

УДК 574.34:599.323.4:630\*43(470.5)

doi: 10.17223/19988591/39/11

**Л.Е. Лукьянова**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

## **Формирование численности грызунов в пирогенных местообитаниях**

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН  
«Живая природа» № 12 (проект № 15-12-4-25).

*На основе данных по динамике численности двух видов лесных полевков (рыжей и красно-серой) и малой лесной мыши изучены особенности формирования населения грызунов в пирогенных местообитаниях на охраняемой территории после воздействия двух отличающихся по времени возникновения природных пожаров. Установлено, что на одних и тех же участках после первого и повторного возгораний процессы восстановления обилия разных видов отличаются, что связано с их неоднозначной реакцией на пирогенную трансформацию. Решающий вклад в формирование численности мелких млекопитающих на разновозрастных гарях вносит сложившийся на ранних сукцессионных стадиях комплекс факторов: уровень обилия животных и структура среды их микроместообитаний.*

**Ключевые слова:** лесные полевки; малая лесная мышь; *Clethrionomys glareolus*; *Clethrionomys rufocanus*; *Sylvaemus uralensis*; микросреда; заповедник.

### **Введение**

Лесной пожар является естественным экзогенным фактором среды циклически импульсного действия и представляет собой сложнейший комплекс физических и химических факторов. В отличие от других агентов среды, изменяющихся постепенно и ритмично, пожар действует внезапно, кратковременно и интенсивно, являясь катастрофой для всего сообщества, вызывая глубокое и длительное прямое или косвенное преобразование всех взаимосвязанных компонентов биогеоценоза [1]. В последние десятилетия на территории нашей страны отмечаются увеличение частоты и масштабов природных пожаров, что связывают с наблюдаемыми климатическими изменениями, а также рост числа лесных стихийных пожаров от молний во время гроз [2, 3]. В связи с этим остро встает проблема изучения устойчивости природных экосистем к внешним неблагоприятным факторам естественного генезиса. Получение новых данных о влиянии пирогенных воздействий, как стихийных, имеющих природный характер, так и контро-

лируемых человеком, на биотические компоненты крайне важно для сохранения биоразнообразия в пожароопасных экосистемах [4].

Исследование реакции популяций мелких млекопитающих – важных компонентов таежных биогеоценозов – на природные катастрофические явления, основными из которых являются лесные пожары, – сложная и актуальная проблема, решение которой имеет большой теоретический и практический смысл: позволяет оценить вклад в развитие факториальной и популяционной экологии и прогнозировать последствия внешних нарушающих воздействий для биоты лесных экосистем. Наиболее четко отличия популяционных реакций разных видов проявляются при восстановлении их численности на нарушенных локальных участках. Мышевидные грызуны являются традиционными модельными объектами при решении широкого спектра общеэкологических проблем, в частности проблем популяционной экологии. Такое предпочтительное место мелких млекопитающих обусловлено, во-первых, хорошей изученностью биологии этой группы организмов, во-вторых, их значительной экологической ролью в наземных экосистемах и, в-третьих, достаточно хорошо развитой базой полевых методов изучения. Как известно, основная жизнедеятельность многих видов грызунов протекает на небольших по площади участках и тесно связана с характеристиками лесных фитоценозов, определяющих кормовые и защитные условия местообитаний, поэтому данная группа животных чутко реагирует на нарушения среды их проживания. Известно, что пожары обычно не приводят к значительной прямой смертности мышевидных грызунов. Эта группа небольших по размеру животных реагирует на вызванные огнем изменения в структуре растительных сообществ. В новых условиях обитания нарушаются пространственная структура населения и темпы размножения видов [5–7], меняется пищевое поведение [8]. Смена видового состава растительности приводит к изменению видового разнообразия мелких млекопитающих [9–11]. На примере грызунов показано, что отличия в популяционных реакциях животных при восстановлении их численности на нарушенных территориях могут быть связаны с особенностями функциональной организации видов [12–14], с различиями их средовых (биотопических) предпочтений и даже размерными характеристиками особей [15].

В последнее десятилетие интерес исследователей к изучению реакции мелких млекопитающих на трансформацию среды обитания, вызванную воздействием огня, заметно вырос [16–27]. К сожалению, в современной литературе доля отечественных работ по данной тематике невелика, отсутствуют исследования во временном аспекте особенностей процессов восстановления населения мелких мышевидных на участках, неоднократно подвергшихся пирогенному нарушению, что и определило направление данной работы. Цель настоящего исследования – изучить на примере трех совместно обитающих видов грызунов особенности формирования их численности в пирогенных местообитаниях после воздействия двух отличающихся по времени возникновения природных пожаров.

### Материалы и методики исследования

**Характеристика района исследования.** Исследования проводили на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника, расположенного в Свердловской области, в низкогорной части Среднего Урала (57°20'–57°31' с.ш., 59°30'–59°50' в.д.). По схеме лесорастительного районирования заповедник находится в южно-таежном округе Средне-Уральской горно-лесной области, в которой представлены в основном пихтово-еловые (бореальные) леса. Охраняемые биогеоценозы Висимского заповедника за два последних десятилетия подверглись двум катастрофическим пирогенным воздействиям. Пожар, произошедший в южной части заповедника в июне 1998 г. на площади около 1 500 га, отличался большой интенсивностью и полностью уничтожил древостой, подрост, подлесок и травянистый ярус. Распространение и интенсивность пожара определялись наличием большого количества горючего материала (сухие стволы упавших деревьев, ветки, тонкомер) в лесах заповедника после ветровала 1995 г. В августе 2010 г. у восточной границы заповедной территории произошел пожар на площади более 1 700 га. В его зону попали различные насаждения, в основном из подроста [28]. Причина возникновения обоих лесных пожаров – молния во время «сухой грозы».

Общая площадь исследуемой нами заповедной территории составила 4 га, и до природных нарушений она включала участки крупнопоротникового и липнякового пихтово-елового типов леса. Полностью попавшая под воздействие ветровала в 1995 г. данная территория в год первого пожара (1998) сгорела лишь наполовину (2 га – участок 1), другая часть уцелела от воздействия огня (участок 2). Случившийся в 2010 г. второй пожар охватил оба смежных участка: участок 1 нарушен вторично, а участок 2 горел впервые. В результате мы имели уникальную возможность изучить в пространственно-временном аспекте особенности формирования численности грызунов в местообитаниях с различной степенью пирогенной нарушенности.

**Объекты и методы исследования.** Объектами изучения выбраны совместно обитающие виды грызунов рода *Clethrionomys* (в современной систематике чаще используют название *Myodes*) – рыжая (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) и красно-серая (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846) полевки, а также представитель рода *Sylvaemus* – малая лесная мышь (*S. uralensis* Pallas, 1811). На исследуемой нами территории Висимского заповедника до природных катастрофических воздействий среди лесных полевков доминировала рыжая полевка [29]. В широком спектре местообитаний данного вида на Среднем Урале отмечены разнообразные биотопы, в которые входят послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый ряд антропогенных местообитаний [30].

После природных нарушений в отдельные годы мы отмечали снижение численности рыжей полевки и преобладание красно-серой [27]. На Урале

основная масса населения этого вида сконцентрирована в верхних поясах гор, где ее основными местообитаниями являются каменистые россыпи-курумы и лесные формации, растущие на таких курумах, хотя в других частях ареала этот вид может заселять целый ряд иных биотопов. В Уральских горах при подъеме численности красно-серая полевка может расселяться из курумов в таежные станции, а при более высоком подъеме вид распространяется на прилегающие предгорные и равнинные территории, придерживаясь, тем не менее, лесных местообитаний [30].

Малая лесная мышь обитает в разных типах лесов, преимущественно в смешанных и лиственных, в зарослях кустарников по берегам рек, а также в лесных колках, на полях, в огородах, в зарослях рудеральной растительности. На территории Среднего Урала она наиболее многочисленна в лесостепных и широколиственно-хвойных ландшафтах, в других районах этот вид малочислен [30]. На исследуемой нами территории заповедника малая лесная мышь до воздействия пожаров отличалась крайне низкой численностью [27].

Животных отлавливали стандартным методом ловушко-линий. Общее число расставленных через 10 м друг от друга ловушек на двух участках составило 200 шт. (по 100 шт. на каждом участке). Ловушки снабжали постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов животных, а также регистрировать число поимок зверьков в каждую ловушку. Относительное обилие особей оценивали по числу их попаданий за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут). Сравнительный анализ значений относительного обилия трех видов грызунов на двух пирогенно нарушенных участках проводили за два предшествующих катастрофам года (1996–1997, 2008–2009 гг.), в годы возникновения нарушений (1998 и 2010) и ежегодно в течение пятилетнего периода после воздействия первого и повторного пожаров (1999–2013 и 2011–2015 гг. соответственно).

Ловушки на протяжении всего периода исследований размещались в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м<sup>2</sup>, в которых проводили количественные описания характеристик микроместообитаний животных по 9 переменным, оценивающим защитные и кормовые условия, по методике, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [31], с некоторыми изменениями и дополнениями. Оценивали площадь покрытия мхом (*MC*), травянистой растительностью (*HC*), кустарником (*CS*), лежащими стволами деревьев (*LC*), веточным опадом (*BC*), пнями и сухими стволами (*SC*). Также учитывали общую численность подроста (*AU*), живых деревьев (*AT*) и измеряли ширину тропы (*BN*) в пределах участков. В исследовании использованы результаты по четырёмстам количественным описаниям, проведенным в 1999 и 2011 гг., т.е. через год после возникновения каждого из двух пожаров. Данные представлены на основе материала по 1 203 экземплярам грызунов, из которых 583 и 554 составили рыжие и красно-серые полевки соответ-

ственно, 66 – лесные мыши. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе «Statsoft STATISTICA for Windows 6.0».

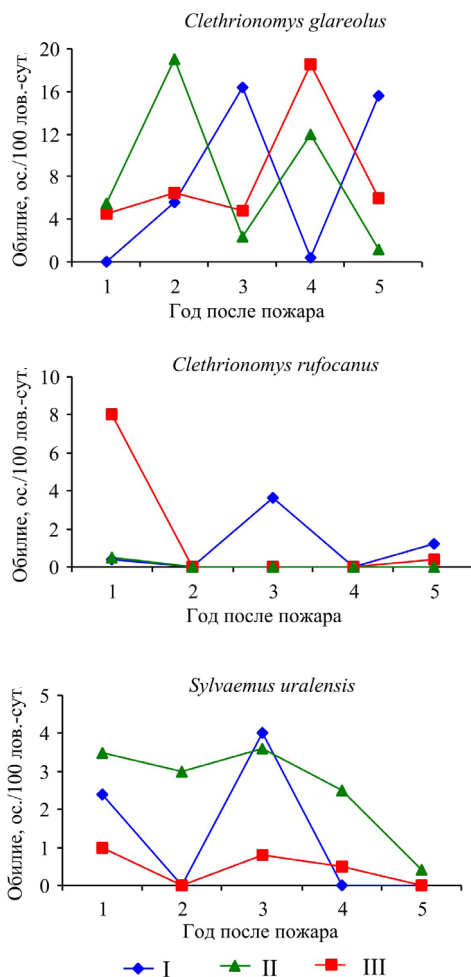
### Результаты исследования и обсуждение

**Динамика численности грызунов.** Сравнительный анализ динамики численности трех видов грызунов на двух сравниваемых участках заповедной территории за пятилетний период после каждого из пожаров выявил существенные отличительные особенности. Как отмечено выше, участок 1 пострадал от пирогенного воздействия дважды, поэтому для него показано изменение показателей обилия животных после первого пожара (1999–2003 гг.; рис. 1, кривая *I*) и одновременно – за второй постпирогенный период (2011–2015 гг.; рис. 1, кривая *II*). Для участка 2, нарушенного огнем однократно, показана динамика численности грызунов только за период после пожара 2010 г. (2011–2015 гг.; рис. 1, кривая *III*).

Как видно из рисунка, в первый год после пожара 1998 г. на участке 1 рыжая полевка в уловах отсутствовала. Направление кривой *I* показывает, что рост численности этого вида произошел через два года и достиг максимума значений на третий год после пирогенного воздействия (см. рис. 1, *a*, *I*). Четвертый послепожаровый год характеризовался резким снижением обилия рыжей полевки, сходным со спадом, наблюдаемым в первый год после нарушения, однако, в отличие от этого периода, далее, минуя фазу подъема, численность вида резко возросла до максимальных значений, близких к показателям третьего года после возникновения пожара (см. рис. 1, *a*, *I*). По амплитуде изменения обилия рыжей полевки на участке 2 в постпирогенный восстановительный период (см. рис. 1, *a*, *III*) можно судить о противоположном характере формирования численности вида по сравнению с периодом восстановления на участке 1 после первого пожара (рис. 1, *a*, *I*). По направлению кривой *II*, характеризующей динамику населения рыжей полевки на данном участке после повторного пирогенного нарушения, обнаруживается синхронность в формировании численности вида в этот же период с участком 2 (см. рис. 1, *a*, *II*, *III*). Отличия в динамике на двух участках выявлены на второй год после повторного возгорания, когда на участке 1 уровень обилия рыжей полевки был существенно выше, чем на участке 2 (19 и 6,5 ос./100 лов.-сут соответственно). В последующие годы, напротив, значения численности данного вида на дважды горевшем участке 1 оказались ниже по сравнению с участком 2 (рис. 1, *a*, *II* и *III* соответственно).

Анализ динамики обилия красно-серой полевки в разные годы после пирогенных нарушений на сравниваемых участках выявил отличия в характере амплитуды этого вида по сравнению с рыжей полевкой. Подъем численности населения после пожара 1998 г. на участке 1 наблюдался на третий год со времени его возникновения, значения относительного обилия невысоки и составили 3,6 ос./100 лов.-сут (см. рис. 1, *b*, *I*). На участке 2 максимальные за этот

период показатели для красно-серой полевки (8 ос./100 лов.-сут) отмечены через год после воздействия пожара, в последующие годы обилие вида на обоих участках характеризовалось крайне низкими значениями (рис. 1, *b*, II и III).



**Рис. 1.** Динамика относительного обилия грызунов на пирогенных участках территории Висимского заповедника (*I* – участок 1 после пожара 1998 г.; *II* – участок 1 после пожара 2010 г.; *III* – участок 2 после пожара 2010 г.)

[Fig. 1. Dynamics in the relative abundance (on the ordinate axes - the number of animals caught per 100 trap-days) of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve (on the abscissa axes-years) (*I* - Area 1 after fire in 1998, *II* - Area 1 after fire in 2010, *III* - Area 2 after fire in 2010)]

Динамика численности малой лесной мыши в периоды постпирогенного восстановления биоценозов отличалась от двух сравниваемых видов лесных полевок. Заселение животными гаревых участков произошло через год после каждого из пожаров (1999 и 2011 гг.). Следует отметить, что уровень относи-

тельного обилия вида в этот период на участке 1 после первого возгорания ниже (2,4 ос./100 лов.-сут) по сравнению с периодом повторного пирогенного нарушения на этом же участке (3,5 ос./100 лов.-сут) и выше, чем на участке 2 (1,0 ос./100 лов.-сут; см. рис. 1, в, I–III). На участке 1 после повторного пирогенного нарушения график II отличался более сглаженным видом, что может свидетельствовать об относительной стабильности уровня населения лесной мыши в первые четыре года после пожара. Снижение численности животных на данном участке произошло на пятый год после повторного пирогенного воздействия, а максимальные значения обилия вида совпали здесь на третий год после первого и второго возгораний (см. рис. 1, с, I и II).

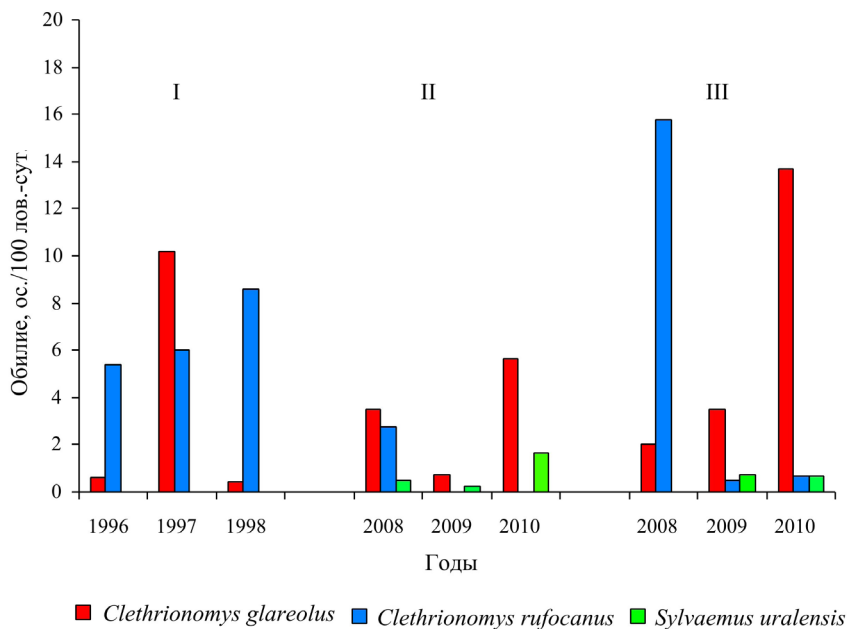
В целом можно констатировать, что характер формирования численности трех совместно обитающих видов грызунов на нарушенных пожарами участках территории Висимского заповедника в разные периоды восстановления лесных биоценозов отличается, что свидетельствует о видовых различиях в реакции на пирогенное воздействие. Сходство в отклике сравниваемых видов на нарушение обнаружено на участке 1, где произошел рост показателей численности грызунов на третий год после первого пожара и резкое снижение уровня их обилия к четвертому году постпирогенного восстановления (см. рис. 1, а–с, I).

Сравнительный анализ численности грызунов в годы воздействия пожаров (1998 и 2010) и до их возникновения (1996–1997 и 2008–2009) показал, что население рыжей полевки на участке 1 за два года до первого пожара (1996 г.) отличалось низкими показателями (0,6 ос./100 лов.-сут), за год до нарушения (1997 г.) наблюдался их рост (10,2 ос./100 лов.-сут), а в год пирогенного воздействия (1998) значения опустились до крайне низких (0,4 ос./100 лов.-сут) (см. рис. 2, I). В период, предшествующий второму пожару, ситуация на этом участке иная: уровень показателя относительного обилия вида за два года до повторного нарушения огнем низкий, а в год пожара возрос (рис. 2, II). На участке 2 в отличие от участка 1, показатели численности рыжей полевки за два года до пожара 2010 г. ниже, затем наблюдался рост значений, которые достигли максимума в год пирогенного нарушения (рис. 2, III). Следует отметить, что в этот год уровень численности рыжей полевки на участке 2 двукратно превышал данный показатель на повторно нарушенном пожаром участке 1 (13,7 и 5,7 ос./100 лов.-сут соответственно; см. рис. 2, II, III).

Для красно-серой полевки на участке 1 в годы первого и повторного воздействия огнем ситуация резко отличалась. За два года до первой катастрофы наблюдался рост значений обилия вида, достигший в год пожара 8,6 ос./100 лов.-сут (см. рис. 2, I). На не горевшем ранее участке 2 за два года до природной катастрофы (2008 г.) уровень численности животных достиг максимальных значений (15,8 ос./100 лов.-сут). За фазой пика численности в популяционных циклах мелких млекопитающих, как правило, наступает фаза депрессии, что и наблюдалось для красно-серой полевки на следующий год (2009), предшествующий пожару (см. рис. 2, III). В год возникно-



вения пожара (2010) на этом же участке население красно-серой полевки также крайне низкое, т.е. наблюдалось явление «затянувшейся депрессии», что можно объяснить изменениями условий среды местообитаний грызунов после пирогенного воздействия.



**Рис. 2.** Уровень относительного обилия грызунов на нарушенных участках территории Висимского заповедника (I, II – участок 1, III – участок 2)  
**[Fig. 2.** Level of relative abundance of rodents in disturbed areas of the Visimsky Reserve (I, II - Area 1, III - Area 2). On the ordinate axes - The number of animals caught per 100 trap-days, on the abscissa axes - Years]

На горевшем ранее участке 1 в этот же период красно-серая полевка отсутствовала (рис. 2, II). Результаты сравнения значений относительной численности совместно обитающих видов лесных полевок на участке 1 в год первого и повторного пирогенных воздействий выявили противоположную ситуацию: красно-серая полевка преобладала в год первого пожара, а рыжая – в год повторного нарушения огнем (см. рис. 2, I, II).

Малая лесная мышь отсутствовала на участке 1 за два года до первого пожара и в год его возникновения. Единичные экземпляры этого вида отловлены в сгоревших местообитаниях участка 1 в годы, предшествующие повторному нарушению его огнем (2008–2009). В год второго возгорания на этом участке численность лесной мыши невысока (рис. 2, II), так же как и на участке 2 накануне и в год воздействия пожара (см. рис. 2, III).

По мнению Н.А. Щипанова [13], для обеспечения жизнестойкости популяции в случае возникновения природных катастрофических явлений необ-



ходимо взаимодействие отдельных внутривидовых группировок. Обнаружено, что некоторые виды восстанавливают численность успешнее, чем это возможно, за счет размножения («быстро»), а некоторые – в соответствии с темпами размножения («медленно»). «Быстрое» и «медленное» восстановление обеспечивается альтернативными типами функционирования («контролирующий» и «восстанавливающий») внутривидовых группировок, причем одни виды способны изменить характер функционирования в ответ на неблагоприятное воздействие, а другие проявляют только один из альтернативных вариантов [13, 14]. Мы показали ранее [32], что рыжая полевка по данной классификации относится к видам, способным формировать группировки обоих типов, т.е. такие виды могут менять функциональную структуру населения в пространстве (соотношение долей населения, связанных с альтернативными функциями) в конкретной неблагоприятной ситуации. Для видов данной подгруппы изменение функциональной структуры в нарушенных условиях выражается в дестабилизации персонального состава групп и увеличении общего количества неоседлых особей. К этому же типу восстановления можно отнести и малую лесную мышь – вид, способный формировать внутривидовые группировки, выполняющие альтернативные функции [12]. В нашем случае малая лесная мышь быстро восстанавливает численность после воздействия пожара за счет вселения животных на нарушенную территорию. Отличающимся от этих двух видов типом восстановления является красно-серая полевка, для которой, согласно нашим наблюдениям [27], пирогенные местообитания экологически неблагоприятны. Поэтому данный вид может быть отнесен к типу «медленно» восстанавливающихся видов, для которых формирование численности обусловлено не вселением на освобожденные участки, а лишь темпами размножения в остаточной популяции.

**Среда микроместообитаний грызунов.** Как отмечено выше, отличия в популяционных реакциях животных при восстановлении их численности на нарушенных территориях могут быть связаны, наряду с особенностями функциональной организации видов, с различиями в их средовых (биотопических) предпочтениях. Мы изучили структуру местообитаний грызунов, проанализировав их микросредовые характеристики на ранних стадиях постпирогенных сукцессий в хронологическом (временном) и биотопическом аспектах. В первом случае сравнивали средовое окружение населения трех видов на участке 1 через год после первого и повторного возгораний, во втором – на участках 1 и 2 в один и тот же временной отрезок – через год после воздействия второго пожара (см. табл. 1).

Результаты сравнений с использованием непараметрического критерия Манна–Уитни подтвердили статистически высокосignимые межгодовые (на участке 1 в 1999 и 2011 гг.) и биотопические (между участками 1 и 2 в 2011 г.) отличия в микросредовой структуре (см. табл. 2). Следует отметить, что межгодичная (временная) изменчивость характеристик микроместообитаний животных оказалась выше биотопической.

Микросредовая структура местообитаний грызунов на участке 1 после первого и второго пожаров имела статистически значимые отличия по всем сравниваемым показателям. Значения характеристик микросреды на участке 1 в 2011 г. отличались от переменных на участке 2 только по шести из девяти сравниваемых (см. табл. 2). Если условно принять межгодовую составляющую динамики среды (микросредовые отличия между двумя пожарами) как «катастрофическую», а степень различий средовых характеристик между участками как «биотопическую» составляющую, можно заключить, что вклад первой в изменчивость среды микроместообитаний грызунов является наиболее существенным.

Дискриминантный анализ микросредовых характеристик позволил выявить своеобразие среды микроместообитаний грызунов на сравниваемых участках. На рис. 3 по расположению «облаков» центроидов видно, что вдоль первой канонической оси ( $DCF\ 1$ ) статистически значимо отличаются микросредовые характеристики на участке 1 после пожара 1998 г. и на участке 2 после пожара 2010 г., промежуточное положение по микросредовым параметрам занимает участок 1 после повторного пирогенного нарушения. Таким образом, наибольшим своеобразием микросредовых характеристик выделяется участок 1 на ранней стадии пирогенной сукцессии после воздействия первого пожара.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Значение характеристик среды микроместообитаний грызунов на пирогенных участках территории Висимского заповедника в ранние периоды восстановления фитоценозов после пожаров**  
[Value of microhabitat characteristics of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve during the early periods of phytocenosis restoration after fires]

Характеристика [Parameter]	Участок 1 [Area] 1		Участок 2 [Area] 2
	1999 г.	2011 г.	2011 г.
	$\bar{X} \pm m\ (s)$	$\bar{X} \pm m\ (s)$	$\bar{X} \pm m\ (s)$
Площадь участка, м <sup>2</sup> , покрытая [The area of the plot (m <sup>2</sup> ) covered with]:			
травой [herb] (HC)	2,84 ± 0,19 (1,87)	6,09 ± 0,20 (2,01)	5,96 ± 0,19 (1,92)
мхом [moss] (MC)	0,95 ± 0,21 (2,09)	1,91 ± 0,24 (2,41)	2,40 ± 0,22 (2,24)
кустарником [shrub] (CS)	2,67 ± 0,18 (1,85)	0,18 ± 0,06 (0,57)	0,77 ± 0,12 (1,22)
лежащими стволами деревьев [fallen dead trunks] (LC)	1,87 ± 0,14 (1,43)	0,89 ± 0,06 (0,64)	0,70 ± 0,06 (0,63)
пнями [stumps] (SC)	0,46 ± 0,09 (0,88)	0,01 ± 0,003 (0,03)	0,01 ± 0,003 (0,03)
веточным опадом [coarse debris] (BC)	0,05 ± 0,01 (0,13)	0	0,05 ± 0,01 (0,13)
Общая численность подроста [Total number of underwood] (AU)	0,02 ± 0,01 (0,14)	0,61 ± 0,18 (1,79)	1,39 ± 0,26 (2,62)
Общая численность живых деревьев [Total number of trees] (AT)	0,02 ± 0,01 (0,14)	0,43 ± 0,09 (0,96)	0,21 ± 0,05 (0,48)
Ширина тропы в пределах участка [Width of the path within area] (BN)	0,54 ± 0,03 (0,26)	0,26 ± 0,02 (0,15)	0,42 ± 0,02 (0,16)

*Примечание.*  $\bar{X}$  – средняя арифметическая ± ошибка средней, в скобках – стандартное отклонение.

[Note.  $\bar{X}$  - mean value ± error of the mean, in brackets (s) - standard deviation.]

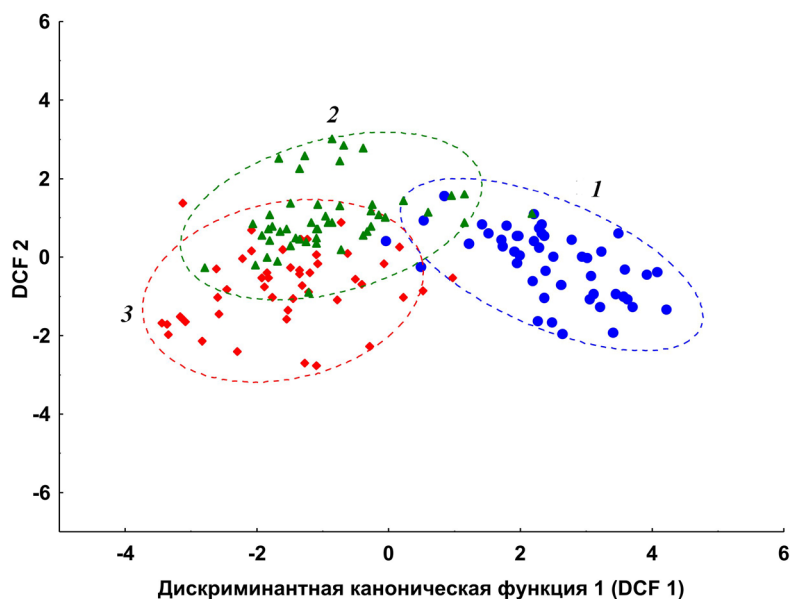
Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Межгодовая и биотопическая изменчивость характеристик среды  
микроместообитаний грызунов на пирогенно нарушенных участках  
территории Висимского заповедника**  
[Interannual and byotopical variability of microhabitat characteristics  
of rodents in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve]

Вид изменчивости [Variability]	Обозначение характеристик [Characteristics abbreviation]								
	HC	MC	CS	LC	SC	BC	AU	AT	BN
Межгодовая [Interannual]	**	**	**	**	**	**	*	**	**
Биотопическая [Byotopical]	ns	*	**	*	ns	**	**	ns	**

*Примечание.* Уровень значимости отличия статистик от нуля по критерию Манна–Уитни: \*\* –  $p < 0,001$ ; \* –  $p < 0,05$ ; ns –  $p > 0,05$ .

[Note. The significance of differences, estimated using the Mann-Whitney test, is indicated as follows: \*\*  $p < 0,001$ ; \*  $p < 0,05$ ; ns - nonsignificant].



**Рис. 3.** Дискриминантный анализ микросредовых характеристик местообитаний грызунов (по 9 переменным) на пирогенно нарушенных участках территории Висимского заповедника: 1 – участок 1 после пожара 1998 г.; 2 – участок 1; 3 – участок 2 после пожара 2010 г.

[Fig. 3. Discriminant analysis of microhabitat characteristics of rodents (9 variables) in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve: 1 - Area 1 after fire in 1998, 2 - Area 1, 3 - Area 2 after fire in 2010]

Результаты дискриминантного канонического анализа выявили характеристики микросреды, вносящие наибольший вклад в отличия между участ-

ками. Обнаружено, что эти различия дискриминированы в первую очередь переменными, оценивающими площадь покрытия мхом и травянистой растительностью (микросредовое своеобразие проявилось вдоль первой дискриминантной оси) (табл. 3). Значения, полученные по второй канонической функции (*DCF 2*) показали, что в дискриминацию микросреды местообитаний грызунов на ранних стадиях пирогенного восстановления также вносят вклад переменные, оценивающие на сравниваемых участках площадь, не занятую растительностью (ширина тропы), и размеры площади покрытия кустарником (см. табл. 3).

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Значение стандартизированных коэффициентов дискриминантных канонических функций (*DCF 1* и *DCF 2*) переменных среды микроместообитаний мелких млекопитающих на пирогенно нарушенных участках территории Висимского заповедника в годы возникновения двух пожаров**  
**[Value of standard regression coefficients of discriminant canonical functions (*DCF 1* and *DCF 2*) of small mammal microhabitat variables in pyrogenic areas of the Visimsky Reserve in the years of two fires]**

Обозначение характеристик [Characteristics abbreviation]	Дискриминантные канонические функции [Discriminant canonical functions]	
	<i>DCF 1</i>	<i>DCF 2</i>
<i>HC</i>	0,743	-0,362
<i>MC</i>	0,602	-0,581
<i>CS</i>	-0,205	-0,607
<i>AU</i>	0,355	-0,262
<i>AT</i>	0,328	-0,102
<i>LC</i>	-0,313	-0,036
<i>SC</i>	-0,252	-0,167
<i>BC</i>	-0,162	-0,269
<i>BN</i>	-0,251	-0,671
Собственные числа [Eigenvalues]	3,212	0,638
Канонические корреляции [Canonical correlations]	0,87	0,62
Критерий Уилкса [Wilks' Lambda]	276,197	70,587
Число степеней свободы [Degree of freedom]	18	8
Доля дисперсии [Variance fraction], %	83,42	16,58
Уровень значимости [p-levels]	$p < 0,001$	$p < 0,001$

Таким образом, результаты сравнительного анализа значений обилия населения рыжей, красно-серой полевки и малой лесной мыши на участках с разной степенью пирогенной нарушенности после воздействия двух отличающихся по времени возникновения пожаров показывают, что процессы формирования численности данных видов грызунов имеют существенные отличия, причины которых могут быть рассмотрены с нескольких позиций. Приоритетной, на наш взгляд, является позиция, объясняющая различия в формировании населения на пирогенных участках особенностями функционирования локальных внутрипопуляционных группировок, определяющих

темпы заселения животными разных видов грызунов естественно трансформированных местообитаний. Согласно данной классификации, предложенной Н.А. Щипановым, виды, проявляя различную степень устойчивости к негативным воздействиям внешней среды, формируют альтернативные типы функционирования [13, 14]. Способность видов формировать группировки с разным типом функционирования дает возможность объединить их в три группы. Такое деление позволяет использовать виды, относящиеся к разным группам, для индикации состояния природных экосистем [14]. Вторая позиция, объясняющая различия в видовых реакциях грызунов на естественную трансформацию среды обитания, взаимосвязана с первой. Полученные нами данные показывают, что сценарий, по которому разворачиваются процессы формирования численности разных видов в нарушенных местообитаниях, определяется состоянием уровня их населения в год, предшествующий пожару, в год его возникновения и на ранних стадиях постпирогенных восстановительных сукцессий. И третья позиция, с которой следует рассматривать причины различия формирования численности грызунов на нарушенных территориях, является интегрирующей, она учитывает особенности видовых биотопических предпочтений, поэтому важно оценивать средовые характеристики местообитаний животных на разных стадиях состояния лесных биогеоценозов.

### **Заключение**

Выявленная в ходе исследования неоднозначность реакций совместно обитающих видов на изменение характеристик среды при воздействии пожаров отражается на процессах формирования численности грызунов в условиях нарушенных местообитаний. Существенные различия в значениях показателей обилия трех сравниваемых видов грызунов связаны с последствиями пирогенной трансформации лесных фитоценозов. На основе анализа возможных причин различий в формировании численности симпатрических видов можно заключить, что пирогенно трансформированные лесные сообщества являются экологически неблагоприятными для красно-серой полевки, численность которой не восстанавливается, и на сгоревших участках население вида имеет стабильно невысокие показатели. Для рыжей полевки и малой лесной мыши микросредовые условия в дважды нарушенных огнем местообитаниях наиболее предпочтительны, о чем свидетельствуют высокие темпы восстановления численности этих видов на второй год после возгорания, в отличие от биотопов, подвергшихся воздействию одного пожара.

### **Литература**

1. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // *Экология*. 1981. № 6. С. 23–33.
2. Санников С.Н., Захаров А.И., Смольникова Л.Г., Санникова Н.С. Лесные грозные пожары как индикатор связей между атмосферой, литосферой и биосферой // *Экология*. 2010. № 1. С. 3–8.

3. Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 50–61.
4. Kelly L.T., Brotons L. Using fire to promote biodiversity // Science. 2017. Vol. 355, № 6331. PP. 1264–1265. doi: [10.1126/science.aam7672](https://doi.org/10.1126/science.aam7672)
5. Касаткин М.В., Неронов В.В. Пространственная структура поселений и размножение общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773) при распространении пожаров в полупустыне // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 2005. Т. 110, вып. 4. С. 92–97.
6. Шилова С.А., Неронов В.В., Касаткин М.В., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В. Пожары на современном этапе развития полупустыни юга России: влияние на растительность и население грызунов // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 4. С. 372–386.
7. Lee E.J., Rhim S.J., Son S.H., Lee W.S. Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices // Ann. Zool. Fennici. 2012. Vol. 49, № 3. PP. 129–138.
8. Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K., Crone E.E. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment // Ecology. 2010. Vol. 91, № 4. PP. 1124–1131.
9. Briani D.C., Palma A.R.T., Vieira E.M., Henriques R.P.B. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil // Biodivers. Conserv. 2004. Vol. 13. PP. 1023–1037.
10. Litt A.R., Stedl R.J. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands // Wildlife Monographs. 2011. Vol. 176. PP. 1–31. doi: [10.1001/WMON.2](https://doi.org/10.1001/WMON.2)
11. Lindenmayer D.B., MacGregor C., Welsh F., Doneelly C., Crane M., Michael D., Montague-Drake R., Cunningham R., Brown D., Fortescue V., Dexter N., Hudson M., Gill A.M. Contrasting mammal responses to vegetation type and fire // Wildlife Research. 2008. Vol. 35. PP. 395–408. doi: [10.1071/WR07156](https://doi.org/10.1071/WR07156)
12. Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 5. С. 624–639.
13. Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 73–87.
14. Щипанов Н.А. Функциональная организация популяции – возможный подход к изучению популяционной устойчивости: прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1048–1077.
15. Griffiths A.D., Brook B.W. Effect of fire on small mammals: a systematic review // Internat. J. Wildland Fire. 2014. Vol. 23, № 7. PP. 1034–1043. doi: [10.1071/WF14026](https://doi.org/10.1071/WF14026)
16. Griffiths A.D., Brook B.W. Fire impacts recruitment more than survival of small-mammals in a tropical savanna // Ecosphere. 2015. Vol. 6, № 6. PP. 1–22. doi: [10.1890/ES14-00519.1](https://doi.org/10.1890/ES14-00519.1)
17. Kirchner B.N., Green N.S., Sergeant D.A., Mink J.N., Wilkins K.T. Responses of small mammals and vegetation to a prescribed burn in a tallgrass blackland prairie // Am. Midl. Nat. 2011. Vol. 166. PP. 112–125.
18. Pastro L.A., Dickman C.R., Letnic M. Burning for biodiversity or burning biodiversity? Prescribed burn vs. wildfire impacts on plants, lizards, and mammals // Ecol. Applications. 2011. Vol. 21, № 8. PP. 3238–3253.
19. Stefano J.D., Owen L., Morris R., Duff T., York A. Fire, landscape change and models of small mammal habitat suitability at multiple spatial scales // Austral Ecology. 2011. Vol. 36. PP. 638–649. doi: [10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x)
20. Kelly L.T., Nimmo D.G., Spence-Bailey L.M., Taylor R.S., Watson S.J., Clarke M.F., Bennett A.F. Managing fire mosaics for small mammal conservation: a landscape perspective // J. Applied Ecology. 2012. Vol. 49. PP. 412–421. doi: [10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x)
21. Zwolak R., Pearson D.E., Ortega Y.K., Crone E.E. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal // Can. J. Zool. 2012. Vol. 90, № 1. PP. 51–60.

22. Moreno S., Rouco C. Responses of a small-mammal community to habitat management through controlled burning in a protected Mediterranean area // *Acta Oecologica*. 2013. Vol. 49. PP. 1–4.
23. Plavsic M.J. Proximate and ultimate drivers of small-mammal recolonization after fire: microhabitat conditions, rainfall and species traits // *Animal Conservation*. 2014. Vol. 17. PP. 573–582. doi: [10.1111/acv.12124](https://doi.org/10.1111/acv.12124)
24. Mowat E.J., Webb J.K., Crowther M.S. Fire-mediated niche-separation between two sympatric small mammal species // *Austral Ecology*. 2015. Vol. 40, № 1. PP. 50–59. doi: [10.1111/aec.12166](https://doi.org/10.1111/aec.12166)
25. Lindenmayer D.B., Blanchard W., MacGregor C., Barton P., Banks S.C., Crane M., Michael D., Okada S., Berry L., Florance D., Gill M. Temporal trends in mammal responses to fire reveals the complex effects of fire regime attributes // *Ecological Applications*. 2016. Vol. 26, № 2. PP. 557–573. doi: [10.1890/15-0575.1](https://doi.org/10.1890/15-0575.1)
26. Баженов Ю.А. Особенности населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ тайги и лесостепных боров Восточного Забайкалья // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2016. № 1 (33). С. 50–61.
27. Лукьянова Л.Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 6. С. 832–841. doi: [10.15372/SEJ20150603](https://doi.org/10.15372/SEJ20150603)
28. Сибгатуллин Р.З. Начальные этапы пирогенной сукцессии растительности в Висимском заповеднике // *Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала : материалы науч.-практ. конф.* Екатеринбург, 2011. С. 250–253.
29. Марин Ю.Ф. Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // *Исследования эталонных природных комплексов Урала : материалы науч. конф.* Екатеринбург, 2001. С. 337–346.
30. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области : справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.
31. Буяльска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // *Экология*. 1995. № 1. С. 35–45.
32. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // *Успехи современной биологии*. 2008. Т. 128, № 5. С. 541–552.

*Поступила в редакцию 08.06.2017 г.; повторно 10.08.2017 г.;  
принята 11.08.2017 г.; опубликована 22.09.2017 г.*

**Лукьянова Лариса Ефимовна** – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).  
E-mail: [lukyanova@ipae.uran.ru](mailto:lukyanova@ipae.uran.ru)

**For citation:** Lukyanova L.E. Formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;39:172–189. doi: [10.17223/19988591/39/11](https://doi.org/10.17223/19988591/39/11) In Russian, English Summary



Larisa E. Lukyanova

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

### Formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats

The research of the stability of natural ecosystems to the influence of external negative factors is an important and urgent problem, as in recent decades there has been an increase in the frequency and scale of natural forest fires, both on the territory of Russia and in the world as a whole. The aim of the research was to study the formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats after two differently occurring natural fires using the example of their three co-inhabiting species. We investigated fire-damaged biocenoses of the Visimsky Reserve (57°20'-57°31'N, 59°30'-59°50'E, Middle Urals, Russian Federation).

We conducted our study in two adjacent sites affected by fire to varying degrees: site 1 burned twice - in 1998 and 2010, site 2 was subjected to a single exposure to a fire in 2010. The objects of study were cohabiting (sympatric) rodent species of the genus *Clethrionomys* (*Myodes*) - bank vole (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) and grey-sided vole (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846), as well as a representative of the genus *Sylvaemus*, small forest mouse (*S. uralensis* Pallas, 1811). The animals were caught by a standard trap-line method. The total number of traps placed at 10 m from each other in two sites was 200 (100 traps each). The relative abundance of individuals was assessed by their number in the first five days of catching in converting of 100 trap-days (samples/100 trap-days). A comparative analysis of the relative abundance of the three species of rodents at two disturbed sites was carried out in the two previous catastrophes (1996-1997, 2008-2009), during the years of fires (1998 and 2010), and annually during the five-year period after the impact of each of the fires (1999-2013 and 2011-2015, respectively). Traps throughout the study period were located in the center of the same test squares of 10 m<sup>2</sup>, in which quantitative descriptions of the characteristics of the protective and feeding microhabitat conditions of animals in 9 variables were carried out. The area of the cover was assessed by moss, grassy vegetation, shrub, lying tree trunks, tree branches, stumps and dry trunks. We also considered the total number of underwood, living trees and measured the width of the path within the plots. This study uses the results of quantitative descriptions conducted in 1999 and 2011, i.e. a year after the occurrence of each of the two fires.

We showed that the formation of the number of three sympatric species of rodents at the sites disturbed by fires occurs at different rates. The revealed differences are explained on the one hand by intrapopulation characteristics (types of functioning of local groupings), and on the other hand by the abundance level of species and their biotopical preferences at the initial stages of post-pyrogenic successions of forest biocenoses. The analysis allows us to conclude that pyrogenically transformed forest communities are ecologically unfavorable for the grey-sided vole, but microhabitat conditions are most preferable for the bank vole and small forest mouse at the twice-disturbed site, as evidenced by higher rates of recovery of the numbers of these species, in contrast to biotopes damaged by one fire.

*The article contains 3 Figures, 3 Tables, 32 References.*

**Key words:** forest voles; small forest mouse; *Clethrionomys glareolus*; *Clethrionomys rufocanus*; *Sylvaemus uralensis*; microhabitat; reserve.

**Funding:** This work was partially supported by the Program of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences "Wildlife" № 12 (Project No 15-12-4-25).

## References

1. Sannikov SN. Lesnye pozhary kak faktor preobrazovaniya struktury, vozobnovleniya i evolyutsii biogeotsenozov [Forest fires as a factor of structure transformation, restoration and evolution of biogeocenoses]. *Ekologiya*. 1981;6:23-33. In Russian
2. Sannikov SN, Zakharov AI, Smol'nikova LG, Sannikova NS. Forest fires caused by lightning as an indicator of connections between atmosphere, lithosphere, and biosphere. *Russian Journal of Ecology*. 2010;41(1):1-6. doi: [10.1134/S1067413610010017](https://doi.org/10.1134/S1067413610010017)
3. Shvidenko AZ, Shchepashchenko DG. Climate changes and wildfires in Russia. *Lesovedenie*. 2013;5:50-61. In Russian
4. Kelly LT, Brotons L. Using fire to promote biodiversity. *Science*. 2017;355(6331):1264-1265. doi: [10.1126/science.aam7672](https://doi.org/10.1126/science.aam7672)
5. Kasatkin MV, Neronov VV. Space usage and reproduction in social voles in semi-desert under recently erased fire factor. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie biologicheskoe = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2005;110(4):92-97. In Russian
6. Shilova SA, Neronov VV, Kasatkin MV, Savinetskaya LE, Tchabovsky AV. Fires at the current stage of evolution of semi-desert in southern Russia: the influence on vegetation and rodent populations. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2007;127(4):372-386. In Russian
7. Lee EJ, Rhim SJ, Son SH, Lee WS. Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices. *Ann. Zool. Fennici*. 2012;49(3):129-138. doi: [10.5735/086.049.0301](https://doi.org/10.5735/086.049.0301)
8. Zwolak R, Pearson DE, Ortega YK, Crone EE. Fire and mice: seed predation moderates fire's influence on conifer recruitment. *Ecology*. 2010;91(4):1124-1131. PMID: [20462126](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20462126/)
9. Briani DC, Palma ART, Vieira EM, Henriques RPB. Post-fire succession of small mammals in the Cerrado of central Brazil. *Biodiversity & Conservation*. 2004;13(5):1023-1037.
10. Litt AR, Stedl RJ. Interactive effects of fire and nonnative plants on small mammals in grasslands. *Wildlife Monographs*. 2011;176:1-31. doi: [10.1001/WMON.2](https://doi.org/10.1001/WMON.2)
11. Lindenmayer DB, MacGregor C, Welsh A, Donnelly C, Crane M, Michael D, Montague-Drake R, Cunningham R, Brown D, Fortescue V, Dexter N, Hudson M, Gill AM. Contrasting mammal responses to vegetation type and fire. *Wildlife Research*. 2008;35(5):395-408. doi: [10.1071/WR07156](https://doi.org/10.1071/WR07156)
12. Shchipanov NA, Shilova SA, Smirin YuM. Struktura i funktsii razlichnykh poseleniy lesnoy myshi (*Apodemus uralensis*) [Structure and functions of different habitats of the forest mouse (*Apodemus uralensis*)]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 1997;117(5):624-639. In Russian
13. Shchipanov NA. Nekotorye aspekty populyatsionnoy ustoychivosti melkikh mlekopitayushchikh [Some aspects of population stability of small mammals]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2000;120(1):73-87. In Russian
14. Shchipanov NA. Functional organization of population as an approach to studies of population resistance. Applied aspect (small mammals as examples). *Zoologicheskii zhurnal = Zoological Journal*. 2002;81(9):1048-1077. In Russian
15. Griffiths AD, Brook BW. Effect of fire on small mammals: a systematic review. *International Journal Wildland Fire*. 2014;23:1034-1043. doi: [10.1071/WF14026](https://doi.org/10.1071/WF14026)
16. Griffiths AD, Brook BW. Fire impacts recruitment more than survival of small-mammals in a tropical savanna. *Ecosphere*. 2015;6(6):1-22. doi: [10.1890/ES14-00519.1](https://doi.org/10.1890/ES14-00519.1)
17. Kirchner BN, Green NS, Sergeant DA, Mink JN, Wilkins KT. Responses of small mammals and vegetation to a prescribed burn in a tallgrass blackland prairie. *Am. Midl. Nat.* 2011;166:112-125.
18. Pastro LA, Dickman CR, Letnic M. Burning for biodiversity or burning biodiversity? Prescribed burn vs. wildfire impacts on plants, lizards, and mammals. *Ecological Applications*. 2011;21(8):3238-3253. doi: [10.1890/10-2351.1](https://doi.org/10.1890/10-2351.1)
19. Stefano JD, Owen L, Morris R, Duff T, York A. Fire, landscape change and models of small mammal habitat suitability at multiple spatial scales. *Austral Ecology*. 2011;36(6):638-649. doi: [10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02199.x)

20. Kelly LT, Nimmo DG, Spence-Bailey LM, Taylor RS, Watson SJ, Clarke MF, Bennett AF. Managing fire mosaics for small mammal conservation: a landscape perspective. *J. Applied Ecology*. 2012;49:412-421. doi: [10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02124.x)
21. Zwolak R, Pearson DE, Ortega YK, Crone EE. Mechanisms driving postfire abundance of a generalist mammal. *Can. J. Zool.* 2012;90(1):51-60. doi: [10.1139/z11-111](https://doi.org/10.1139/z11-111)
22. Moreno S, Rouco C. Responses of a small-mammal community to habitat management through controlled burning in a protected Mediterranean area. *Acta Oecologica*. 2013;49:1-4. doi: [10.1016/j.actao.2013.02.001](https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.02.001)
23. Plavsic MJ. Proximate and ultimate drivers of small-mammal recolonization after fire: microhabitat conditions, rainfall and species traits. *Animal Conservation*. 2014;17:573-582. doi: [10.1111/acv.12124](https://doi.org/10.1111/acv.12124)
24. Mowat EJ, Webb JK, Crowther MS. Fire-mediated niche-separation between two sympatric small mammal species. *Austral Ecology*. 2015;40(1):50-59. doi: [10.1111/aec.12166](https://doi.org/10.1111/aec.12166)
25. Lindenmayer DB, Blanchard W, MacGregor C, Barton P, Banks SC, Crane M, Michael D, Okada S, Berry L, Florance D, Gill M. Temporal trends in mammal responses to fire reveals the complex effects of fire regime attributes. *Ecological Applications*. 2016;26(2):557-573. doi: [10.1890/15-0575.1](https://doi.org/10.1890/15-0575.1)
26. Bazhenov YuA. Features of taiga and forest-steppe pine forest mammals of pyrogenic communities in the Eastern Transbaikalia. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;1(33):50-61. doi: [10.17223/19988591/33/4](https://doi.org/10.17223/19988591/33/4) In Russian, English Summary
27. Lukyanova LE. Postcatastrophic successions of a rodent population. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(6):687-694. doi: [10.1134/S1995425515060104](https://doi.org/10.1134/S1995425515060104)
28. Sibgatullin RZ. Nachal'nye etapy pirogennoy suksessii rastitel'nosti v Visimskom zapovednike [Initial stages of pyrogenic succession of vegetation in the Visimsky Reserve]. In: *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy razvitiya OOPT Urala*. Materialy nauch.-prakt. konf. [Current state and development prospects of the Ural Protected Area. Proc. Sci. Pract. Conf.]. Larin EG, editor. Yekaterinburg: YIPC Publ.; 2011. pp. 250-253. In Russian
29. Marin YuF. Osnovnye rezul'taty uchetov melkikh mlekopitayushchikh na postoyannykh uchetykh liniyakh lovushek v Visimskom zapovednike v 1982-2000 gg. [Main results of recording small mammals on permanent trap lines in the Visim Nature Reserve in 1982-2000]. In: *Issledovaniya etalonnykh prirodnnykh kompleksov Urala*. Materialy nauch. konf. [Studies of standard natural complexes of the Urals. Proc. of the Sci. Conf.]. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 2001. pp. 337-346. In Russian
30. Bol'shakov VN, Berdyugin KI, Vasil'eva IA, Kuznetsova IA. Mlekopitayushchie Sverdlovskoy oblasti: spravochnik-opredelitel' [Mammals of Sverdlovsk Oblast: Identification guide]. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ.; 2000. 240 p. In Russian
31. Buyal'ska G, Luk'yanov OA, Meshkovska D. Determinanty lokal'nogo prostranstvennogo raspredeleniya chislennosti ostrovnoy populyatsii ryzhey polevki [Determinants of local spatial distribution of the abundance of the red-headed vole island population]. *Ekologiya*. 1995;1:35-45. In Russian
32. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Local distribution of sympatric forest vole species in microhabitats under destabilized and stable conditions. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2008;128(5):541-552. In Russian

Received 08 June 2017; Revised 10 August 2017;

Accepted 11 August 2017; Published 22 September 2017

**Author info:**

**Lukyanova Larisa E**, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Evolution Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

E-mail: [lukyanova@ipae.uran.ru](mailto:lukyanova@ipae.uran.ru)