

Население мелких млекопитающих окрестностей Торейских озер (Юго-Восточное Забайкалье) в период сухой климатической фазы: динамика и связь с осадками

Ю. А. БАЖЕНОВ

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН
672014, Чита, ул. Недорезова, 16а
E-mail: uran238@ngs.ru*

Статья поступила 19.02.2018

После доработки 07.08. 2018

Принята к печати 09.08.2018

АННОТАЦИЯ

Охарактеризованы население и динамика численности мелких млекопитающих окрестностей Торейских озер (Юго-Восточное Забайкалье, Россия) в период с 2008 по 2017 г. Мониторинг проводился на фоне процесса полного пересыхания этих крупнейших в регионе озер. Выявлена стабильность видового состава мелких млекопитающих на протяжении 80-летнего периода, несмотря на значительные перестройки структуры сообществ в результате изменений увлажненности. В период исследования (сухая фаза климата) преимущество получили ксерофильные виды. Корреляционный анализ показал возможную связь динамики численности некоторых массовых видов мелких млекопитающих с суммой осадков текущего и предыдущего годов, либо с суммой осадков некоторых весенних (в одном случае – зимних) месяцев.

Ключевые слова: степные экосистемы, динамика численности, количество осадков, Даурская степь, метод ловчих канавок.

Во многих исследованиях показана важная роль климатических факторов в формировании динамики численности популяций животных [Bjornstad, Grenfell, 2001; Stenseth et al., 2002]. На фоне наблюдаемого ускорения изменения климата, остается актуальным интерес исследователей к влиянию климатических факторов на динамику численности мелких млекопитающих как удобных модельных объектов для мониторинга и прогнозирования изменений в экосистемах [Пузаченко, Власов, 2004; Kausrud et al., 2008;

Виноградов, 2010; Бобрецов и др., 2017]. Наиболее яркая положительная зависимость обилия грызунов от количества осадков (через первичную продуктивность растительности с временным лагом до двух лет) наблюдается в пустынных регионах, например, в пустыне Чихуахуа [Ernest et al., 2000] и на севере Чили [Previtali et al., 2009]. Исследования во Внутренней Монголии выявили, что осадки текущего года могут влиять на численность разных видов грызунов не только положительно (некоторые виды песчанок, серых

хомячков, сусликов, брандтовых полевков), но и отрицательно (два вида тушканчиков); осадки прошлого года, вероятно, тоже отрицательно сказываются на численности тушканчиков и сусликов [Jiang et al., 2011, 2013].

В степях Даурии (региона на стыке границ Монголии, России и Китая) изменение уровня увлажненности территории проявляется очень ярко, что наряду с хорошей сохранностью экосистемы послужило основанием для присвоения этому региону статуса участка Всемирного наследия ЮНЕСКО. Сведения о влиянии изменений увлажненности на сообщества животных этого региона малочисленны [Ткаченко, Обязов, 2003]. Окружности расположенных здесь Торейских озер являются удобным полигоном для изучения влияния климата на мелких млекопитающих по двум причинам: в силу ограниченности антропогенного фактора, который может смазывать картину зависимости численности млекопитающих от осадков, и вследствие того, что здесь резко выражена динамика уровня увлажненности территории.

Начало целенаправленным исследованиям населения млекопитающих окрестностей Торейских озер положили в 1930-е гг. сотрудники противочумной службы [Некипелов, 1935]. Разным видам мелких млекопитающих внимание уделялось крайне неравномерно: подавляющая часть работ опубликована по видам, имеющим наибольшее эпизоотологическое значение [Некипелов, 1960а; Некипелов и др., 1962]. Все многолетние исследования в Юго-Восточном Забайкалье и на сопредельных территориях проведены с использованием метода ловушко-линий [Некипелов, 1960а; Некипелов и др., 1962; Jiang et al., 2011]. Этот метод не позволяет адекватно оценить численность некоторых мелких видов местных млекопитающих – практически не отлавливаются бурозубки, хомячки преобладают в отловах над полевками; в то время как другой распространенный метод – ловчих канавок, менее эффективен, но лишен указанных недостатков [Карасева и др., 2008].

Цель настоящей работы – проверить зависимость многолетней динамики численности ряда массовых видов мелких млекопитающих окрестностей Торейских озер от динамики количества осадков, а также охарак-

теризовать биотопическое распределение, структуру населения и относительную численность с применением ранее практически не применявшегося в этом регионе метода ловчих канавок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района исследования. Исследования проводили в охранной зоне Даурского государственного природного биосферного заповедника в Забайкальском крае в котловине Торейских озер. Основная часть стационарных исследований выполнена в окрестностях кордона Уточи, расположенного в самом узком месте между двумя крупнейшими в Юго-Восточном Забайкалье озерами Барун-Торей (площадь зеркала при максимальном заполнении – 560 км²) и Зун-Торей (300 км²), из которых первое находится на территории заповедника, а второе – в его охранной зоне (рис. 1). Часть стационарных исследований проведена 15 км севернее на северо-западном берегу оз. Зун-Торей (кордон Тэли). Дополнительно использованы инвентаризационные отловы млекопитающих в других частях котловины Торейских озер. Водный режим озер неустойчив, что обусловлено расположением их котловины в степной зоне в глубине континента. Уровень воды в озерах снижался с 1995 г.: в 2009 г. практически пересохло оз. Барун-Торей, а в 2017 г. – Зун-Торей. Периодичность колебаний уровня Торейских озер составляет 28–40 лет [Ткаченко, Обязов, 2003; Обязов, 2012].

Растительность района представлена настоящими степями: разнотравно-ковыльными (с доминированием *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* и *Allium polyrhizum*), полидоминантными разнотравно-мелкодерновинно-злаковыми (*S. krylovii*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*) и др., по понижениям рельефа востречовыми степями (*Leymus chinensis*), в дельте р. Ульдза, переходящими в востречовые луга. Преимущественно в поймах рек Ульдза и Ималка произрастают ивняки [Ткачук, Жукова, 2013]. Сообщества высоких гидрофитов (в первую очередь тростника (*Phragmites australis*)) сохранялись в годы исследования узкой полосой только в пойме р. Ульдза, а на протоке Уточи с 2008 г. наблюдался процесс их деградации вслед за изменением

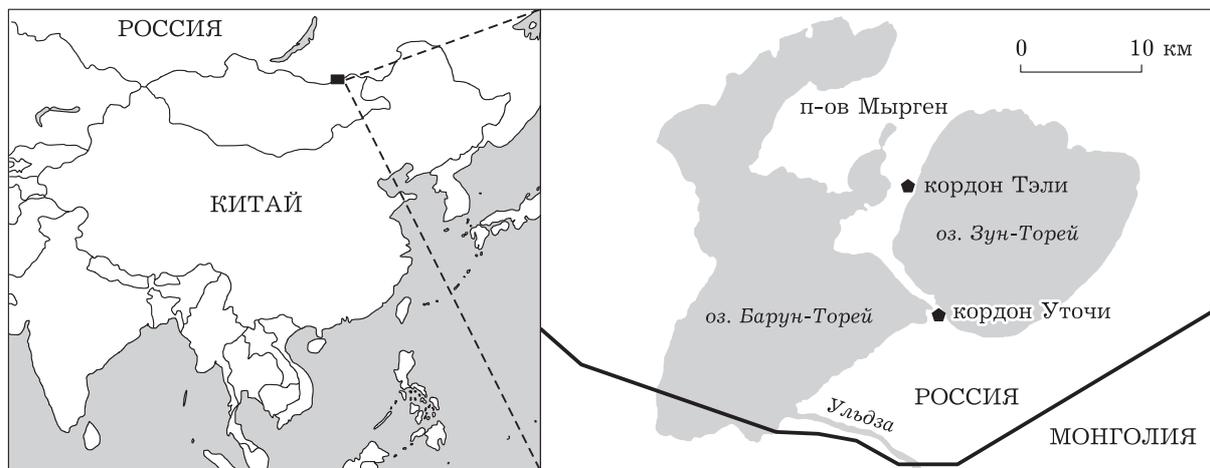


Рис. 1. Торейские озера при максимальном уровне наполнения

уровня воды в Торейских озерах. Тростники уступали место галофитным лугам. Большие площади обнажившегося дна озер заняли пионерные растительные сообщества, постепенно сменяющиеся на галофитные луга и солончаки [Ткачук, Жукова, 2013]. При этом степная растительность Даурии устойчива к колебаниям климата и демонстрировала флуктуационную динамику, проявляющуюся в изменении обилия, проективного покрытия и соотношения доминирующих видов и продуктивности сообществ в зависимости от динамики годовой или весенней суммы осадков [Дружинина, 1979; Ткачук, Жукова, 2013].

Методы исследования. Численность мелких млекопитающих оценивали при помощи постоянных ловчих зоологических канавок (по две в каждом основном биотопе на расстоянии 200–500 м друг от друга) длиной 50 м, шириной – 10–20 см, глубиной – около 5 см. В хорошо очищенное и утоптанное дно вкапывалось по пять цилиндров глубиной 30 см (перевернутые пластиковые бутылки объемом 2,5 л с обрезанным дном). За показатель относительной численности (п.ч.) принимали число отловленных особей в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц.с.).

Метод ловчих канавок не позволяет получить достоверные сведения об обилии относительно крупных, либо дневных видов мелких млекопитающих – в данном случае даурской пищухи (*Ochotona daurica* Pallas, 1776), монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867), полевки Брандта, даурского суслика (*Spermophilus dauricus*

Brandt, 1844), тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica* Forster, 1778) и ондатры (*Ondatra zibethicus* L., 1766). Поэтому учет численности даурской пищухи проводили по плотности жилых поселений на маршрутах с ограниченной шириной учета (5 или 10 м, в зависимости от состояния травостоя). Численность песчанки и полевки Брандта, наиболее пригодные места обитания которых расположены за пределами площадок ежегодного мониторинга, оценивали в виде балльной оценки для окрестностей Торейских озер в целом. Баллы выделены следующим образом: 1 – очень редок (немногочисленные жилые норы отмечаются только в станциях переживания), 2 – редок (зверьки обычны на локальных участках в оптимальных станциях), 3 – обычен (немногочисленные норы встречаются во всех характерных для вида станциях, в оптимальных вид обычен), 4 – многочислен (жилые норы встречаются повсеместно в характерных станциях), 5 – пиковая численность (максимальная наблюдаемая численность).

Мониторинг вели с 2008 по 2017 г. Основную часть отловов проводили с середины июля по сентябрь в четырех типах растительных сообществ (табл. 1). Отработано 2157 цилиндро-суток основными мониторинговыми канавками и отловлено 242 особи мелких млекопитающих (без учета нехарактерных для метода отлова видов). Для характеристики биотопического распределения и структуры сообществ мелких млекопитающих привлечены дополнительные данные за различные сезоны года с других участков Торейской кот-

Среднеголетняя численность видов мелких млекопитающих, по результатам отлова канавками в разных биотопах (особей/100 ц.с.) в Торейской котловине в июле – сентябре

Вид	Разнотравно- ковыльная степь (2008– 2017 гг.)	Деградирую- щие тростни- ки (2008– 2017 гг.)	Востречовая степь (2014– 2017 гг.)	Мелкодерно- вино-злаковая степь (2008– 2012 гг.)
Забайкальский хомячок <i>Cricetulus pseudogriseus</i> Orlov and Iskhakova, 1975	2,74 ± 0,99	7,82 ± 1,99	1,00 ± 1,00	3,41 ± 1,14
Хомячок Кэмпбелла <i>Phodopus campbelli</i> Thomas, 1905	3,32 ± 0,46	1,06 ± 0,31	0	1,46 ± 0,74
Узкочерепная полевка <i>Lasiopodomys gregalis</i> Pallas, 1779	1,70 ± 0,68	1,25 ± 0,71	4,45 ± 1,77	2,90 ± 1,33
Монгольская полевка <i>Alexandromys mongolicus</i> Radde, 1861	0,25 ± 0,25	2,58 ± 0,72	0,81 ± 0,81	0
Полевка Брандта <i>Lasiopodomys brandtii</i> Radde, 1861	0	0	0	0,15 ± 0,15
Домовая мышь <i>Mus musculus</i> L., 1758	0,11 ± 0,11	0,48 ± 0,27	1,81 ± 1,05	0,15 ± 0,15
Тундрная бурозубка <i>Sorex tundrensis</i> Merriam, 1900	0	3,04 ± 1,25	0	0,12 ± 0,12
Восточная полевка <i>Alexandromys fortis</i> Buchner, 1889	0	0,49 ± 0,26	1,25 ± 1,25	0
Крупнозубая бурозубка <i>Sorex daphaenodon</i> Thomas, 1907	0	0,22 ± 0,15	0	0
Мышь-малютка <i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	0	0,13 ± 0,13	0	0
Крошечная бурозубка <i>Sorex minutissimus</i> Zimmermann, 1780	0	0,09 ± 0,09	0	0
Всего ц.с.	547	750	130	450

ловины в объеме 1200 ц.с. При рассмотрении среднеголетних данных приведено среднее средних значений по годам.

В работе использовали данные по месячным суммам осадков за 2007–2017 гг. с метеостанции Соловьевск Борзинского р-на Забайкальского края, расположенной в 15 км к югу от кордона Уточи. Среднегодовое количество осадков за рассматриваемый период (2007–2017 гг.) составило $271,3 \pm 23,3$ мм, из них $191,8 \pm 18,8$ (71 %) выпало в летние месяцы (июнь – август), среднегодовая температура: $+0,25$ °С. Динамика годовой суммы осадков представлена на рис. 3.

Анализ данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2010 и статистической среды R (версия 3.4.2). Использованы только данные с основных мониторинговых канавок (отдельно по каждому биотопу), плотность колоний пищухи и балльные оценки численности. Соответствие критериям нормальности распределения первичных данных проверялось при помощи теста Шапиро – Уилка при $p = 0,05$. Проводили преобразова-

ние рядов численности (функция квадратного корня) для приведения распределений к нормальному виду (если это было возможно). При корреляционном анализе для расчета линейной или частной корреляции использовали коэффициент Пирсона (R или r соответственно) для параметрических данных, либо ранговый – Спирмена (R_s) для непараметрических. Проверяли влияние осадков в предыдущий и текущий год (как в совокупности, так и за отдельные предшествующие учету месяцы) на численность только массовых видов мелких млекопитающих. Так как временной ряд ограничен 10 годами наблюдений, то результаты корреляционного анализа требуют осторожности в интерпретации, поэтому проверялись только заведомо имеющие биологический смысл варианты возможных зависимостей численности зверьков от осадков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав мелких млекопитающих котловины Торейских озер типичен для сте-

пей Даурии. В отловах канавками представлены преимущественно 11 видов (табл. 1, 2). Относительная численность мелких млекопитающих, по результатам отлова канавками в годы исследования в целом низкая (см. табл. 1).

Биотопическое распределение мелких млекопитающих. Наиболее возвышенные участки, занятые разнотравно-ковыльной степью – одна из наиболее характерных стадий для даурской пищухи, узкочерепной полевки, хомячков забайкальского и Кэмпбелла, иногда здесь встречаются колонии полевки Брандта и монгольской песчанки. Население мелких млекопитающих равнинных участков, занятых полидоминантными мелкодерновинно-злаковыми степями, сходно с предыдущим вариантом.

В населении млекопитающих вострецовых лугов доминировали узкочерепная полевка и даурская пищуха, постоянно с низкой численностью отмечались забайкальские хомячки. По влажным вострецовым лугам, часто с небольшими ивняками, доминировали монгольская полевка и тундряная бурозубка. В обоих случаях обедненный видовой состав растительности сказывается на бедности сообществ млекопитающих.

Заросли высоких гидрофитов характеризуются доминированием восточной полевки и тундряной бурозубки, обычно крупнозубая бурозубка. Другой характерный для этого биотопа вид грызунов – ондатра [Швецов, 1990], единственный вид-интродуцент среди млекопитающих котловины. В период исследования следы деятельности ондатры отмечались только в устье р. Ульдза в 2008–2009 гг; по берегам Торейских озер вид исчез на несколько лет раньше.

В результате резкой деградации тростников на побережье оз. Барун-Торей, превратившихся в галофитный луг, сообщество с доминированием восточной полевки и тундряной бурозубки сменилось на более бедное по численности, включающее хомячков Кэмпбелла и забайкальского (см. табл. 2). Отдельные участки высохшего берега заселила монгольская песчанка. На протоке Уточи процесс замещения тростников галофитным лугом за период исследований происходил гораздо медленнее и к 2017 г. еще не завершился, поэтому состав млекопитающих включал как

Т а б л и ц а 2
Усредненные данные по структуре доминирования и разнообразию сообществ мелких млекопитающих в разных биотопах Торейской котловины по результатам отлова канавками, %

Биотоп, год	Хомячок Кэмпбелла	Забайкальский хомячок	Узкочерепная полевка	Монгольская полевка	Полевка Брандта	Домовая мышь	Тундряная бурозубка	Восточная полевка	Крупнозубая бурозубка	Мышь малютка	Крошечная бурозубка	Всего особей
Разнотравно-ковыльная степь (2008–2017)	45,6	26,8	24,5	2,0	0	1,1	0	0	0	0	0	57
Мелкодерновинно-злаковая степь (2008–2012)	27,0	40,2	15,3	0	6,6	10,1	0,9	0	0	0	0	52
Вострецовая степь (2014–2017)	0	11,3	50,0	11,3	0	17,5	0	10,0	0	0	0	18
Галофитный луг на высохшем дне оз. Барун-Торей (2009–2017)	25,0	75,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Разнотравно-осоковый луг на берегу р. Ульдза (2008–2009)	0	36,8	0	15,8	0	0	36,8	10,5	0	0	0	19
Вострецовые луга в пойме рек Ульдза и Ималка (2009–2010)	0	0	0	56,0	0	3,6	30,1	0	10,4	0	0	27
Тростники р. Ульдза (2009)	0	0	0	0	0	0	75,0	25,0	0	0	0	4
Деградирующие тростники протоки Уточи (2008–2017)	7,3	43,6	8,1	17,2	0	1,9	14,7	4,6	0,8	1,4	0,4	127

мезофильные виды (бурозубки, монгольская полевка), так и ксерофильные (хомячки, узкочерепная полевка) (см. табл. 1, 2).

Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих. Восточная полевка в годы высокого уровня Торейских озер – один из доминирующих видов мелких млекопитающих во влажных стациях (луга, высокие гидрофиты) [Швецов, 1990]. В период пересыхания данных озер в 1920–1930-е гг. при кратковременных исследованиях этот вид отсутствовал в списках зарегистрированных грызунов [Кузнецов, 1929; Некипелов, 1935].

Еще в 2008 г. восточная полевка не являлась редкой на Торейских озерах: вид встречался в тростниках по берегам обоих озер и на осоково-востречовых лугах по берегам р. Ульдза. В последующие годы восточная полевка отлавливалась на участке мониторинга только в постепенно деградирующих тростниках (на песчаной почве) в 2012 и 2016 гг. (см. рис. 3), а в 2016 г. также на смежном с тростниками востречовом лугу. Раз в четыре года, по-видимому, на фазе пика численности, восточная полевка появлялась в отловах канавками. В сохранившихся высоких тростниках по берегам р. Ульдза восточная полевка регистрировалась в течение всего периода исследований. Какой-либо корреляции динамики численности вида на площадке мониторинга с осадками не выявлено. Для сравнения, в Приморье не отмечено ярко выраженной цикличности в динамике численности восточной полевки, а повторяемость динамических процессов численности составляет 3–6 лет с длительной фазой депрессии [Плятер-Плохоцкий, 1935; Шкилев, 1960; Литвинова, Литвинов, 2015].

Монгольская полевка – мезофильный вид грызунов Центральной Азии, динамика численности которого почти не описана. За рассматриваемый 10-летний период численность монгольской полевки на участке мониторинга имеет выраженную динамику с двумя подъемами и двумя спадами численности (см. рис. 3), происходящими постепенно, продолжительность популяционных циклов составила 4–5 лет. Динамика этого вида в оптимальных умеренно влажных (деградирующие тростники) и в субоптимальных более сухих смежных степных стациях оказалась сходной.

За период исследований обнаружена положительная частная корреляция численности монгольской полевки с суммой осадков в марте ($r = 0,69$; $p = 0,04$) и отрицательная – в апреле ($r = -0,73$; $p = 0,03$). Осадки в эти месяцы, возможно, могут влиять на успех весеннего размножения (или непосредственно на численность) перезимовавших полевок. С одной стороны, весенние осадки благоприятствуют более массовому появлению первой зелени – основного корма полевок (но не общей продуктивности растительности [Дружинина, 1979]), с другой стороны – в апреле, когда начинается размножение монгольских полевок и зверьки крайне активны (данные авторов), осадки в виде дождя при низких температурах, возможно, снижают эффективность размножения, например, из-за повышенной гибели активно перемещающихся особей.

Изменение обводненности территории снижает количество пригодных местобитаний монгольской полевки, и, соответственно, ее численность. В 1934 г., когда Торейские озера пересыхали, Н. В. Некипелов [1935] находил монгольских полевок крайне локально по берегам пресных луж на дне оз. Барун-Торей, окруженных кочкарными лугами из осок и гусиной лапчатки и узкой полосой тростника. За годы проведенных исследований также значительно сократилась площадь пригодных умеренно влажных луговых стадий в окрестностях Торейских озер, заселенных монгольской полевкой.

Узкочерепная полевка – более ксерофильный вид, по сравнению с монгольской. В связи с выделением криптического вида – полевки Радде (*Lasiopodomys raddei* Poljakov, 1881) из Юго-Восточного Забайкалья [Petrova et al., 2016], следует заметить, что данные, представленные в настоящей работе, касаются собственно узкочерепной полевки (*L. gregalis* Pallas, 1779), что подтверждено генотипированием нескольких экземпляров из окрестностей кордона Уточа [Петрова и др., 2017].

Динамика численности узкочерепной полевки за рассматриваемый период оказалась не столь явной, как в других частях ареала [Максимов, Ермаков, 1985; Дупал, 2008]. В первые три года исследований популяция вида находилась в фазе глубокой депрессии, в 2011 г. отмечен рост численности (рис. 2).



Рис. 2. Динамика относительной численности фоновых видов мелких млекопитающих в разнотравно-ковыльной степи (особей/100 ц.с., для даурской пищухи – число колоний/га)

В последующие годы динамика численности узкочерепной полевки различалась в разных станциях (см. рис. 2, 3).

На зависимость численности узкочерепной полевки в степях Юго-Восточного Забайкалья от летних осадков указывал еще Н. В. Некипелов [19576] (хотя эти сведения основаны преимущественно на данных из ареала полевки Радде). По его данным, за 1940–1950-е гг. депрессии численности происходили вслед за за-

сушливыми годами, когда количество летних осадков не достигало 200 мм, а значительное увеличение численности – при превышении 300 мм. Полученные нами данные подтверждают предположение, что численность узкочерепной полевки в характерном биотопе – разнотравно-ковыльной степи положительно коррелирует с суммой летних осадков (за апрель – август) текущего и предыдущего года: $R_s = 0,64$; $p = 0,05$. Вероятная

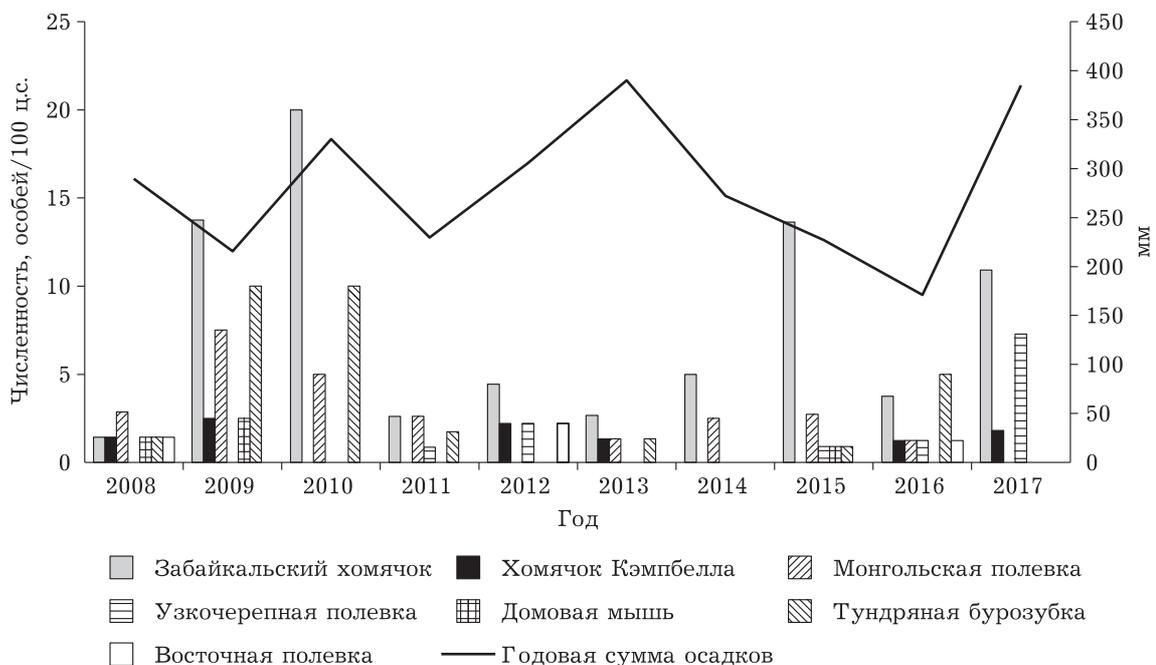


Рис. 3. Динамика относительной численности фоновых видов мелких млекопитающих в деградирующих тростниках и годовой суммы осадков

связь численности не только с осадками текущего, но и предыдущего года может быть обусловлена лимитирующим влиянием обеспеченности вида зимними кормовыми запасами и, как следствие, с выживаемостью узкочерепной полевки в зимний период. Хорошо известно, что узкочерепная полевка в степях Даурии заготавливает на зиму большое количество подземных частей растений, преимущественно разнотравья, которое наиболее чувствительно к уровню увлажненности [Некипелов, 1957б; Некипелов, 1960б].

Хомячок Кэмпбелла в котловине Торейских озер находит наиболее благоприятные условия, что подтверждается его максимальной численностью в уловах в сравнении с другими районами Юго-Восточного Забайкалья [Некипелов, 1960а]. Считается, что численность хомячков рода *Phodopus* повсеместно невысокая и относительно устойчивая [Феоктистова, 2008]. В наиболее характерных биотопах Торейской котловины не удалось проследить чередования четких популяционных циклов численности этого вида. За исключением 2014 г. относительная численность хомячка Кэмпбелла держалась на постоянном уровне (п.ч. = 2,5–5,0). В то же время в суб-

оптимальных станциях (деградирующие тростники) за рассматриваемый период наблюдалось интересное чередование показателей численности: после двух лет невысокой численности (п.ч. = 1,3–2,5) следовали два года отсутствия вида в отловах, затем вновь два года вид отлавливался и т. д. (рис. 4). По данным учетов противочумной службы за 1944–1958 гг. в окрестностях Торейских озер [Некипелов, 1960а] при рассмотрении обобщенных степных биотопов также прослеживается наличие выраженных колебаний численности. Таким образом, с учетом полученных данных, можно предполагать наличие у хомячка Кэмпбелла популяционной динамики, при которой плотность в характерных станциях остается постоянной, а увеличение общей численности происходит за счет возрастания плотности в субоптимальных и пессимальных станциях. Вслед за осушением Торейских озер происходило освоение ранее непригодных стадий – деградирующих тростников, галофитных лугов, солончаков на зарастающем обнажившемся дне озер.

Н. В. Некипелов [1960а] не выявил взаимосвязи численности этого вида с осадками. В разнотравно-ковыльной степи, где числен-

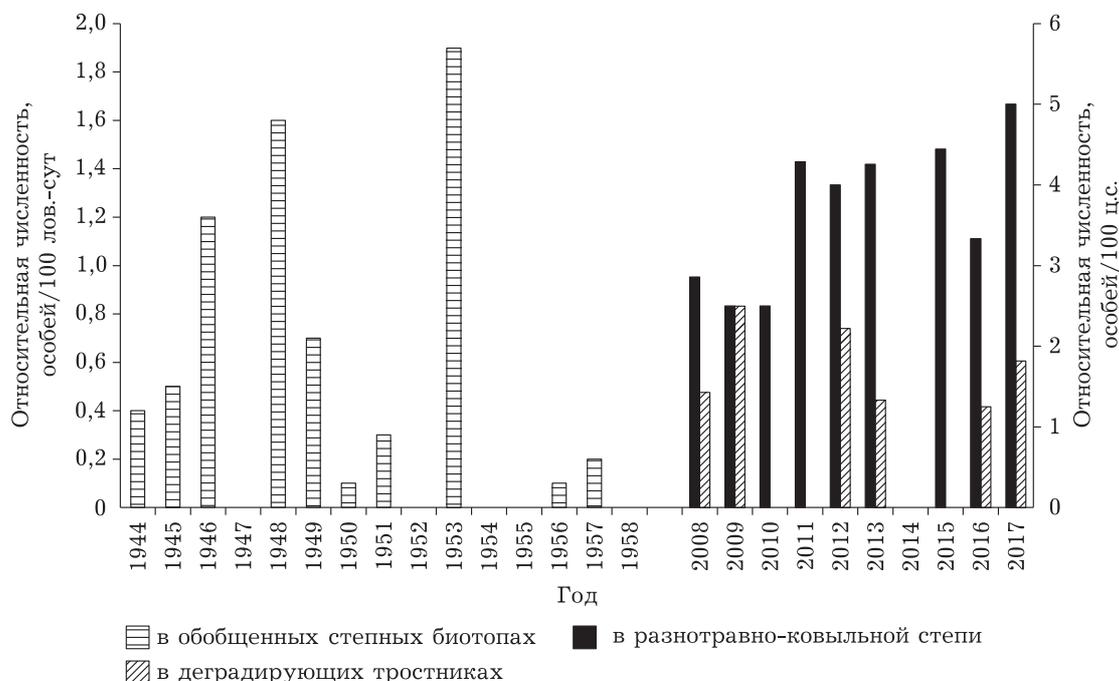


Рис. 4. Динамика численности хомячка Кэмпбелла в Торейской котловине по результатам отлова канавками: в разнотравно-ковыльной степи и в мелкодерновинно-злаковой степи; по данным Н. В. Некипелова [1960а] в обобщенных степных биотопах при отлове давилками

ность хомячка Кэмпбелла относительно стабильна (см. рис. 2, 4), при исследовании не обнаружена корреляция численности с осадками. В деградирующих тростниках (см. рис. 3, 4) линейная корреляция численности с осадками оказалась недостоверной. Однако частная корреляция в этом субоптимальном биотопе позволила выявить взаимосвязь численности с осадками предшествующей году отлова зимы (декабря – марта) и предыдущего календарного года в целом. Частная корреляция (без влияния остальных указанных факторов) численности хомячка Кэмпбелла в тростниках оказалась отрицательной с осадками предыдущего календарного года ($r = -0,95$; $p = 0,01$) и осадками февраля ($r = -0,81$; $p = 0,05$) и марта ($r = -0,92$; $p = 0,01$), а также положительной с осадками декабря ($r = 0,90$; $p = 0,01$) и января ($r = 0,97$; $p = 0,01$). Это логично, так как состояние травостоя (как живого, так и сухого прошлогоднего) прямо зависит от количества прошлогодних осадков, а хомячки Кэмпбелла предпочитают разреженный травостой, характерный для периодов с недостатком осадков. В декабре – январе снежный покров, вероятно, может защищать животных от экстремально низких температур и действия ветра (питание зверьки еще в достаточном количестве находят в своих кладовых), в то время как в феврале свежий снег может мешать поиску корма (семян) на поверхности (когда кладовые уже опустошены).

Забайкальский хомячок – наиболее эвриотопный вид мелких млекопитающих Торейской котловины. В динамике его численности наблюдались чередующиеся подъемы и спады с периодичностью в 2–3 года. При этом в более сухих (разнотравно-ковыльная и мелкодерновинно-злаковая степь) и более влажных (деградирующие тростники, вострецовый луг) стадиях подъемы и спады численности находятся отчасти в противофазе друг с другом (см. рис. 2, 3). Данные Н. В. Некипелова [1960а] за 1944–1958 гг. (процент отлова в давилки по всем биотопам) также демонстрируют наличие коротких разных по длительности (2, реже до 4 лет) популяционных циклов численности. В отличие от хомячка Кэмпбелла по полученным результатам не обнаружено какой-либо корреляции численности вида с осадками. Предположительно это свя-

зано с широким спектром пригодных для вида биотопов и объектов питания, что позволяет виду меньше зависеть от уровня увлажненности в относительно сухих местообитаниях.

Тундряная бурозубка – доминирующий по численности вид землероек окрестностей Торейских озер и типичных степей Сибири и Казахстана в целом [Литвинов и др., 2015]. В 1934 г. после пересыхания озер этот вид регулярно отмечался только по берегам небольших пресных луж, сохранявшихся по дну Барун-Торей [Некипелов, 1935]. За период исследований наблюдалось два периода подъема численности тундряной бурозубки, разделенные тремя годами депрессии. Более редкие виды землероек Торейской котловины – крупнозубая и крошечная бурозубки отлавливались только в годы, предшествовавшие максимальной численности тундряной бурозубки. Обнаружена положительная корреляция численности последней с суммой осадков за март ($R_s = 0,85$; $p = 0,002$). Частная корреляция с осадками за март без влияния суммы осадков за предыдущий календарный год еще выше: $r = 0,96$ ($p < 0,001$). Возможно, это объясняется тем, что осадки в марте положительно сказываются на численности групп беспозвоночных, которыми питается бурозубка.

Домовая мышь (подвид *M. t. gansuensis*) по берегам Торейских озер обычный вид, круглогодично обитающий в прибрежных биотопах, но малочисленный в отловах канавками. Связано это с тем, что оптимальными станциями на площадке мониторинга являются узкие полосы прибрежной разнотравной галофитной луговой растительности по береговым намывным валам. Другой вид мышей – малютка, представлен за 10 лет исследований единственным экземпляром. Этот вид высокотравных луговых и гидрофитных растительных сообществ обычен в период высокого уровня озер [Швецов, 1990], но крайне редок при их осушении [наши данные; Некипелов, 1935].

Наибольшая численность ксерофильного вида грызунов – монгольской песчанки пришла на 2008–2010 гг. Этому благоприятствовало осушение с последующим зарастанием дна оз. Барун-Торей. Максимальная численность песчанки отмечена в 2009 г. на п-ове Мырген на залежах, заросших самосевным рапсом (100 колоний/га) и польнью Сиверса (*Atr-*

temisia sieversiana) (63 колонии/га). Обычен данный вид по обсыхающим берегам озер с редкой галофитной растительностью и, особенно, по намывным сыпучим валам, в окрестностях животноводческих стоянок с выбитой растительностью и неровностям рельефа. Динамика численности этого вида на соседних, даже близко расположенных участках Торейской котловины (удаленных друг от друга всего на 5–20 км), несколько различалась. На одних из них спад численности произошел уже в 2009 г. (петрофитные степи по мелкосопочнику к северу от оз. Зун-Торей), на других – в 2010 или 2011 гг. Повсеместно наиболее малочисленна песчанка оказалась в 2014 г. после чего ее численность медленно восстанавливалась. Монгольская песчанка впервые обнаружена в Юго-Восточном Забайкалье только в 1939 г. у с. Соловьевск в местности Аршантуй (около 10 км к востоку от кордона Уточа) [Фетисов, Хрустцелевский, 1948]. Предполагалось, что вид проник в Юго-Восточное Забайкалье вдоль линии железной дороги Борзя – Чойбалсан из Монголии или оказался завезен оттуда с грузами. Скорее всего, вид встречался здесь ранее, но проявил себя только в годы сухой фазы климата в период полного высыхания Торейских озер. В период исследований песчанка – один из самых массовых видов мелких млекопитающих окрестностей Торейских озер. Как и следовало ожидать, численность вида в баллах обилия отрицательно коррелирует с суммой осадков с мая по август за предыдущий и текущий год ($R = -0,64$; $p = 0,05$). На данных из Внутренней Монголии [Wang, Zhong, 2006] показана положительная зависимость роста популяции монгольской песчанки от летних осадков, что, по-видимому, является характерным ответом растительноядных грызунов аридных экосистем на увеличение продуктивности растительных сообществ [Gillespie et al., 2008; Previtali et al., 2009]. Но на северной периферии ареала (как в Забайкалье) для ксерофильной монгольской песчанки более благоприятно снижение уровня осадков, в результате чего вид находит наиболее предпочитаемые биотопы с разреженным травостоем (сухие степи, оголившиеся берега озер с пионерной растительностью).

Полевка Брандта – еще один ксерофильный вид мелких млекопитающих Торейской

котловины, распределенный здесь крайне неравномерно. Наиболее обычен в ковыльных степях на п-ове Мырген на восточном берегу оз. Барун-Торей, где в 2009–2010 гг. наблюдался пик численности полевки, а в 2011–2012 – спад. При максимальной численности в 2009 г. в ковыльных степях на п-ове Мырген насчитывалось в среднем 15 жилых колоний/га, на отдельных участках лугово-ковыльной степи плотность достигала даже 70 колоний/га. В годы низкой численности жилые колонии полевки расположены преимущественно по вершинам бугров с наиболее разреженным злаковым травостоем. В целом динамика численности монгольской песчанки и полевки Брандта в окрестностях Торейских озер оказались сходны ($R = 0,69$; $p = 0,03$) (рис. 5). О связи массового размножения полевки Брандта в районе Торейских озер с сухими периодами указывал Н. В. Некипелов [1957а]. В отличие от монгольской песчанки корреляция численности полевки Брандта с суммой летних осадков за текущий или предыдущий год или их суммой оказалась не достоверна. Хотя, возможно, сумма осадков самого жаркого месяца – июня может иметь значение для этого вида ($R = 0,60$; $p = 0,07$). Видимо, это связано с низкой чувствительностью метода балльной оценки численности по сравнению с количественными учетными методами и/или с меньшей зависимостью динамики численности полевки Брандта от увлажненности.

Численность даурской пищухи за рассматриваемый 10-летний период держалась на максимальном уровне в 2009–2010 гг., в 2011 г. наблюдался спад, а затем в течение четырех лет (2012–2015 гг.) продолжалась депрессия численности, в 2017 г. произошел резкий рост (см. рис. 2). Следует отметить, что в соседних районах фазы цикла заметно отличались, например, чуть восточнее Торейских озер на Нерчинском хребте высокая численность пищухи держалась вплоть до 2014 г., после чего также произошел резкий спад. И даже в Торейской котловине сохранялись небольшие участки очень высокой численности вида вплоть до 2014 г. (северное побережье оз. Зун-Торей, включая п-ов Кулусутайский). Корреляция численности пищухи с осадками не выявлена.

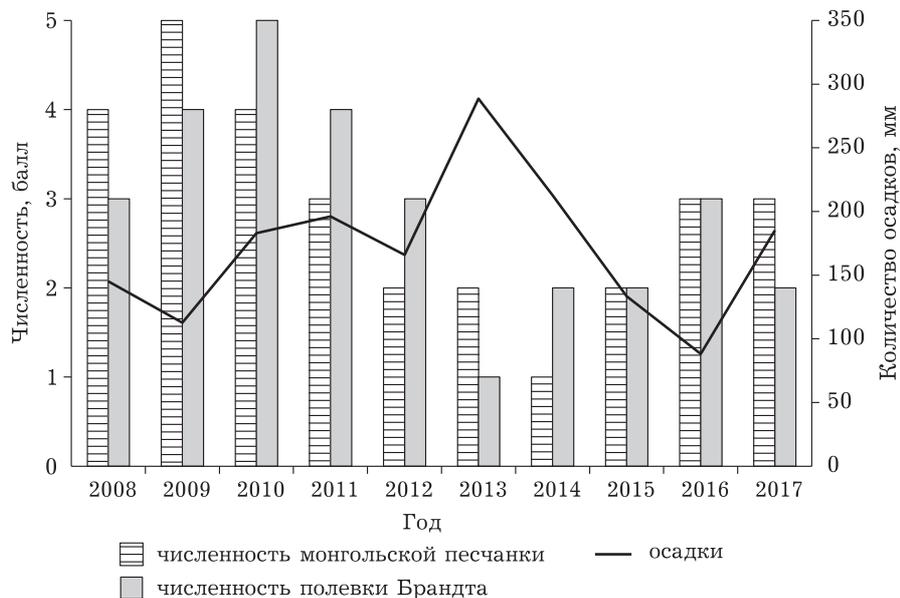


Рис. 5. Динамика численности монгольской песчанки и полевки Брандта в Торейской котловине в баллах обилия; линией указана сумма осадков с мая по июль

Изменение увлажненности территории по-разному сказывается на численности мелких млекопитающих окрестностей Торейских озер. Наиболее очевидно это влияние проявляется в увеличении или уменьшении площади пригодных местообитаний и, соответственно, распространении и общей численности зверьков. В сухую климатическую фазу, на которую пришелся период исследований, сокращалась площадь пригодных стадий для мезофильных (монгольская полевка, бурозубки, домовая мышь) и особенно гигрофильных видов (ондатра, восточная полевка). Соответственно, большее распространение получили ксерофильные виды (монгольская песчанка, хомячки, полевки Брандта и узкочерепная, даурская пищуха). В пределах же конкретного местообитания плотность мелких млекопитающих, по-видимому, тоже может зависеть от обилия осадков. Виды, предпочитающие разреженный низкий травостой (монгольская песчанка, хомячок Кэмпбелла), показывают отрицательную корреляцию численности с суммой прошлых летних осадков (песчанка – также с суммой осадков текущего года). Численность узкочерепной полевки, напротив, положительно коррелирует с суммой осадков предыдущего и текущего года. Для некоторых видов, по-видимому, еще большую роль играют осадки опре-

деленных критических периодов: относительные численности монгольской полевки и тундряной бурозубки положительно коррелируют с суммой мартовских осадков, а хомячка Кэмпбелла – с осадками января – февраля. Если значение мартовских осадков труднообъяснимо (возможно, сказывается на начале вегетации растений и численности беспозвоночных), то положительная (теплозащитная) роль снега в середине зимы более очевидна. Отрицательная корреляция осадков с численностью хомячка Кэмпбелла (в феврале – марте) и монгольской полевки (в апреле), возможно, объясняется высокой наземной подвижностью видов в эти периоды. В конце зимы хомячки активно собирают пищу на поверхности и осадки (снег) мешают этому. Менее очевидно влияние осадков в апреле на численность монгольской полевки, активно перемещающейся в этот период по поверхности почвы (данные авторов). Есть мнение, что весенние осадки положительно сказываются на летне-осенней численности зверьков (особенно зеленоядных полевок). Но, по-видимому, это не совсем так. Для более четкого понимания причин взаимосвязи динамики численности зверьков с осадками определенных месяцев необходимы более детальные исследования их биологии в эти предварительно выявленные периоды.

Таким образом, литературные сведения и полученные данные за 10-летний период показывают значительность естественных трансформаций сообществ мелких млекопитающих региона, обусловленную преимущественно уровнем увлаженности территории. Некоторые виды могут уходить в длительные периоды глубокой депрессии численности, но доминировать при ином общем уровне увлажненности, что следует учитывать при проведении краткосрочных исследований животного мира в регионе, например, по выявлению воздействия антропогенного характера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследование показало, что видовой состав мелких млекопитающих Торейской котловины не изменился с 1930-х гг., только один вид-интродуцент (ондатра) вселился с соседних территорий. Снижение уровня увлажненности, наблюдавшееся за период исследования (2008–2017 гг.), привело к увеличению численности ксерофильных видов за счет увеличения доли пригодных местообитаний и, соответственно, к снижению численности мезофильных и гигрофильных видов. При этом на изменения численности (плотности) в конкретном пригодном для вида местообитании осадки влияют неоднозначно. Для части видов не выявлена взаимосвязь динамики численности с количеством осадков, для других отмечена положительная (узкочерепная полевка) или отрицательная (монгольская песчанка, хомячок Кэмпбелла) корреляция с общим количеством осадков текущего и предыдущего годов. Представляет интерес корреляция летней численности некоторых видов с суммой осадков за отдельные весенние (для хомячка Кэмпбелла – зимние) месяцы, требующие более детального изучения их биологии в эти, вероятно, критические для популяций зверьков периоды.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобрецов А. В., Лукьянова Л. В., Быковец Н. М., Петров А. Н. Влияние изменения климата на динамику популяций лесных полевок (*Myodes*) Северного Предуралья: роль ландшафтных эффектов // Сиб. экол. журн. 2017. № 3. С. 245–256 [Bobretsov A. V., Lukyanova L. E., Vykhovets N. M., Petrov A. N. Impact of climate change on population dynamics of forest voles (*Myodes*) in northern Pre-Urals: The role of landscape effects // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 3. P. 215–223].
- Виноградов В. В. Влияние факторов различной природы на многолетнюю динамику численности мелких млекопитающих горной тайги юга Средней Сибири // Вестн. КГПУ им. В. П. Астафьева. 2010. Вып. 1. С. 243–246.
- Дружинина Н. П. Многолетняя динамика продуктивности надземной части степных сообществ // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР, 1979. С. 11–22.
- Дупал Т. А. Популяционная динамика и изменения структуры сообщества мелких млекопитающих Северной Кулунды // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 5. С. 609–613.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Кузнецов Б. А. Грызуны Восточного Забайкалья // Изв. ассоциации науч.-исслед. институтов при физ.-мат. факультете МГУ. 1929. Т. 2, № 1. С. 59–106.
- Литвинов Ю. Н., Дупал Т. А., Ержанов Н. Т., Абылханов Т. Ж., Сенотрусова М. М., Моролдоев И. В., Абрамов С. А. Особенности организации сообществ землероек открытых ландшафтов Сибири и северного Казахстана // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 2. С. 259–267 [Litvinov Y. N., Dupal T. A., Abramov S. A., Erzhanov N. T., Abylkhasanov T. Z., Senotrusova M. M., Moroldoev I. V. Aspects of shrew community organization in open landscapes of Siberia and northern Kazakhstan // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 211–217].
- Литвинова Е. А., Литвинов М. Н. Грызуны (Rodentia Bowdich, 1821) семейства Хомяковые (Cricetidae Fischer, 1817) южной части Приморского края. Сообщение I. Подсемейство Полевковые Microtinae Cope, 1891 // Вестн. ИРГСХА. 2015. № 69. С. 78–85.
- Максимов А. А., Ермаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 237 с.
- Некипелов Н. В. Материалы по экологии грызунов в окрестностях озера Барун-Торей // Изв. Иркут. гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1935. Т. 2. С. 64–102.
- Некипелов Н. В. Климат Юго-Восточного Забайкалья и исторический обзор чумных эпизоотий на фоне климатических изменений // Там же. 1957а. Т. 15. С. 19–56.
- Некипелов Н. В. О численности стадной полевки в Юго-Восточном Забайкалье // Там же. 1957б. Т. 16. С. 85–91.
- Некипелов Н. В. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков // Там же. 1960а. Т. 23. С. 147–164.
- Некипелов Н. В. О биотопах и питании полевок в Забайкальских степях // Там же. 1960б. Т. 23. С. 214–222.
- Некипелов Н. В., Дубовик И. М., Плетникова Г. П., Тарасов Н. С. Эпизоотологические исследования в Гулженге // Там же. 1962. Т. 24. С. 10–19.
- Обязов В. А. Изменение климата и гидрологического режима рек и озер в Даурском экорегионе // Проблемы адаптации к изменению климата в бассейнах рек Даурии: экологические и водохозяйственные

- аспекты: сб. науч. тр. Вып. 5. Чита: Экспресс-издательство, 2012. С. 24–45.
- Петрова Т. В., Тесаков А. С., Баженов Ю. А., Абрамсон Н. И. Новые данные о распространении криптических видов *Lasiopodomys gregalis* и *L. raddei* в Забайкалье // Генетика популяций: прогресс и перспективы: мат-лы Междунар. конф. М., 2017. С. 207–209.
- Плятер-Плохоцкий К. А. О закономерностях массовых размножений мышевидных грызунов в условиях ДВК // Вестн. ДВФАН СССР. 1935. № 13. С. 71–85.
- Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Многолетняя динамика фоновых видов мелких млекопитающих в стрелецкой степи и ее связь с климатом во второй половине XX века // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10, № 22–23. С. 44–54.
- Ткаченко Е. Э., Обязов В. А. Изменение уровня Торейских озер и гнездящиеся колониальные околоводные птицы // Наземные позвоночные Даурии: сб. науч. тр. Чита: "Поиск", 2003. Вып. 3. С. 44–59.
- Ткачук Т. Е., Жукова О. В. Динамика растительности Даурского заповедника // Учен. зап. Забайкал. гос. ун-та. Сер. биол. науки. 2013. № 1 (48). С. 46–57.
- Швецов Ю. Г. Млекопитающие дельты р. Ульдызы (Восточное Забайкалье) // 5-й съезд Всесоюз. териол. об-ва АН СССР. М., 1990. Т. 1. С. 154–155.
- Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 446 с.
- Фетисов А. С., Хрущелевский В. П. Млекопитающие Юго-Восточного Забайкалья // Тр. Иркут. гос. ун-та. Иркутск, 1948. Т. 3, вып. 2. С. 3–15.
- Шкилев В. В. Особенности изменения численности восточной полевки в Приморском крае (Дальний Восток) // Биол. сб. Иркутск, 1960. Т. XXIII. С. 70–95.
- Bjornstad O. N., Grenfell B. T. Noisy clockwork: Time series analysis of population fluctuations in animals // Science. 2001. N 293. P. 638–643.
- Ernest S. K. M., Brown J. H., Parmenter R. R. Rodents, plants, and precipitation: Spatial and temporal dynamics of consumers and resources // Oikos. 2000. Vol. 88, N 3. P. 470–482.
- Gillespie S. C., Vuren D. H. V., Kelt D. A., Eadie J. M., Anderson D. W. Dynamics of rodent populations in semiarid habitats in Lassen County, California // Western North Am. Naturalist. 2008. N 68. P. 76–82.
- Jiang G., Zhao T., Liu J., Xu L., Yu G., He H., Krebs C. J., Zhang Z. Effects of ENSO-linked climate and vegetation on population dynamics of sympatric rodent species in semiarid grasslands of Inner Mongolia, China // Canad. Journ. Zool. 2011. Vol. 89, N 8. P. 678–691.
- Jiang G., Liu J., Xu L., Yu G., He H., Zhang Z. Climate warming increases biodiversity of small rodents by favoring rare or less abundant species in a grassland ecosystem // Integrative Zool. 2013. N 8. P. 162–174.
- Kausrud K. L., Mysterud A., Steen H., Vik J. O., Ostbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A. M., Mysterud I., Solhoy T., Stenseth N. C. Linking climate change to lemming cycles // Nature. 2008. N 456 (7218). P. 93–97.
- Petrova T. V., Tesakov A. S., Kowalskaya Y. M., Abramson N. I. Cryptic speciation in the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Rodentia: Cricetidae) // Zool. Scripta. 2016. Vol. 45, N 6. P. 618–629.
- Previtali M. A., Lima M., Meserve P. L., Kelt D. A., Gutierrez J. R. Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: Rainfall, resource availability, and predation // Ecology. 2009. N 90 (7). P. 1996–2006.
- Stenseth N. C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J. W., Chan K., Lima M. Ecological effects of climate fluctuations // Science. 2002. N 297. P. 1292–1296.
- Wang G., Zhong W. Mongolian gerbils and Daurian pikas responded differently to changes in precipitation in the Inner Mongolian grasslands // J. Arid Environ. 2006. N 66. P. 648–656.

The Population of Small Mammals in the Vicinities of Torey Lakes (Southeast Transbaikalia) During the Dry Climatic Phase: Dynamics and Connection with Precipitation

Yu. A. BAZHENOV

*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of SB RAS
672014, Chita, Nedorezov str., 16a
E-mail: uran238@ngs.ru*

Population and number dynamics of small mammals in the vicinities of Torey lakes (South-Eastern Transbaikalia, Russia) were characterized between 2008 and 2017. The monitoring was carried out against the backdrop of the complete drying out of these some of the largest lakes in the region. The stability of the fauna of small mammals was revealed over an 80-year period, although the structure of communities rearranged itself significantly as a result of changes in moistening of the territory. Xerophilous species of mammals had an advantage in the period of studies in the dry climate phase. Correlation analysis showed a possible link of population dynamics of some common species of small mammals with precipitation of current and previous years or with the sum of precipitation of some spring (in one case, winter) months.

Key words: steppe ecosystem, population dynamics, precipitation, Daurian steppe, method of trap grooves.