам от 0,2 до 9,5 и составил за все годы учетных работ в среднем 2,4 экз. на 100 ловушко-суток. Сравнительно невысокий показатель обилия землероек (в 2 раза ниже, чем в расположенной южнее Карелии (Ивантер и др., 2015)) можно объяснить как бедностью и неустойчивостью кормовой базы насекомоядных животных, так и малоблагоприятными для их существования климатическими условиями. Полной синхронности в динамике численности обыкновенной бурозубки в северо-западном регионе России не прослеживается, годы высокой или низкой численности землероек Карелии и Кольского полуострова не совпадают, обнаруживая отставание или опережение на один год.

В ряду возможных причин, объясняющих долгосрочную динамику биологических процессов и явлений, остановимся на метеорологических факторах. В экологии норвежского лемминга зимний период в значительной степени влияет на их существование, поскольку им свойственно подснежное размножение. Климат Кольского полуострова всецело зависит от теплого Северо-Атлантического

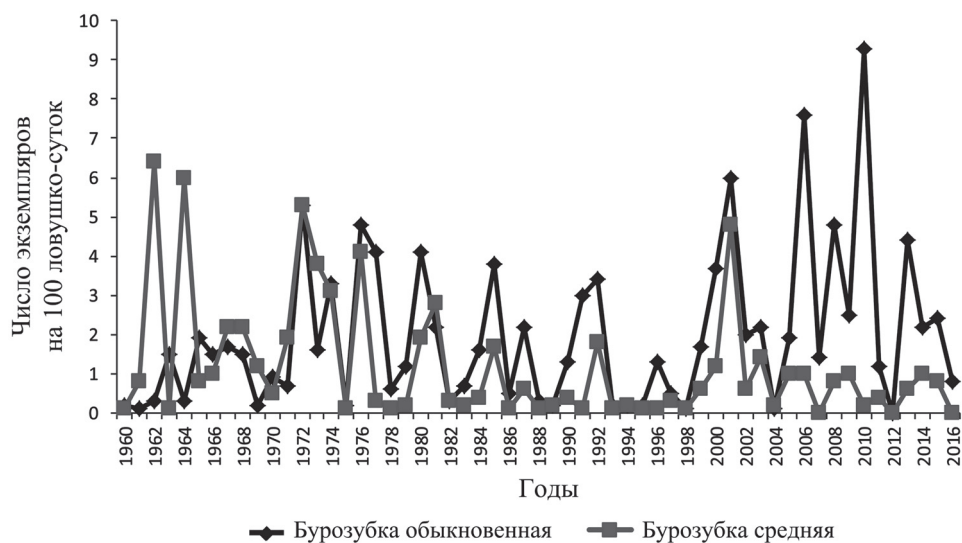


Рис. 2. Многолетние (1960–2016 гг.) изменения численности двух видов землероек-бурозубок в северо-таежных экосистемах Кольского полуострова

течения и поэтому динамика его изменений носит региональный характер. Важнейшей особенностью современного климата региона является высокая межгодовая изменчивость сроков смены сезонов. Установление первого снежного покрова в лесу стало происходить с запозданием, в результате период между первым снегом и установлением сплошного покрова сократился с 30 дней в 1930-е годы до 10 дней в 1990-е годы. На Кольском полуострове, в частности в Лапландском заповеднике, потепление сказывается на повышении среднемесячной температуры в марте, июле, октябре, в апреле и ноябре. В связи с повышением среднемесячной температуры апреля появление первых проталин и сход снега весной наблюдаются все раньше. Раньше отмечается и последний весенний заморозок (Шутова и др., 2008; Wielgolaski, 2001). При рассмотрении хода зимних температур в районе Лапландского заповедника на протяжении 60–65 лет прослеживаются две тенденции – одна в сторону похолодания (1938–1982 гг.), другая в сторону потепления (1983–2015 гг.) климата (рис. 3). В последние 15–20 лет начался рост зимних температур (в среднем на 0,26–0,42 °С). Особенно потепление сказывается на повышении среднемесяч-

ной температуры в апреле (на 2,5 °С), октябре (на 2,2 °С) и ноябре (на 2,3 °С) (Семенов, 2004; Берлина, Зануздаева, 2016).

В 1920-е и начале 1930-х годов наблюдалось повышенное количество осадков, после чего наступил относительно сухой период, продолжавшийся до начала 1950-х годов. Затем долгое время не было направленных изменений годового суммарного количества осадков, и лишь в последние годы наметилась тенденция к росту этого показателя. Увеличение их количества в последние десятилетия происходило по всему региону. Так, например, в центре Кольского полуострова среднегодовое количество осадков в период с 1936 по 2008 г. увеличилось с 415 до 563 мм с коэффициентом линейного тренда 1,4 мм/год (Катаев, Окулова, 2010). На фоне существенного роста количества осадков более дождливым стало лето, а весенние и осенние показатели почти не изменились.

Обсуждение

В результате многолетнего количественного мониторинга обнаружено, что в последние десятилетия в динамике численности населения мышевидных грызунов Кольского Севера происходит удлинение популяционных циклов, прису-

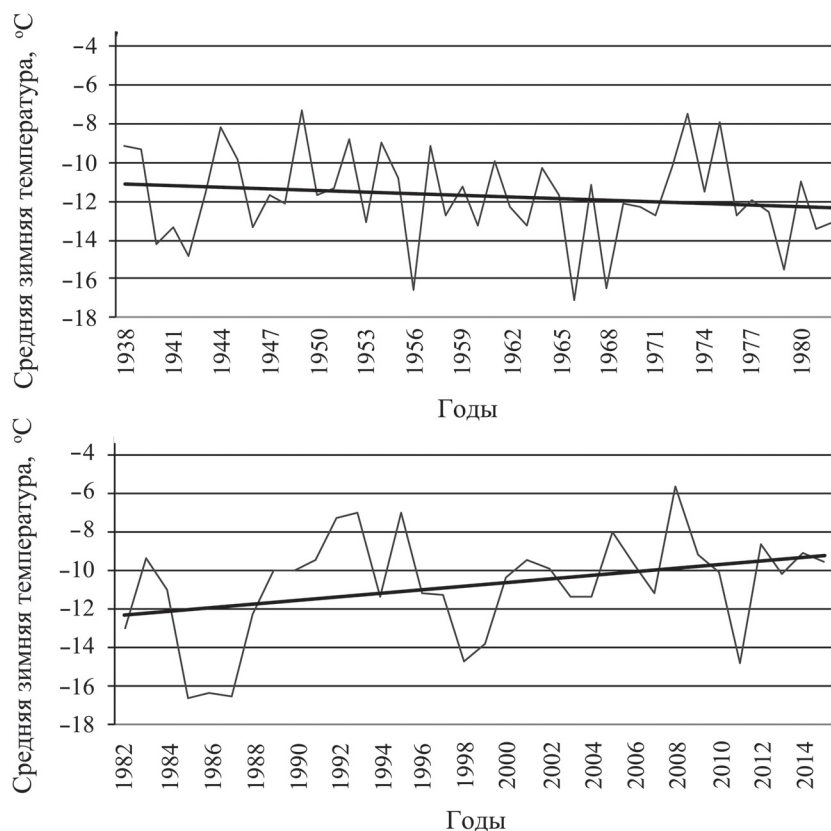


Рис. 3. Динамика изменений температуры в 1938–1982 и 1983–2015 гг. (данные метеостанции Мончегорск)

щая лесным полевым Фенноскандии четкая цикличность размывается. Это явление относится в первую очередь к лесным полевым, популяции которых еще продолжают сохранять природную ритмичность и чередование популяционных фаз (Катаев, 2012). В результате анализа популяционных циклов отмечено, что их продолжительность для красно-серой полевки постепенно увеличивалась, начиная с 1955 г. и в настоящее время составляет от 4 до 5 лет. Для региона Восточной Фенноскандии межгодовые колебания численности красно-серой полевки в большинстве районов синхронны. Сходная тенденция в указанные промежутки времени обнаружена и в популяции норвежского лемминга – продление циклов последовательно с 5,0 до 11 и даже до 18 лет. В вековом масштабе их население обнаруживает тенденцию к сокращению, многолетняя средняя численность вида падает, присутствие леммингов в регионе становится все более редким.

Популяционные циклы полевки и леммингов удлинились, в основном по причине участвовавших за последние годы многолетних депрессий. Отметим, что в популяции красной полевки цикл длиннее, чем у рыжей, также за счет большей продолжительности ее фаз депрессии. Кратность колебаний численности вида по годам очень велика. Разрывы во встречаемости красных полевки по годам достигали 11 и 18 лет (табл. 1). Среди серых полевки увеличение цикла произошло также за счет длительной фазы депрессии. При сравнении продолжительности циклов лесных и серых полевки выяснилось их примерное сходство, причем доля лет пиков численности больше у лесных, а периоды депрессии чаще наблюдаются у серых полевки. Сравнение структур циклов изученных видов полевки и леммингов выявило как общие (фазы подъема и нарастания) так и родоспецифические (фазы пика и депрессии) признаки. На основании выявленных популяционных сбоев можно предположить, что эти региональные нарушения явились откликом на начавшиеся изменения в природной среде (Катаев, Окулова, 2010).

У эндемичного вида – норвежского лемминга, массовое размножение, приводящее к высокой численности грызунов, охватывает, как правило, два смежных года. До середины 40-х годов лемминги имели короткие циклические изменения численности, позже эта закономерность была полностью нарушена. В популяции красно-серой полевки увеличение продолжительности циклов произошло позднее – с середины 50-х годов. В популяционных флуктуациях леммингов и землероек наблюдаются неритмичность и сбои

в чередовании подъемов и спадов межгодовой численности. Систематические и многолетние наблюдения за состоянием широко распространенных видов мелких млекопитающих показывают, что их население или модельные виды могут выступать в роли «зоологических маркеров» (тест-объектов) средовых воздействий и, в частности, особенностей изменения климата в регионе изучения. На фоне многолетней динамики осенней численности наблюдаются четкие сезонные биоритмы у норвежских леммингов, связанные с потенциалом размножения грызунов (Дунаева, Катаев, 2011). Их адаптивное поведение на протяжении каждого популяционного цикла протекает сходным образом и направлено на рассредоточение популяции при максимальной плотности населения. Сезонные перемещения леммингов происходят в конце второго года периода их массового размножения, и это явление обычно предшествует резкому снижению их численности. В сопредельных регионах Финляндии и Норвегии уровни численности норвежских леммингов и фазы их популяционных циклов могут не совпадать, это ведет к разногодичности момента их массового появления. Тем не менее обилие лемминговых популяций не длится более двух смежных лет. Одним из факторов, обуславливающих биоритмы населения леммингов, могут выступать их пищевые ресурсы, в частности запасы зеленых мхов *Dicranum* sp., *Polytrichum* sp., *Pleurozium* sp. и *Hylocomium* sp. в местах повышенной плотности населения грызунов. Особенности установления и схода снежного покрова определяют кормовые и защитные условия животных, отражаются на их репродуктивном потенциале.

Норвежский лемминг – вид с узким ареалом, его распространение ограничено районами Скандинавии и Восточной Фенноскандии, включая Кольский полуостров. Экологический оптимум грызуна приурочен к побережьям Норвежского и Баренцева морей, где его стабильность популяции выше, чем во внутренней материковой и южной частях региона. В Лапландском заповеднике, расположенном в центральной части Кольского полуострова, в течение периода наблюдений численность вида сокращается. Анализ собственных и литературных данных показал, что подобные количественные изменения в экологии норвежского лемминга характерны для всего его ареала. Основой происходящих популяционных перестроек вида – арктического элемента териофауны, могут быть региональные климатические изменения (Шутова и др., 2008; Катаев, Окулова, 2010). При

пульсирующих запасах корма жизненный цикл леммингов разбивается на этапы с огромными отклонениями от средних значений их численности. При достижении высокой плотности населения леммингам свойственны миграции как форма расщепления населения. Механизмы регуляции их популяций направлены на недопущение деградации моховых и травянистых сообществ и способствуют реализации всего имеющегося набора приспособлений вида к условиям среды. Биоритмы этих северных животных связаны с ограниченным запасом зимних кормовых растений, в частности зеленых мхов, процесс восстановления которых после погрызуны их грызунами затягивается на 4–8 лет (Кошкина, 1962; Катаев, 1995; Batzli et al., 1980; Oksanen et al., 1992; Ims, 1995). На численность норвежского лемминга как фоново-

го вида оказывают воздействие многочисленные хищники, их роль на протяжении популяционного цикла грызунов может усиливаться или ослабевать в зависимости от погодных и климатических факторов (Галушин, 1966; Дорогой, 1985; Катаев, Окулова, 2010; Hanski et al., 1991).

Выявление единого планетарного экологического фактора, влияющего на ритмику биологической продуктивности северных экосистем, возможно лишь с учетом его элементарных составляющих, включая антропогенные процессы. Многолетние мониторинговые исследования диких млекопитающих на охраняемых территориях позволяют дать не только количественную оценку их сообщества, но и обнаружить региональные вековые тенденции в их развитии и динамике численности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Алфимов А.В., Берман Д.И. Возможные погрешности метода общего климатического диапазона при реконструкции климата Берингии в плейстоцене // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 3. С. 365–377 [Alfimov A.V., Berman D.I. Vozmozhnye pogreshnosti metoda obshchego klimaticheskogo diapazona pri rekonstruktsii klimata Beringii v pleistotsene // Zool. Zhurn. 2009. T. 88. № 3. S. 365–377].
- Берлина Н.Г., Зануздаева Н.В. Динамика фенологических и климатических параметров на примере *Betula czerepanovii* Орлова в Лапландском заповеднике (Мурманская область) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: мат-лы VI Всерос. науч. конф. с междунар. участием / Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН. Апатиты. 2016. С. 48–52 [Berlina N.G., Zanuzdaeva N.V. Dinamika fenologicheskikh i klimaticheskikh parametrov na primere *Betula czerepanovii* Orlova v Laplandskom zapovednike (Murmanskaya oblast') // Ecologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya: mat-ly VI Vseros. Nauch. Konf. s mezhdunarodnym uchastiem / Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki Institut problem promyshlennoy ekologii Severa Kol'skogo NZ RAN. Apatity. 2016 S. 48–52].
- Бойко Н.С. Мышевидные грызуны островов и побережий Кандакшского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий / Главное управление охотничьего хозяйства и заповедников при СМ РСФСР. М., 1984. С. 5–24 [Boiko N.S. Myshchevidnye grizuny ostrovov i poberezhii Kandalakshskogo zaliva i dinamika ikh chislenosti // Melkie mlekopitayushchie zapovednykh territorii / Glavnoe upravlenie okhotnich'ego khozyaistva i zapovednikov pri SM RSFSR. M., 1984. S. 5–24].
- Бойко Н.С. Видовое разнообразие и численность млекопитающих (Mammalia L., 1758) на территории и акватории Кандакшского заповедника // IV–V Междунар. сем. «Рациональное использование прибрежной зоны северных морей». Кандакш, 19 июля 1999 г., 18 июля 2000 г. Мат-лы докл. СПб., 2002. С. 70–93 [Boiko N.S. Vidovoe raznoobrazie i chislenost' mlekopitayushchikh (Mammalia L., 1758) na territorii i akvatorii Kandalakshskogo zapovednika // IV–V Mezhdunar. Sem. "Ratsional'noe ispol'zovanie pribrezhnoi zony severnykh morei". Kandalaksha, 19 iyulya 1999 g., 18 iyulya 2000 g. Mat-ly dokl. SPb., 2002. S. 70–93].
- Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М., 1972. 199 с. [Bol'shakov V.N. Puti prisposobleniya melkikh mlekopitayushchikh k gornym usloviyam. M., 1972. 199 s.].
- Галушин В.М. Синхронный и асинхронный типы движения системы хищник-жертва // Журн. общ. биол. 1966. Т. 27. Вып. 2. С. 196–208 [Galushin V.M. Sinkhronnyi i asinkhronyi tipy dvizheniya sistemy khishchnik-zhertva // Zhurn. Obshch. Biol. 1966. N 27. Vyp. 2. S. 196–208].
- Дорогой И.В. Функционирование системы «хищники–лемминги» на острове Врангеля в 1981–82 гг. // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Восточной Сибири. Владивосток, 1985. С. 75–85 [Dorogoi I.V. Fuktсионirovanie sistemy "khishchniki-lemmingi" na ostrove Vrangelya v 1981–82 gg. // Ekologia mlekopitayushchikh tundry i redkoles'ya Severo-Vostochnoi Sibiri. Vladivostok, 1985. S. 75–85].
- Дунаева Т.Н., Катаев Г.Д. Влияние некоторых особенностей развития норвежских леммингов *Lemmus lemmus* L. на динамику их численности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. Вып. 4. С. 12–21 [Dunaeva T.N., Kataev G.D. Vliyanie nekotorykh osobennostey razvitiya norvezhskikh lemmingov *Lemmus lemmus* L. na dinamiku ikh chislenosti // Byul. MOIP. Otd. biol. 2011. T. 116. Vyp. 4. S. 12–21].
- Иванов Л.А. Солнечная радиация как экологический фактор // Тр. по прикладной ботанике. Л., 1928. Т. 18. Вып. 5. С. 22–31 [Ivanov L.A. Solnechnaya radiatsiya

- как ecologicheskii factor // Tr. po prikladnoi botanike. L., 1928. T. 18. Vyp. 5. S. 22–31].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В., Якимова А. Е. Эколого-статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих на северном пределе ареала (северо-восточное Приладожье) // Экология. 2015. № 1. С. 57–63 [Ivanter E.V., Korosov A.V., Yakimova A.E. Ecologo-stastisticheskii analiz mnogoletnikh izmenenii chislennosti melkikh mlekopitayushch na severnom predele ariala (severo-vostochnoe Priladozh'e) // Ecologia. 2015. № 1. S. 57–63].
- Катаев Г.Д. Наблюдения за кормовым поведением красно-серой полевки и норвежского лемминга в горных районах Кольского севера // Экосистемы севера: структура, адаптации, устойчивость. М., 1995. С. 134–141 [Kataev G.D. Nablyudeniya za kormovym povedeniem krasno-seroi polevki i norvezhskogo lemminga v gornyykh raionakh Kol'skogo severa // Ecosystemy severa: struktura, adaptatsii, ustoichivost'. M., 1995. S. 134–141].
- Катаев Г.Д. Обнаружение новых для Кольского полуострова видов бурозубок – крошечной (*Sorex minutissimus*) и равнозубой (*S. isodon*) // VI съезд Териологического общества. Тез. докл. Москва, 13–16 апреля 1999 г. М., 1999. С. 112 [Kataev G.D. Obnaruzhenie novykh dlya Kol'skogo poluostrova vidov burorozubok – kroshechnoi (*Sorex minutissimus*) i ravnozuboi (*S. isodon*) // VI s'ezd Teriologicheskogo obshchestva. Tez. dokl. Moskva, 13–16 aprelya 1999 g. M., 1999. S. 112].
- Катаев Г.Д. 75-летний мониторинг численности мелких млекопитающих на Кольском полуострове // Экология. 2012. № 5. С. 383–385 [Kataev G.D. 75-letnii monitoring chislennosti melkikh mlekopitayushchikh na Kol'skom poluostrove // Ecologia. 2012. № 5. S. 383–385].
- Катаев Г.Д. Мониторинг населения мелких млекопитающих северной тайги Фенноскандии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 3. С. 3–13 [Kataev G.D. Monitoring naseleniya melkikh mlekopitayushchikh severnoi taigi Fennoscandii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 3. S. 3–13].
- Катаев Г.Д., Катаева Р.И. Лесной лемминг в фауне Кольского Севера // Мат-лы науч.-практ. конф., посвященной 25-летию заповедника Пинежский. (16–25 августа 1999 года, п. Пинега). Архангельск, 1999. С. 100–103 [Kataev G.D., Kataeva R.I. Lesnoi lemming v faune Kol'skogo Severa // Mat-ly nauch.-prakt. Konf., posvyashchennoi 25-letiyu zapovednika Pinezhs-kii. (16–25 avgusta 1999 goda, p. Pinega). Arkhangel'sk, 1999. S. 100–103].
- Катаев Г.Д., Окулова Н.М. Спектры питания наземных хищников в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 1. С. 1–16 [Kataev G.D., Okulova N.M. Spektry pitaniya nazemnykh khishchnikov v soobshchestvakh pozvonochnykh zhyvotnykh Laplandskogo zapovednika. // Zool. zhurn. 2007. T. 86. № 1. S. 1–16].
- Катаев Г.Д., Окулова Н.М. Норвежский лемминг *Lemmus lemmus* L. 1758 в период глобального потепления // Докл. АН. 2010. Т. 435. № 5. С. 711–713 [Kataev G.D., Okulova N.M. Norvezhskii lemming *Lemmus lemmus* L. 1758 v period global'nogo potepleniya // Dokl. AN. 2010. T. 435. № 5. S. 711–713].
- Кошкина Т.В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М., 1957. Вып. 5. С. 3–65 [Koshkina T.V. Sravnitel'naya ecologiya ryzhikh polevok v severnoi taige // Fauna i ecologia gryzunov. M., 1957. Vyp. 5. S. 3–65].
- Кошкина Т.В. Новые данные по питанию норвежского лемминга (*Lemmus lemmus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 6. С. 15–32 [Koshkina T.V. Novye dannye po pitaniyu norvezhskogo lemminga (*Lemmus lemmus* L.) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1961. T. 66. Vyp. 6. S. 15–32].
- Кошкина Т.В. Миграции норвежского лемминга // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 12. С. 1859–1874 [Koshkina T.V. Migratsii norvezhskogo lemminga // Zool. zhurn. 1962. T. 41. Vyp. 12. S. 1859–1874].
- Кошкина Т.В., Кищинский А.А. О питании ворона в тундре Кольского полуострова и на Семи островах // Тр. Кандакшского заповедника. М., 1958. Вып. 1. С. 79–88 [Koshkina T.V., Kishchinskii A.A. O pitanii vorona v tundre Kol'skogo poluostrova i na Semi ostrovakh // Tr. Kandalakshskogo zapovednika. M., 1958. Vyp. 1. S. 79–88].
- Кошкина Т.В., Халанский А.С. О размножении норвежского лемминга на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 4. С. 604–615 [Koshkina T.V., Khalanskii A.S. O razmnozhenii norvezhskogo lemminga na Kol'skom poluostrove // Zool. zhurn. 1962. T. 41. Vyp. 4. S. 604–615].
- Краснов Ю.В. Многолетние колебания численности норвежских леммингов на острове Харлов (Семь островов, Восточный Мурман) // Птицы Арктики. Инф. бюл. междунар. банка данных по условиям размножения. М., 2003. № 5. С. 37–38 (<http://www.arcticbirds.ru>) [Krasnov Yu.V. Mnogoletnie kolebaniya chislennosti norvezhskikh lemmingov na ostrove Kharlov (Sem' ostrovov, Vostochnyi Murman) // Ptitsy Ark-tiki. Inf. byul. mezhdunar. banka dannykh po usloviyam razmnozheniya. M., 2003. № 5. S. 37–38 (<http://www.arcticbirds.ru>)].
- Кряжимский Ф.В., Большаков В.Н. Функционально-экологическая роль биологического разнообразия в популяциях и сообществах // Экология. 2008. № 6. С. 403–410. [Kryazhinskii F.V., Bol'shakov V.N. Funktsional'no-ecologicheskaya rol' biologicheskogo raznoobraziya v populyatsiyakh i soobshchestvakh // Ecologia. 2008. № 6. S. 403–410].
- Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета вредных грызунов. М., 1963. С. 159–183 [Kucheruk V.V. Novoe v metodike kolichestvennogo ucheta vrednykh gryzunov i zemleroek // Organizatsiya i metody ucheta vrednykh gryzunov. M., 1963. S. 159–183].
- Максимов А.А., Ермаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных. Новосибирск, 1985. 236 с. [Maksimov A.A., Erdakov L.N. Tsiklicheskie protsessy v soobshchestvakh zhyvotnykh. Novosibirsk, 1985. 236 s.].
- Миронов А. Д., Катаев Г.Д., Стасюк И.В. Разработка методов объективного контроля сезонной подвижности грызунов // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (X съезд Териологического общества при РАН). М., 2016.

- C. 266 [Mironov A.D., Kataev G.D., Stasyuk I.V. Razrabotka metodov ob'ektivnogo kontrolya sezonnoi podvizhnosti gryzunov // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorii. Mezhdunar. Soveshch. (X s'ezd Teriologicheskogo obshchestva pri RAN). M., 2016. S. 266].
- Насимович А.А., Новиков Г.А., Семенов-Тянь-Шанский О.И. Норвежский лемминг // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 203–262 [Nasimovich A.A., Novikov G.A., Semenov-Tyanshanskii O.I. Norwegian lemming // Fauna i ekologiya gryzunov. M., 1948. Vyp. 3. S. 203–262].
- Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки в разных частях ареала // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 9. С. 1095–1111 [Okulova N.M., Kataev G.D. Mnogoletnyaya dinamika chislennosti krasno-seroi polevki v rasnykh chastyakh areala // Zool. zhurn. 2003. T. 82. № 9. S. 1095–1111].
- Семенов А.В. Изменение температуры воздуха на Кольском полуострове и архипелаге Шпицберген, ледовитости Баренцева моря (период с 1960 по 2003 гг.) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Мат-лы Междунар. конф. 31 августа – 3 сентября 2004 г. Ч. 1. Апатиты. 2004. С. 32–33 [Semenov A.V. Izmenenie temperatury vozdukh na Kol'skom poluostrrove i arhipelaghe Shpitsbergen i ledovitosti Barenzeva morya (period s 1960 po 2003 gg.) // Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya. Mat-ly mezhdunar. konf. 31 avgusta – 3 sentyabrya 2004 g. Ch. 1. Apatity. 2004. S. 32–33].
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26 [Semenov-Tyanshanskii O.I. Tsiklichnost' v populyatsiyakh lesnykh polevok // Byul. MOIP. Otd. biol. 1970. T. 75. Vyp. 2. S. 11–26].
- Шутова Е.В., Берлина Н.Г., Филимонова Т.В., Москвичева Л.А. Влияние некоторых климатических факторов на фенологию березы пушистой (*Betula pubescens*) в условиях Кольского полуострова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 2 С. 53–61 [Shutova E.V., Berlina N.G., Filimonova T.V., Moskvicheva L.A. Vliyanie nekotorykh klimaticheskikh faktorov na fenologiyu berezy pushistoi (*Betula pubescens*) v usloviyakh Kol'skogo poluostrava // Byul. MOIP. Otd. biol. 2008. T. 113. Vyp. 2. S. 53–61].
- Angerbjorn A., Tannerfeld M., Lundberg H. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia. *Ecography* Copengagen. 2001. N 24. P. 298–308.
- Batzli G., White R., MacLean S., Pitelka F., Coller B. The herbivore-based trophic system. Pages 335–400 in: Brown J., Miller P., Tieszen L., Bunnell F. (eds.). *An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska*. Stroudsburg (PA). 1980.
- Cooper G.R. Mid-Weishelian climatic Changes in Western Europe, Re-interpeted from Coleopteran Assemblages // *Quaternary Studies*. The Rouale Society of New Zealand, Wellington. 1975. P. 101–108.
- Framstad E. The dynamics of lemmings and other rodents at Finse: variations in time and space / Research Report WWF meeting on Lemmings Finse. Ed. O. Jennersten. Norway, 20–21 April 1995. Series Som. 1995. N 3. P. 11–13.
- Hanski J., Hansson L., Henttonen H. Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle // *J. Animal. Ecol.* 1991. Vol. 60. N 1. P. 353–367.
- Hansson L., Henttonen H. General changes in rodent dynamics and possible disappearance of lemmings / Research Report WWF meeting on Lemmings Finse. Ed. O. Jennersten. Norway, 20–21 April 1995. Series Som. 1995. N 3. P. 18–19.
- Henttonen H. The dynamics of lemmings in northern Finland / Research Report WWF meeting on Lemmings Finse. Ed. O. Jennersten. Norway, 20–21 April 1995. Series Som. 1995. N 3. P. 5.
- Henttonen H. The rodent project at Pallasjarvi / L. Loven, S. Salmela (Eds), *Pallas-Symposium 1996, Metsantutkimuslaitoksen tiedonantoja*. 1997. P. 49–58.
- Henttonen H., Kaikusalo A. Lemming movements / Eds. N.S. Stenseth, R.A. Ims. *The biology of lemmings*. Linnean Soc. Symp. Series 15. 1993. P. 157–186.
- Henttonen H., Wallgren H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia / *Nordic Mountain Birch Ecosystems*. Ed. F.E. Wielgolaski. N.Y., 2001. P. 261–278.
- Henttonen, H. Long-term patterns in arvicoline rodents Finnish Lapland: the importance of community approach // *Mammals of Northern Eurasia: Life in the Northern Latitudes: The Materials of the International Scientific conference* (April, 6–10, 2014, Surgut). Surgut. 2014. P. 65–66.
- Ims R.A. Between mosses and predators: the ecology of the Norwegian lemming / Research Report WWF meeting on Lemmings Finse. Ed. O. Jennersten. Norway, 20–21 April 1995. Series Som. 1995. N 3. P. 8–9.
- Ims R.A. Locality reports from Varanger Peninsula Norway (70° 30' N, 29° 39' E) / Soloviev V. and Tomkovich P. (comp). *Arctic Birds*. M., 2008. N 10. P. 3.
- Ims R.A., Fuglei E. Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. *Bio Science*. 2005. Vol. 55. N 4. P. 311–322.
- Kozlov M.V., Berlina N.G. Decline in length of the summer season on the Kola Peninsula, Russia // *Climatic Change*. 2002. N 54. P. 387–394.
- Laine K., Henttonen H. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos*. 1983. Vol. 40. N 3. P. 407–418.
- Oksanen L., Oksanen T. Long-term microtine dynamics in north Fennoscandian tundra: the vole cycle and the lemming chaos. *Ecography*. 1992. № 15. P. 226–236.
- Stenseth N.C. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos*, 1999. Vol. 87. P. 427–461.
- Virtanen R., Henttonen H., Laine K. Lemming grazing and structure of a snowbed plant community – a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 1997. P. 155–166.
- Wielgolaski F.E. Phenological modifications in plants by various edaphic factors // *Int. J. Biometrol.* 2001. Vol. 45. P. 196–202.

**LONG-TERM (1936–2015) MONITORING OF SPECIES COMPOSITION
AND POPULATION DYNAMICS OF SMALL MAMMALS OF THE TAIGA
NORTH LAPLAND**

*G.D. Kataev*¹

Abstract. On the territory of the Lapland nature reserve in the Murmansk region (subzone of Northern taiga) is inhabited by 7 species of rodents 6 species of shrews. Monitoring populations of small mammals Micromammalia is from 1936 – the longest in Eastern Fennoscandia. Considered fluctuations in numbers of rodents on the example of the red–gray vole is the dominant species and the Norwegian lemming is endemic to the Kola Peninsula, whose habitat is restricted to Scandinavia. Tracked population dynamics of the common shrew long-term care facility. Identified failure in population cycles of voles and lemmings is invited to consider how adaptive is not a specific reaction to the transformation of the region's climate.

Key words: population dynamics of small mammals, Kola peninsula, monitoring, transformation of the climate.

¹Kataev Gennady Danilovich, Lapland State natural biosphere reserve (kataev105@yandex.ru; kataev@laplandzap.ru).