

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.524.2: 599.323.43
doi: 10.17223/19988591/28/6

Л.Е. Лукьянова¹, А.В. Бобрецов²

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

² Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник,
п. Якша, Россия

Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды

Изучено использование микроместообитаний рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) в стабильных условиях биоценозов предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) и в дестабилизированных природными катастрофическими факторами (ветровал, пожар) биотопах Висимского заповедника (Средний Урал). Выбор полевками местообитаний в экологически контрастных (ненарушенных, постанемогенных и постпирогенных) условиях оценивался по связи локальной численности вида с микросредовыми характеристиками методом множественной регрессии. В ненарушенных биотопах рыжая полевка связана с наибольшим числом переменных микросреды, статистически значимо детерминирующих локальное распределение ее численности. В экологически дестабилизированной среде обилие вида зависит от меньшего числа микросредовых характеристик на ранних стадиях анемогенных (ветровальных) и пирогенных сукцессий по сравнению с более поздними стадиями посткатастрофического восстановления. В стабильной среде ельников предгорного района Печоро-Илычского заповедника выбор микроместообитаний рыжей полевкой определяется ландшафтными особенностями биотопов, а в дестабилизированных биоценозах Висимского заповедника он зависит от состояния лесных сообществ на разных стадиях постанемогенных и постпирогенных восстановительных сукцессий.

Ключевые слова: *Clethrionomys glareolus*; микроместообитание; локальная численность; ветровал; пожар; сукцессия; Висимский заповедник; Печоро-Илычский заповедник.

Введение

Выбор местообитаний особями разных видов зависит от конкретных характеристик биотопов [1–12]. Градиент их пригодности для успешного существования животных обусловлен видовыми экологическими предпочтениями [13–15]. Требования видов с мелкими размерами особей к окружающей среде отличаются от крупноразмерных животных, зачастую они

менее требовательны к условиям обитания, и во многих ландшафтах для них пригодны только маленькие участки [16]. Однако невысокая требовательность мелких животных не означает упрощения их связи с конкретными биотопическими условиями. Для мелких млекопитающих структура местообитаний играет роль «посредника» между внешней средой и популяцией. Жизнедеятельность особей многих видов мелких грызунов в определенные периоды их жизненного цикла имеет локальный характер: с одной стороны, это воздействие конкретной особи на популяцию и популяции на особь [17], а с другой – воздействие на особь локальных средовых факторов [18]. Воздействие локальных факторов проявляется на микросредовом уровне, определяя пространственное распределение численности мелких млекопитающих [18, 19]. Видовые реакции грызунов на условия обитания в стабильной и нарушенной среде могут иметь существенные различия [20]. В связи с этим можно предположить, что выбор животными микросредовых условий в ненарушенных и дестабилизированных природными катастрофическими факторами местообитаниях также будет отличаться. Получение новых знаний о реакции разных видов на природное нарушение среды имеет важное теоретическое и практическое значение. Оно определяется возможностью выявить степень устойчивости отдельных компонентов экосистем к неблагоприятным внешним воздействиям и прогнозировать состояние биотических комплексов после катастрофических явлений, рост числа и масштабы которых наблюдается в настоящее время во всем мире [21].

Цель данной работы – на примере одного из модельных видов мелких млекопитающих изучить особенности выбора животными микроместообитаний в стабильных и дестабилизированных природными катастрофическими факторами (ветровалом и пожаром) охраняемых лесных биоценозах.

Материалы и методики исследования

Характеристики районов исследования. Исследования проводили на территориях двух государственных природных биосферных заповедников – Висимского (Свердловская область, Средний Урал) и Печоро-Илычского (Республика Коми, Северный Урал). Выбор пространственно отдаленных друг от друга заповедных территорий обусловлен сходством в фитоценотической структуре местообитаний мелких млекопитающих и различиями в степени стабильности условий их обитания. За последние три десятилетия территория Висимского заповедника, в отличие от предгорных участков Печоро-Илычского заповедника, неоднократно подвергалась мощному воздействию природных катастрофических факторов.

Висимский заповедник в схеме лесорастительного районирования находится в южно-таежном округе Средне-Уральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области [22]. Природа заповедника характерна для зоны южной тайги Урала, в которой представлены в основном пихтово-еловые

(бореальные) леса. Материал для исследований на данной заповедной территории был собран в период 1987–2009 гг. на ключевых участках крупнопоротникового и липнякового пихто-ельников, подвергшихся в июне 1995 г. катастрофическому ветровалу. В июне 1998 г. обширная площадь лесных ветровальных сообществ Висимского заповедника была нарушена воздействием пожара, в результате исследуемая территория разделилась на два относительно равных по площади участка – ветровальный, подвергшийся воздействию пожара (пирогенный), и ветровальный, не нарушенный пожаром (анемогенный). На границе двух участков сформировался своеобразный экотон «ветровал – гарь». По состоянию лесных сообществ на территории Висимского заповедника условно выделили следующие периоды наблюдений: до нарушений (1987–1994 гг.); ранние стадии постанемогенной (1995–1999 гг.) и постпирогенной (1998–2002 гг.) сукцессий; стадии в ходе посткатастрофического восстановления биоценозов (2000–2009 гг.). Общая площадь исследуемой территории составила 4 га.

Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник по своему географическому положению находится на стыке двух физико-географических стран – Русской равнины и Уральской горной страны, что обуславливает в нем разнообразие природных условий. Заповедник расположен в междуречье Печоры и Илыча на западном макросклоне Северного Урала, на территории Троицко-Печорского района Республики Коми. Леса заповедника согласно лесорастительному районированию относятся к подзонам средней и северной тайги. Территория заповедника естественным образом распадается на три природных (ландшафтных) района – равнинный, предгорный и горный, отличающихся характером рельефа и растительного покрова [23, 24]. Исследования проводили в предгорном районе на прибрежной территории в верхнем течении Печоры в трех ельниках, отличающихся структурными элементами предгорного ландшафта заповедника, это ельники долгомошный плакорный, высокотравный пойменный и зеленомошный папоротниковый, занимающий часть грядовой возвышенности. Зеленомошный папоротниковый тип елового сообщества характеризуется более высокой видовой насыщенностью, чем долгомошный. Особенностью ельников высокотравных пойменных является большое разнообразие местообитаний, что связано с высоким видовым разнообразием растительности, сформированным под влиянием фактора поемности [25].

Объекты и методы исследования. Объектом исследований выбрана рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – представитель рода лесных полевок. Основные местообитания данного вида на Среднем Урале – это лесные сообщества различного типа (темнохвойные, светлохвойные, смешанные и лиственные леса), пойменные биотопы (древесно-кустарниковая урема разного породного состава). В широком спектре местообитаний рыжей полевки отмечены разнообразные биотопы, включая послелесные растительные формации на вырубках и гарях, а также целый

ряд антропогенных местообитаний [26]. На исследуемой нами территории Висимского заповедника до природных катастрофических воздействий данный вид доминировал среди лесных полевок [27]. После природных нарушений в отдельные годы отмечено снижение численности рыжей полевки и преобладание симпатрических видов – красно-серой (*Cl. rufocanus* Sund.) и красной (*Cl. rutilus* Pall.) полевок [28]. На Северном Урале, в частности, на территории Печоро-Илычского заповедника, предпочитаемыми станциями рыжей полевки являются различные типы травянистых лесов. В зеленомошных лесах заповедника она встречается в незначительном количестве и не каждый год [24, 29, 30].

Таблица 1 / Table 1

**Характеристики, используемые для анализа среды
микроместообитаний рыжей полевки на пробных площадках /
Characteristics used for the analysis of *Clethrionomys glareolus*
environment microhabitats on sample plots**

Характеристика / Characteristic	Условное обозначение / Abbreviation
Площадь участка (м ²), покрытая / The area of the plot (m ²) covered with:	
мхом / moss	MC
травяно-кустарничковой растительностью / dwarfshrub-herb vegetation	HC
кустарником / shrub	CS
лежащими стволами деревьев / fallen dead trunks	LC
веточным опадом / coarse debris	BC
Общая численность подроста древесных пород / Total number of underwood	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев (м ²) / Cross-section area of living tree trunks (m ²)	TC
Площадь поперечного сечения пней и сухих стволов (м ²) / Cross-section area of stumps and dry trunks (m ²)	SC

Животных отлавливали методом ловушко-линий [31]. На каждом исследуемом участке линии состояли из 100 ловушек-давилок, расставленных в 10 м друг от друга (в сумме 200 ловушек на территории Висимского и 300 ловушек на территории Печоро-Илычского заповедника). Ловушки экспонировались 5–10 суток и были снабжены постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов животных, а также регистрировать число поимок особей в каждую ловушку. Относительное обилие зверьков оценивали по числу их попаданий за первые пять суток отловов в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут.). Ловушки на протяжении всего периода исследований размещались в центре одних и тех же пробных квадратов площадью 10 м², в которых проводили количественные описания характеристик микроместообитаний животных по 8 переменным, оценивающим защитные и кормовые условия по методике, предложенной О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской [18] с некоторыми изменениями и дополнениями (табл. 1).

На территории Висимского заповедника количественные описания микросреды мелких млекопитающих были проведены до природных нарушений (1993 г.) и на следующий после пожара год (1999 г.), а в ельниках Печоро-Илычского заповедника – в 2000 и 2006 гг. Интервал между описаниями на обеих заповедных территориях равен шести годам. Совпадение временного интервала важно для проведения корректного сравнения межгодовой динамики микросредовых характеристик местообитаний животных в экологически контрастных условиях среды. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Statsoft STATISTICA for Windows 6.0.

Результаты исследования и обсуждение

Характеристики среды микроместообитаний. Принято считать, что из двух главных типов процессов, влияющих на динамику экосистем, аутогенные процессы доминируют над аллогенными (абиотическими); однако это обобщение относится только к ненарушенным экосистемам [32]. В нарушенных природными катастрофическими факторами экосистемах аллогенные сукцессии могут оказывать существенное влияние на лесные сообщества, что связано с высокой динамичностью процессов в естественно дестабилизированных условиях биогеоценозов. Эндогенные сукцессии в ненарушенной среде обычно носят постепенный характер, при этом не наблюдается резких изменений параметров их структуры. Способность сообществ сохранять на существующем уровне свои основные параметры позволяет считать их стабильными [33]. На основании этого можно оценивать исследуемые нами ненарушенные природными катастрофическими воздействиями ельники предгорного района Печоро-Илычского заповедника как стабильные биотопы. Это обосновывает правомерность использования их для сравнительного анализа состояния среды местообитаний мелких млекопитающих в экологически контрастных условиях лесных биоценозов.

Количественный анализ характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки на территории Висимского заповедника, дестабилизированной природными катастрофами, выявил существенные различия в их межгодовой динамике. Микросредовые биотопические условия данного вида до (1993 г.) и после нарушений ветровалом и пожаром (1999 г.) имели статистически значимые отличия по всем характеристикам, за исключением двух, оценивающих площадь покрытия участков кустарником (CS) на анемогенном участке (табл. 2) и веточным опадом (BC) – на пирогенном (табл. 3).

Таблица 2 / Table 2

**Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
на анемогенном участке территории Висимского заповедника /
Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment
microhabitats in the anemogenic area of the Visim Reserve**

Обозначение характеристик / Abbreviation of characteristics	До ветровала / Before windfall		После ветровала / After windfall		Уровень значимости / Significance level
	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s	
MC	$2,65 \pm 0,23$	2,31	$0,03 \pm 0,01$	0,12	***
HC	$1,75 \pm 0,07$	0,67	$2,55 \pm 0,17$	1,67	***
CS	$2,30 \pm 0,18$	1,75	$2,17 \pm 0,19$	1,89	ns
LC	$0,41 \pm 0,04$	0,45	$0,75 \pm 0,09$	0,87	***
BC	$0,08 \pm 0,02$	0,15	$0,22 \pm 0,02$	0,22	***
AU	$1,70 \pm 0,18$	1,78	$0,76 \pm 0,09$	0,89	***
TC	$0,25 \pm 0,04$	0,41	$0,02 \pm 0,01$	0,06	***
SC	$0,05 \pm 0,02$	0,16	$0,26 \pm 0,09$	0,89	***

Примечание. $\bar{X}$ – средняя $\pm$ ошибка средней; s – стандартное отклонение; уровень значимости отличия статистик от нуля по t -критерию: ns – статистически незначимы ($p > 0,05$); *** – $p < 0,001$. /

Note. $\bar{X}$ – mean value $\pm$ error of mean; s – standard deviation. The significance of differences, estimated using Student's t test, is indicated as follows: ns – nonsignificant ($p > 0.05$); *** $p < 0.001$.

Таблица 3 / Table 3

**Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
на пирогенном участке территории Висимского заповедника /
Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment
microhabitats in the pyrogenic area of the Visim Reserve**

Обозначение характеристик / Abbreviation of characteristics	До пожара / Before fire		После пожара / After fire		Уровень значимости / Significance level
	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s	
MC	$3,58 \pm 0,24$	2,41	$0,95 \pm 0,21$	2,09	***
HC	$1,96 \pm 0,08$	0,80	$2,84 \pm 0,19$	1,87	***
CS	$1,10 \pm 0,12$	1,07	$2,67 \pm 0,18$	1,85	***
LC	$0,50 \pm 0,06$	0,62	$1,87 \pm 0,14$	1,43	***
BC	$0,08 \pm 0,02$	0,15	$0,05 \pm 0,01$	0,09	ns
AU	$1,37 \pm 0,14$	1,39	$0,02 \pm 0,01$	0,14	***
TC	$0,32 \pm 0,04$	0,42	$0,0002 \pm 0,0001$	0,001	***
SC	$0,24 \pm 0,06$	0,55	$0,46 \pm 0,10$	0,88	***

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2. /

Note. The same designations as in Table 2.

Результаты изучения динамики микросредовых характеристик местообитаний грызунов в ельниках предгорного района Печоро-Илычского заповедника показали, что в условиях стабильных (нечтупрешенных) биотопов междогодовая вариабельность характеристик существенно ниже биотопической. Условия обитания животных за шестилетний период не изменились в долгомошном плакорном ельнике. Этот биотоп оказался наиболее стабильным из трех сравниваемых типов ельников (табл. 4).

Таблица 4 / Table 4

Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки в долгомошном ельнике Печоро-Илычского заповедника /
Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment microhabitats in the haircap-moss spruce forest of the Pechora-Ilych Reserve

Обозначение характеристик / Abbreviation of characteristics	Год наблюдения / Observation year				Уровень значимости / Significance level
	2000		2006		
	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s	
MC	$8,06 \pm 0,20$	2,04	$8,17 \pm 0,19$	1,92	ns
HC	$3,02 \pm 0,16$	1,64	$3,09 \pm 0,18$	1,75	ns
CS	$0,10 \pm 0,02$	0,24	$0,12 \pm 0,03$	0,30	ns
LC	$0,43 \pm 0,06$	0,55	$0,46 \pm 0,05$	0,54	ns
BC	$0,13 \pm 0,02$	0,15	$0,15 \pm 0,02$	0,17	ns
AU	$2,61 \pm 0,24$	2,36	$2,87 \pm 0,26$	2,61	ns
TC	$0,10 \pm 0,01$	0,13	$0,10 \pm 0,01$	0,13	ns
SC	$0,02 \pm 0,01$	0,07	$0,02 \pm 0,01$	0,07	ns

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2. /

Note. Designations are the same as in Table 2.

В высокотравном пойменном ельнике за исследуемый период отличия выявились по двум характеристикам, оценивающим площадь покрытия микроучастков мхом (MC) и травяно-кустарничковой растительностью (HC) (табл. 5).

Среда микроместообитаний мелких млекопитающих в зеленомошном папоротниковом ельнике изменилась по двум характеристикам: это площадь покрытия участков травяно-кустарничковой растительностью (HC) и кустарником (CS) (табл. 6). Полученные результаты свидетельствуют о низкой скорости эндогенных (аутогенных) сукцессий в данных растительных сообществах, существование которых не нарушалось воздействием природных катастрофических факторов в течение длительного времени.

В условиях дестабилизированных биотопов на территории Висимского заповедника междогодовая вариабельность характеристик среды микроместообитаний мелких млекопитающих в отличие от стабильных биоценозов Печоро-Илычского заповедника оказалась существенно выше биотопической. Это объясняется высокой скоростью наблюдаемых в нарушенных биогеоценозах сукцессионных процессов, вызванных природными катастрофическими явлениями.

Таблица 5 / Table 5

**Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
в высокотравном ельнике Печоро-Илычского заповедника /
Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment
microhabitats in the tall grass fir-wood of the Pechora-Ilych Reserve**

Обозначение характеристик / Abbreviation of characteristics	Год наблюдения / Observation year				Уровень значимости / Significance level
	2000		2006		
	$\overline{X}$	s	$\overline{X}$	s	
MC	$0,74 \pm 0,11$	1,13	$0,42 \pm 0,08$	0,84	**
HC	$5,98 \pm 0,18$	1,84	$5,17 \pm 0,26$	2,62	**
CS	$2,19 \pm 0,16$	1,64	$2,42 \pm 0,18$	1,84	ns
LC	$0,75 \pm 0,09$	0,87	$0,76 \pm 0,09$	0,88	ns
BC	$0,14 \pm 0,02$	0,21	$0,15 \pm 0,02$	0,21	ns
AU	$1,78 \pm 0,22$	2,21	$1,90 \pm 0,22$	2,18	ns
TC	$0,16 \pm 0,02$	0,22	$0,16 \pm 0,02$	0,22	ns
SC	$0,04 \pm 0,01$	0,09	$0,04 \pm 0,01$	0,09	ns

Примечание. Уровень значимости отличия статистик от нуля по t-критерию: ** $p < 0,05$.

Note. The significance of differences, estimated using Student's t test: ** $p < 0.05$.

Таблица 6 / Table 6

**Изменение характеристик среды микроместообитаний рыжей полевки
в зеленомошном папоротниковом ельнике Печоро-Илычского заповедника /
Changes in the characteristics of *Clethrionomys glareolus* environment
microhabitats in the green moss filical fir-wood of the Pechora-Ilych Reserve**

Обозначение характеристик / Abbreviation of characteristics	Год наблюдения / Observation year				Уровень значимости / Significance level
	2000		2006		
	$\bar{X}$	s	$\bar{X}$	s	
MC	$6,51 \pm 0,22$	2,19	$6,46 \pm 0,21$	2,11	ns
HC	$4,89 \pm 0,17$	1,66	$1,48 \pm 0,20$	1,97	***
CS	$1,26 \pm 0,17$	1,67	$1,99 \pm 0,31$	3,06	**
LC	$1,09 \pm 0,09$	0,88	$1,11 \pm 0,09$	0,89	ns
BC	$0,09 \pm 0,02$	0,2	$0,12 \pm 0,02$	0,24	ns
AU	$3,11 \pm 0,24$	2,35	$3,24 \pm 0,24$	2,40	ns
TC	$0,13 \pm 0,02$	0,19	$0,13 \pm 0,02$	0,19	ns
SC	$0,09 \pm 0,01$	0,15	$0,09 \pm 0,01$	0,15	ns

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2 и 5.

Note. Designations are the same as in Tables 2 and 5.

Многолетняя динамика численности рыжей полевки. Амплитуда изменения численности рыжей полевки на двух сравниваемых заповедных территориях имела сходные черты до природных нарушений в Висимском заповеднике. В этот период в динамике численности вида на обеих территориях была четко выражена цикличность (рис. 1 и 2). В каждом цикле отме-

чены три фазы: депрессия, подъем, пик. В лесных биоценозах Висимского заповедника максимальное значение численность рыжей полевки имела в 1989 г., оно равнялось 43,9 ос./100 лов.-сут. (см. рис. 1).

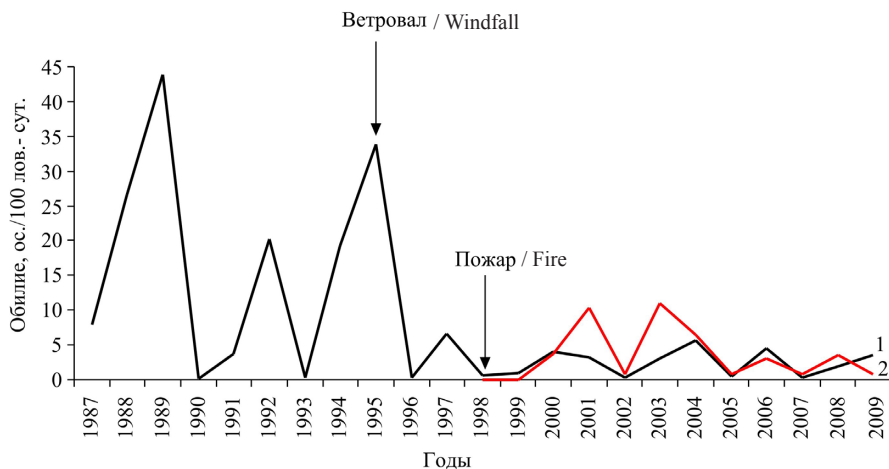


Рис. 1. Динамика относительного обилия рыжей полевки на территории Висимского заповедника (участки: 1 – анемогенный, 2 – пирогенный) / Fig. 1. Dynamics in the relative abundance of *Clethrionomys glareolus* (the number of animals caught per 100 trap-days, on the ordinate axis) on anemogenic (1) and pyrogenic (2) area of the Visim Reserve (years, on the abscissa axis)

Уровня аналогичных значений показатель относительного обилия вида не достигал на протяжении всего периода наших исследований на данной территории. После воздействия катастрофического ветровала в популяционной динамике рыжей полевки на ранних стадиях анемогенной восстановительной сукцессии наблюдалось общее снижение значений обилия, что свидетельствует об особенностях режима колебаний численности вида в нарушенной среде (см. рис. 1). Фаза «пика» в популяционной динамике рыжей полевки, совпавшая с годом воздействия ветровала (1995 г.), и предшествующая ей фаза «роста» численности были завершающими в полном цикле с последовательным чередованием трех фаз. В дальнейшем на фоне снижения уровня относительной численности вида наблюдались изменения в цикличности динамики рыжей полевки, что правомерно рассматривать как нарушение относительной стабильности процесса, наблюдаемого до катастрофического ветровала. Выявленное нарушение следует считать прямым следствием мощного анемогенного воздействия. Доказательством изменения режима популяционной динамики рыжей полевки после ветровала является укорочение циклов на начальных стадиях и в ходе посткатастрофических восстановительных сукцессий. Наши исследования показали, что первый цикл на ранней стадии восстановления лесных биоценозов

(1996–1997 гг.) был неполным и состоял лишь из двух фаз: «депрессии» и, вероятно, фазы «пика», отличающейся низкими значениями показателя относительного обилия рыжей полевки из-за нарушения условий среды местообитаний (см. рис. 1). Упрощение популяционных циклов в динамике данного вида, но на фоне увеличения его численности после ветровального нарушения, отмечено и на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника [34].

Наряду с ветровальным воздействием пирогенное нарушение отразилось на популяционной динамике рыжей полевки на территории Висимского заповедника. Первый цикл, выявленный на начальной стадии постпирогенной сукцессии, отличался от предыдущих циклов. Фаза «депрессии» численности, отмеченная в год пожара, имела затяжной характер, проявившийся на следующий после пожара год (1999). Таким образом, нарушение режима популяционной динамики рыжей полевки, наблюдаемое в ходе посткатастрофических восстановительных сукцессий, по нашему мнению, обусловлено воздействием природных катастрофических факторов, причем на пирогенном участке – это следствие их комплексного влияния.

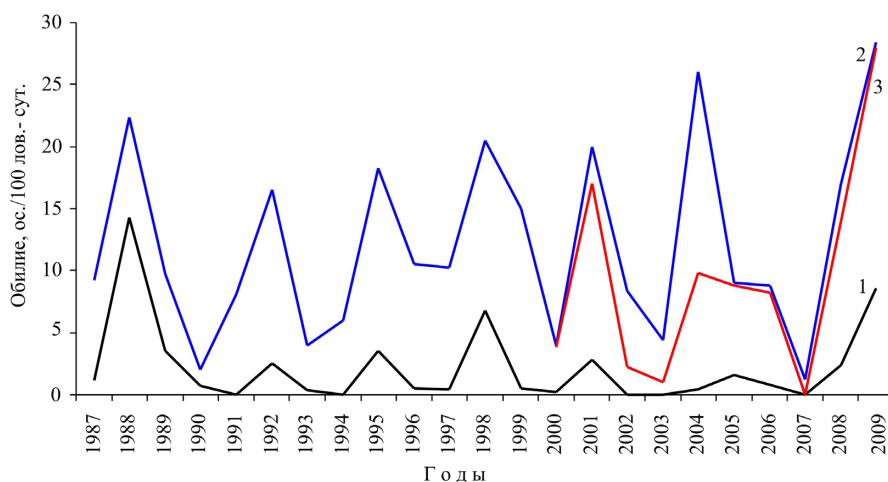


Рис. 2. Динамика относительного обилия рыжей полевки в предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника (ельники: 1 – долгомошный, 2 – высокотравный, 3 – зеленомошный) /

Fig. 2. Dynamics in the relative abundance of *Clethrionomys glareolus* (the number of animals caught per 100 trap-days, on the ordinate axis) on the submountain area (1 - haircap-moss spruce forest, 2 - tall grass fir-wood, 3 - green moss filical fir-wood) of the Pechoro-Ilychsky Reserve (years, on the abscissa axis)

В предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника уровень относительного обилия вида в целом был ниже такового в Висимском заповеднике в период до нарушения биоценозов ветровалом и пожаром. Числен-

ность рыжей полевки за время наших наблюдений была существенно выше в высокотравном пойменном ельнике, а максимальные значения обилия вида, в отличие от территории Висимского заповедника, отмечены в 2009 г. В данном биотопе и в зеленомошном ельнике они имели близкие значения (28,0 и 28,4 ос./100 лов.-сут. соответственно). В ельниках предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника не отмечены нарушения стационарности режима популяционной динамики вида, выявленные нами на нарушенной территории Висимского заповедника (см. рис. 2). Это подтверждает вывод о существенном влиянии природных нарушающих факторов на характер популяционной динамики рыжей полевки.

Выбор микроместообитаний рыжей полевкой. В естественных ненарушенных условиях выбор мест обитания рыжими полевками в целом определяется такими факторами, как кормность, микроклимат (избегает слишком сухих участков), наличие естественных убежищ и конкурентные отношения. На распределении рыжей полевки в связи с ее ограниченными способностями к рытью сказывается предпочтение этим видом определенных типов убежищ. К излюбленным естественным убежищам относятся гнилые, покрытые мхом пни, пустоты под корнями деревьев, вывороченные корни бурелома, кучи валежника и лежащие стволы деревьев [35]. В пределах одного биотопа размещение рыжих полевок может носить мозаичный характер, что зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, наличия веточного опада, степени захламленности участков, а также количества и качества кормов [5, 8, 13, 15, 36]. Таким образом, в изменении численности и пространственного распределения рыжих полевок наряду с доступностью корма существенную роль играет структура местообитаний. Логично предположить, что выбор животными характеристик микроместообитаний в разных условиях среды будет отличаться. С помощью метода множественного регрессионного анализа мы оценили связь локального пространственного распределения численности рыжей полевки с переменными среды микроместообитаний на разных участках двух сравниваемых заповедных территорий.

До природных нарушений в Висимском заповеднике выбор полевок микроместообитаний был статистически значимо связан с большим числом переменных по сравнению с ранними стадиями анемогенных и пирогенных сукцессий, вызванных ветровалом и пожаром. Судя по значениям стандартизированных регрессионных коэффициентов, в этот период пять из восьми микросредовых показателей оказывали влияние на локальную численность рыжей полевки. Три из них имели положительный знак – покрытие участков мхом (*MC*), кустарником (*CS*) и численность подроста (*AU*). Показатели *HC* (покрытие участков травяно-кустарничковой растительностью) и *SC* (площадь поперечного сечения пней и сухих стволов) были отрицательно связаны с обилием вида (табл. 7). В ходе развития анемогенных сукцессий на ветровальном участке рыжая полевка показала более высокие требования

к среде, отражающиеся на связи пространственного распределения численности животных с характеристиками микроместообитаний. Здесь животные предпочитали участки с сохранившимися после ветровала живыми деревьями (ТС), а также площадки, покрытые валежом (LC) (см. табл. 7). Известно, что изменившиеся в результате ветровального воздействия характеристики лесных биогеоценозов для многих видов мелких млекопитающих играют позитивную роль, создавая экологически благоприятные защитные и кормовые условия [28, 34, 37].

Таблица 7 / Table 7

Значение стандартизированных регрессионных коэффициентов, оценивающих связь численности рыжей полевки с микросредовыми характеристиками (MC–SC) на территории Висимского заповедника / Value of standard regression coefficients estimating the association of *Clethrionomys glareolus* number with microhabitat characteristics (MC–SC) on the territory of the Visim Reserve

Период / Period	Стандартизированные регрессионные коэффициенты / Standard regression coefficients							
	β_{MC}	β_{HC}	β_{CS}	β_{LC}	β_{BC}	β_{AU}	β_{TC}	β_{SC}
До нарушений / Before disturbances	0,28*	–0,23*	0,22*	ns	ns	0,26*	ns	–0,20*
После ветровала / After windfall	ns	ns	ns	ns	0,22*	0,31**	ns	0,24*
1995–1999 гг. 2000–2009 гг.	ns	–0,41**	–0,38*	0,27*	–0,22*	ns	0,43***	ns
После пожара / After fire	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,29**
1998–2002 гг. 2003–2009 гг.	ns	ns	0,36**	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание. Уровень значимости отличия значений коэффициентов от нуля:

*** – $p < 0,001$; ** – $p < 0,01$; * – $p < 0,05$; ns – статистически незначимы ($p > 0,05$). /

Note. The significance level of coefficient values differences: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$;

* – $p < 0.05$; ns – nonsignificant ($p > 0.05$).

Отрицательная зависимость локальной численности рыжей полевки от ближайшего средового окружения выявлена на участках, покрытых травяно-кустарничковой (HC), кустарниковой (CS) растительностью и веточным опадом (BC). На пирогенном участке в ходе посткатастрофических сукцессий численное распределение вида не было лимитировано микросредовыми факторами, за исключением одной переменной, оценивающей площадь покрытия участков кустарником (CS) (см. табл. 7). Слабая «привязанность» рыжей полевки к ближайшему средовому окружению на пирогенном участке может быть объяснена высокой подвижностью животных, обусловленной необходимостью активного поиска наиболее благоприятных микроместообитаний, число которых существенно снизилось после пожара [30].

Пирогенные участки для одних видов являются временными (источники кормовых ресурсов), а большую часть времени животные обитают на невыгоревшей территории [38], для других видов выгоревшие участки являются высококачественными местообитаниями, численность животных на них возрастает [39, 40].

Изучение выбора рыжей полевкой микроместообитаний в стабильных условиях биотопов предгорной тайги Печоро-Илычского заповедника выявило, что в долгомошном плакорном и высокотравном пойменном ельниках распределение локальной численности вида отличалось слабой зависимостью от микросредовых факторов. В долгомошном ельнике, где численность рыжей полевки была постоянно низкой (рис. 2, 1), животные предпочитали микроучастки, покрытые веточным опадом (BC). В пойменных местообитаниях высокотравного ельника полевки преобладали на участках с развитой травяно-кустарничковой растительностью (HC) (табл. 8).

Таблица 8 / Table 8

Значение стандартизированных регрессионных коэффициентов, оценивающих связь численности рыжей полевки с микросредовыми характеристиками (MC–SC) в ельниках Печоро-Илычского заповедника /
Value of standard regression coefficients estimating the association of *Clethrionomys glareolus* number with microhabitat characteristics (MC–SC) in fir-woods of the Pechora-Ilych Reserve

Ельник / Fir-wood	Стандартизированные регрессионные коэффициенты / Standard regression coefficients							
	β_{MC}	β_{HC}	β_{CS}	β_{LC}	β_{BC}	β_{AU}	β_{TC}	β_{SC}
Долгомошный / Haircap-moss spruce forest	ns	ns	ns	ns	0,28**	ns	ns	ns
Высокотравный / Tall grass fir-wood	ns	0,26*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Зеленомошный / Green moss fir-wood	ns	0,39***	0,30*	0,23*	ns	ns	ns	–0,30*

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 7. /

Note. Designations are the same as in Table 7.

Более тесная связь с параметрами среды микроместообитаний была выявлена для рыжей полевки в зеленомошном папоротниковом ельнике. В данном биотопе численное распределение вида оказалось статистически значимо связано с наибольшим числом микросредовых характеристик по сравнению с двумя другими сравниваемыми ельниками. Животные предпочитали участки с преобладанием травяно-кустарничковой (HC) и кустарничковой (CS) растительности, а также микроместообитания, покрытые валежом (LC). Отрицательная зависимость распределения локальной численности рыжей полевки от характеристик микросреды выявлена на участ-

ках с пнями и сухими стволами деревьев (SC) (см. табл. 8). Ранее методами дискриминантного и факторного анализа нами были показаны биотопические различия между сравниваемыми ельниками по переменным микро-среды. Выявлено, что структура зеленомошного ельника отличается от двух других ельников предгорного района Печоро-Илычского заповедника большим числом переменных, вносящим статистически значимый вклад в изменчивость микросреды данного биотопа, чем объясняется более высокое разнообразие в нем условий для обитания животных [30]. Сложившиеся в этом ельнике благоприятные микросредовые условия, отвечающие экологическим потребностям рыжей полевки, объясняют более высокую «привязанность» особей вида к конкретным характеристикам микроместообитаний в зеленомошном ельнике, чем в других сравниваемых типах ельников.

Заключение

Результаты исследования показали, что использование рыжей полевкой местообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды имеет ряд отличительных особенностей. В стабильных биотопах вид связан с наибольшим числом переменных микросреды, статистически значимо детерминирующих локальное распределение его численности. В экологически дестабилизированной среде численность вида связана с меньшим числом микросредовых характеристик на ранних стадиях анемогенных (ветровальных) и пирогенных сукцессий по сравнению с более поздними стадиями посткатастрофического восстановления. В стабильных условиях местообитаний Печоро-Илычского заповедника локальное распределение численности рыжей полевки связано с особенностями ландшафтной структуры биотопов. На территории Висимского заповедника до нарушения лесных биоценозов, как и в стабильной среде зеленомошного ельника Печоро-Илычского заповедника, зависимость численности вида от условий микросреды оказалась выше по сравнению с дестабилизированными местообитаниями на ранних стадиях анемогенных и пирогенных восстановительных сукцессий. В лесных биоценозах Висимского заповедника в ходе восстановительных сукцессий выявлены рост численности рыжей полевки на пирогенном участке и существенное ослабление ее связи с характеристиками микросреды по сравнению с ветровальным участком, где, напротив, наблюдалось снижение численности вида и усиление его зависимости от условий среды микроместообитаний.

Литература

1. Holbrook S.J. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona // *Ecology*. 1979. Vol. 60, № 4. P. 758–769.
2. Dueser R.D., Hallett J.G. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna // *Oikos*. 1980. Vol. 35. P. 293–297.

3. Hallett J.G., O'Connell M.A., Honeycutt R.L. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals // *Oikos*. 1983. Vol. 40, № 2. P. 175–181.
4. Bondrup-Nielsen S. An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals // *Ann. Zool. Fenn.* 1985. Vol. 22. P. 373–383.
5. Geuse P. Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium // *Acta Zool. Fennica*. 1985. Vol. 173. P. 61–64.
6. Dueser R.D., Porter J.H. Habitat use by small mammals: relative effects of competition and habitat selection // *Ecology*. 1986. Vol. 67, № 1. P. 195–201.
7. Mazurkiewicz M. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations // *Acta Theriol.* 1986. Vol. 31. P. 55–69.
8. Mazurkiewicz M. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // *Acta Theriol.* 1991. Vol. 36. P. 207–227.
9. Falkenberg J.C., Clarke J.A. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks // *J. Mammal.* 1998. Vol. 79. P. 558–568.
10. Corbalán V. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina // *J. Arid Environ.* 2006. Vol. 65, № 1. P. 102–110.
11. Michel N., Burel F., Legendre P., Butet A. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France // *Landscape Ecology*. 2007. № 22. P. 1241–1253.
12. Sponchiado J., Melo G.L., Caceres C.N. Habitat selection by small mammals in Brazilian Pampas biome // *J. Nat. History*. 2012. Vol. 46. P. 1321–1335.
13. Miklos P., Ziak D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest // *Folia Zool.* 2002. Vol. 51, № 4. P. 275–288.
14. Mengak M.T., Guynn D.C. Small mammal microhabitat use on young loblolly pine regeneration areas // *Forest Ecol. Manag.* 2003. Vol. 173, № 1/3. P. 309–317.
15. Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range // *Acta Theriol.* 2008. Vol. 53. P. 241–250.
16. Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М. : КМК, 2010. 340 с.
17. Bujalska G., Grün L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) and its demographic consequences: a model // *Oecologia*. 1989. Vol. 80. P. 70–81.
18. Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // *Экология*. 1995. № 1. С. 35–45.
19. Miller D.H., Getz L.L. Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England // *Can. J. Zool.* 1977. Vol. 55, № 5. P. 806–814.
20. Шилова С.А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М. : Наука, 1993. 201 с.
21. Бондур В.Г., Крапивин В.Ф., Савиных В.П. Мониторинг и прогнозирование природных катастроф. М. : Научный мир, 2009. 692 с.
22. Колесников Б.П. Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала) // Вопросы лесоведения и лесоводства: докл. на V Всемирном лесном конгрессе. М. : Изд-во АН СССР, 1960. С. 51–57.
23. Юдин Ю.П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. Растительность. М. ; Л., 1954. Т. 3, ч. 1. С. 42–126.
24. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника / под ред. А.Г. Куприянова. Сыктывкар : Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.
25. Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Патов А.И., Сенькина С.Н., Машика А.В. Коренные еловые леса предгорного ландшафтного района Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар : Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2005. Вып. 14. С. 19–24.

26. Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области : справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 240 с.
27. 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.
28. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
29. Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В. Распространение лесных полевок в предгорных ельниках Северного Урала // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар : Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2005. Вып. 14. С. 183–188.
30. 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.
31. Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М. : Изд-во АН СССР, 1952. С. 9–45.
32. Смит У.Х. Лес и атмосфера. М. : Прогресс, 1985. 429 с.
33. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л. : Наука, 1983. 248 с.
34. Истомин А.В. Влияние ветровалов на динамику сообществ мелких млекопитающих в естественных лесах южной тайги // Вест. МГУ. Лесн. вестн. 2009. № 1. С. 196–201.
35. Европейская рыжая полевка / под ред. Н.В. Башениной. М. : Наука, 1981. 352 с.
36. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1975. 246 с.
37. Добринский Н.Л. Особенности динамики численности полевок после катастрофического ветровала на Среднем Урале // Млекопитающие горных территорий : материалы Междунар. конф. М., 2005. С. 5–61.
38. Hengrriques R.P.B., Bizerril M.X.A., Palma A.R.T. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil // Mammalia. 2000. Vol. 64, № 2. P. 173–185.
39. Zwolak R., Foresman K.R. Effects of a stand-replacing fire on small-mammal communities in montane forest // Can. J. Zool. 2007. Vol. 85, № 7. P. 815–822.
40. 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. P. 51–60.

Поступила в редакцию 29.05.2014 г.; повторно 30.08.2014 г.;
принята 02.10.2014 г.

Авторский коллектив:

Лукьянова Лариса Ефимовна – д-р биол. наук, с.н.с. лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, Россия).

E-mail: lukyjanova@ipae.uran.ru

Бобрецов Анатолий Васильевич – канд. биол. наук, в.н.с. Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника (п. Якша, Россия).

E-mail: avbobr@mail.ru

Larisa E. Lukyanova¹, Anatoliy V. Bobretsov²

¹Laboratory of Evolution Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation.

E-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

²Pechoro-Ilych State Nature Biosphere Reserve, Yaksha, Russian Federation.

E-mail: avbobr@mail.ru

Microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions

The aim of our work was to study the microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) under ecologically contrast (undisturbed, postanemogenic and postpyrogenic) conditions. Between 1987 and 2009 we investigated stable biocenoses of foothill area of the Pechora-Ilych State Nature Biosphere Reserve (the Northern Urals) and forest communities destabilized by natural catastrophes (windfall and fire) in the Visim State Nature Biosphere Reserve (the Middle Urals). On the territory of the Pechora-Ilych Reserve we studied the population of animals and the environment characteristics of their microhabitats in three various fir- woods different in their landscape structure: haircap-moss spruce interfluvial forest, tall grass flood-plain fir-wood and green moss filical fir-wood, located on the ridge height. On the territory of the Visim Reserve the studies were conducted before the disturbance by windfall and fire (1987-1994), on early stages (2-3 years after disturbances) of anemogenic (windfall) and pyrogenic successions and during the postcatastrophic restoration. We estimated microhabitat selection by bank voles under ecologically contrast conditions by a response of their local numbers to the microhabitat characteristics by the multiple regression method. Small mammals were collected by the trap-line method; all traps during the whole research period were put in the centre of the same 10 m² squares. On each sample plot we carried out a quantitative description of the environment characteristics of animal microhabitats by 8 variables estimating protective and forage conditions of the biotopes. Under the destabilized conditions on the territory of the Visim Reserve the interannual variability appeared essentially above byotopical variability, compared with microhabitat characteristics in the stable biocenoses of the Pechora-Ilych Reserve. This is explained by high speed successions in the wood communities after the catastrophic natural phenomena. The influence of natural disturbance factors is reflected on the level of the bank vole relative abundance values and the character of population dynamics of this number. Before disturbances in the Visim Reserve this species had been connected with the greatest microhabitat variables, statistically significantly determining distribution number of small mammals: moss cover, dwarfshrub-herb vegetation, shrub, underwood and stumps. After windfall disturbance in early stages of anemogenic successions the local number of the bank vole was influenced by less microhabitat characteristics (underwood, coarse debris, stumps) in comparison with the later stage of postcatastrophic restoration (dwarfshrub-herb vegetation and shrub cover, fallen dead trunks, coarse debris, living trees). On the pyrogenic site in early forest successional stages the number of animals depended on only one microhabitat factor, shrub cover, and during the later period of biocenoses restoration after the fire it was connected with stumps. Under stable conditions on the territory of the Pechora-Ilych Reserve in two fir-woods we found the dependence of

local number from microhabitat factors. In the haircap-moss spruce forest the bank vole preferred microsites with coarse debris, in the tall grass fir-wood animals prevailed in microhabitats with dwarfshrub-herb vegetation. In green moss filical fir-wood the local number of the bank was statistically significantly connected with the greatest numbers of characteristics among which are dwarfshrub-herb vegetation, shrub cover, fallen dead trunks, dry trunks and stumps. According to our results, microhabitat selection by the bank vole in ecologically contrast environment is connected with microhabitat structure of the biotopes: in the stable environment of fir-woods on the foothill area of the Pechora-Ilych Reserve it is defined by landscape peculiar properties and in destabilized forest biocenoses of the Visim Reserve it is conditioned by forest communities in different postanemogenic and postpyrogenic successional stages.

The article contains 2 figures, 8 tables, 40 ref.

Key words: bank vole; microhabitat; local number; windfall; fire; succession, Visim Reserve, Pechora-Ilych Reserve.

References

1. Holbrook SJ. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology*. 1979;60(4):758-769. doi: [10.2307/1936613](https://doi.org/10.2307/1936613)
2. Dueser RD, Hallett JG. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna. *Oikos*. 1980;35:293-297.
3. Hallett JG, O'Connell MA, Honeycutt RL. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals. *Oikos*. 1983;40(2):175-181.
4. Bondrup-Nielsen S. An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. *Ann. Zool. Fennici*. 1985;22:373-383.
5. Geuse P. Spatial microhabitat of bank voles and wood mice in a forest in central Belgium. *Acta Zool. Fennica*. 1985;173:61-64.
6. Deuser RD, Porter JH. Habitat use by small mammals: relative effects of competition and habitat selection. *Ecology*. 1986;67(1):195-201. doi: [10.2307/1938518](https://doi.org/10.2307/1938518)
7. Mazurkiewicz M. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations. *Acta Theriol*. 1986;31:55-69.
8. Mazurkiewicz M. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands. *Acta Theriol*. 1991;36:207-227.
9. Falkenberg JC, Clarke JA. Microhabitat use of deer mice: effects of interspecific interaction risks. *J. Mammal*. 1998;79:558-568.
10. Corbalán V. Microhabitat selection by murid rodents in the Monte desert of Argentina. *J. Arid Environ*. 2006;65(1):102-110. doi: [10.1016/j.jaridenv.2005.07.006](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.07.006)
11. Michel N, Burel F, Legendre P, Butet A. Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. *Landscape Ecology*. 2007;22:1241-1253. doi: [10.1007/s10980-007-9103-9](https://doi.org/10.1007/s10980-007-9103-9)
12. Sponchiado J, Melo GL, Caceres CN. Habitat selection by small mammals in Brazilian Pampas biome. *J. Nat. History*. 2012;46:1321-1335. doi: [10.1080%2f00222933.2012.655796](https://doi.org/10.1080%2f00222933.2012.655796)
13. Miklos P, Ziak D. Microhabitat selection by three small mammal species in oak-elm forest. *Folia Zool*. 2002;51(4):275-288.
14. Mengak MT, Guynn DC. Small mammal microhabitat use on young loblolly pine regeneration areas. *Forest Ecol. Manag.* 2003;173(1/3):309-317. doi: [10.1016/S0378-1127\(02\)00008-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00008-7)
15. Torre I, Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range. *Acta Theriol*. 2008;53(3):241-250. doi: [10.1007/BF03193120](https://doi.org/10.1007/BF03193120)

16. Khanski I. Uskol'zayushchiy mir: ekologicheskie posledstviya utraty mestoobitaniy [Missing world: environmental consequences of habitat loss]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdanij KMK Publ.; 2010. 340 p. In Russian
17. Bujalska G, Grüm L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) and its demographic consequences: a model. *Oecologia*. 1989;80:70-81. doi: [10.1007/BF00789934](https://doi.org/10.1007/BF00789934)
18. Bujalska G, Lukyanov OA, Meshkovska D. Determinants of local spatial distribution of numbers of rad-backed vole island population. *Ekologiya*. 1995;1:35-45. In Russian
19. Miller DH, Getz LL. Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England. *Can. J. Zool.* 1977;55(5):806-814. doi: [10.1139/z77-105](https://doi.org/10.1139/z77-105)
20. Shilova SA. Populjacionnaja jekologija kak osnova kontrolja chislennosti melkih mlekopitajushhih [Population ecology as the basis of the control of small mammals]. Moscow: Nauka Publ.; 1993. 201 p. In Russian
21. Bondur VG, Krapivin VF, Savinyh VP. Monitoring i prognozirovanie prirodnyh katastrof [Monitoring and forecasting of natural disasters]. Moscow: Nauchnyj mir Publ.; 2009. 692 p. In Russian
22. Kolesnikov BP. Estestvenno istoricheskoe rajonirovanie lesov (na primere Urala) [Natural historical forest zoning (by the example of the Urals)]. In: *Voprosy lesovedenija i lesovodstva*. Doklady na 5 Vsemirn. lesn. kongr [Questions of forest science and forestry. Proc. of the 5th Int. Forest Congress]. Moscow: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR; 1960. pp. 51-57. In Russian
23. Judin JP. Temnohvojnnye lesa. *Proizvoditel'nye sily Komi ASSR*. In: *Rastitel'nost'* [Productive forces of the Komi ASSR. Flora]. Vol. 3. Part 1. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1954. pp. 42-126. In Russian
24. Mlekopitajushhie Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Mammals of the Pechora-Ilych Nature Reserve]. Kuprijanova AG, editor. Syktyvkar: Komi knizhnoe izdatel'stvo; 2004. 464 p. In Russian
25. Bobkova KS, Galenko JeP, Zagirova SV, Patov AI, Sen'kina SN, Mashika AV. Korennyye elovye lesa predgornogo landshaftnogo rajona Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Indigenous spruce forests of the piedmont landscape area of the Pechora-Ilych nature Reserve]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Syktyvkar: Izdatel'stvo Komi nauchnogo centra UrO RAN; 2005;14:19-24. In Russian
26. Bol'shakov VN, Berdjugin KI, Vasil'eva IA, Kuznecova IA. Mlekopitajushhie Sverdlovskoj oblasti: spravochnik-opredelitel'. [Mammals of Sverdlovsk Oblast: identification guide]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Publ.; 2000. 240 p. In Russian
27. Marin JuF. Osnovnye rezul'taty uchetov melkih mlekopitajushhih na postojannyh uchetyh liniyah 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 jetalonnyh prirodnyh kompleksov Urala*. Materialy nauch. konf. [Studies of standard natural complexes of the Urals. Proc. of the Sci. Conf.]. Ekaterinburg: Ekaterinburg Publ.; 2001. pp. 337-346. In Russian
28. Lukyanova LE, Lukyanov OA. An ecologically destabilized environment: its effect on small-mammal populations. *Russian J. Ecology*. 2004;3:210-217. doi: [10.1023/B:RUSE.0000025969.98937.e5](https://doi.org/10.1023/B:RUSE.0000025969.98937.e5)
29. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Rasprostranenie lesnyh polevok v predgornyh el'nikah Severnogo Urala. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika*. Syktyvkar: Izdatel'stvo Komi nauchnogo centra UrO RAN; 2005;14:183-188. In Russian
30. Lukyanova LE, Bobretsov AV. Lokal'noe raspredelenie chislennosti simpatricheskih vidov lesnyh polevok v mikrosredovyh uslovijah destabilizirovannyh i stabil'nyh mestoobitaniy [Local distribution of the number of *Clethrionomys* sympatric species under

- microenvironmental conditions of destabilized and stable habitats]. *Uspekhi sovremennoi biologii – Biology Bulletin Reviews*. 2008;128(5):541-552. In Russian
31. Kucheruk VV. Kolichestvennyj uchet vazhnejshih vidov vrednyh gryzunov i zemleroe. *Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredelenija nazemnyh pozvonocnyh*. Moskow: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR; 1952. pp. 9-45. In Russian
 32. Smit UH. Les i atmosfera [Forest and atmosphere]. Moskow: Progress Publ.; 1985. 429 p. In Russian
 33. Vasilevich VI. Oчерки teoreticheskoi fitocenologii [Essays of theoretical phytocenology]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 248 p. In Russian
 34. Istomin AV. Vlijanie vetrovalov na dinamiku soobshhestv melkih mlekopitajushhih v estestvennyh lesah juzhnoj tajgi. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta – Lesnoi vestnik*. 2009;1:196-201. In Russian
 35. Evropejskaja ryzhaja polevka [European bank vole]. Bashenina NV, editor. Moskow: Nauka Publ.; 1981. 352 p. In Russian
 36. Ivanter EV. Populacionnaja jekologija melkih mlekopitajushhih taezhnogo Severo-Zapada SSSR [Population ecology of small mammals of the taiga North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1975. 246 p. In Russian
 37. Dobrinskij NL. Osobennosti dinamiki polevok posle katastroficheskogo vetrovala na Srednem Urale. *Mlekopitajushhie gornyh territorij*. Materialy Mezhdunar. konf. [Mammals of mountain territories. Proc. of Int. Conf.] Moskow: KMK Publ.; 2005. p. 57-61. In Russian
 38. Hengriques RPB, Bizerril MXA, Palma ART. Changes in small mammal populations after fire in a patch of unburned cerrado in Central Brazil. *Mammalia*. 2000;64(2):173-185. doi: [10.1515/mamm.2000.64.2.173](https://doi.org/10.1515/mamm.2000.64.2.173)
 39. Zwolak R, Foresman KR. Effects of a stand-replacing fire on small-mammal communities in montane forest. *Can. J. Zool.* 2007;85(7):815-822. doi: [10.1139/Z07-065](https://doi.org/10.1139/Z07-065)
 40. 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)

Received 29 May 2014;

Revised 30 August;

Accepted 2 October 2014.

Lukyanova LE, Bobretsov AV. Microhabitat selection by the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) under destabilized and stable habitat conditions. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2014;4(28):88-107. doi: 10.17223/19988591/28/6 In Russian, English summary