

УДК 591.478

ЧИСЛЕННОСТЬ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ – НОСИТЕЛЕЙ ПРИРОДНООЧАГОВЫХ БОЛЕЗНЕЙ ЧЕЛОВЕКА В КАРЕЛЬСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПРИЛАДОЖЬЕ

© 2023 г. Э. В. Ивантер^{1, 2, *}

¹Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, Россия

²Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия

*e-mail: Ivanter@petrsu.ru

Поступила в редакцию 17.01.2023 г.

После доработки 30.01.2023 г.

Принята к публикации 31.01.2023 г.

Подводятся итоги продолжавшихся более полувека (1966–2018 гг.) исследований популяционной экологии и динамики численности мелких млекопитающих, участвующих в формировании и функционировании распространенных в Северо-Восточном Приладожье природных очагов трансмиссивных болезней человека, таких как энцефалит и туляремия, интенсивно функционирующих здесь в условиях интенсивной антропогенной трансформации таежных экосистем. Местные ландшафты, относящиеся к подзоне среднетаежных лесов и представляющие для большинства изучаемых видов мелких зверьков северную периферию ареала, постоянно испытывают мощнейший антропогенный пресс, приводящий к снижению численности и общему обеднению видового состава представителей исконной таежной фауны мелких млекопитающих. Из 22 зарегистрированных здесь их видов абсолютно доминируют обыкновенная бурозубка и рыжая полевка. Далее по степени преобладания в учетах следуют темная полевка, малая и средняя бурозубки. Остальные виды относительно редки и малочисленны. При этом основную роль в прокормлении клещей и, соответственно, в циркуляции инфекций, дифференцированном вкладе отдельных внутривидовых групп в поддержании численности переносчиков и активности возбудителей играют лесные рыжие полевки, землеройки же значительно уступают им в этом отношении и более характерны для личиночных стадий клеща. Общий суммарный показатель учетов численности мелких зверьков ловушко-линиями по всей исследованной территории колеблется по годам от 0.34 до 18.5 экз. на 100 ловушко-суток и составляет в среднем 7.8, а ловчими канавками от 2.7 до 25.4, в среднем 14.0 экз. на 10 канавко-суток. Это позволяет отнести изучаемую территорию к областям со сравнительно невысокой численностью мелких млекопитающих, существенно уступающей среднему ее уровню, характерному для других, расположенных южнее, регионов Европы. Тем не менее она определяет здесь достаточно напряженную эпидемическую обстановку, стойко поддерживаемую с их участием в массовом прокормлении переносчиков природно-очаговых инфекций.

Ключевые слова: закономерности и факторы динамики численности, воспроизводство, прокормление клещей, эпидемическая обстановка

DOI: 10.31857/S0042132423030079, **EDN:** QQCWVB

ВВЕДЕНИЕ

Природно-очаговые заболевания человека, и прежде всего энцефалит и туляремия, носителями которых служат мелкие млекопитающие (в основном землеройки и лесные полевки) и сегодня остаются самой серьезной эпидемиологической проблемой как в России, так и во всем мире (Ивантер, 1975; Коренберг, 2001, 2022; Коренберг и др., 2002, 2013; Злобин, 2005; Алексеев, 2007; Львов, Злобин, 2007; Онищенко и др., 2007; Локтев и др., 2009; Anderson et al., 2003; Guthrie et al., 2003; Korzenberg, Likhacheva, 2006 и мн. др.). При этом мелкие млекопитающие и их эктопаразиты как привле-

кали, так и продолжают привлекать самое пристальное внимание в связи с их решающей ролью в поддержании природных очагов инфекций (Шилова, 1958; Карасева, 1971; Балашов, 1992; Окулова, 1986; Балашов и др., 2003; Кучерук, 2006; Иванова, 2009). Особенно беспокоит обострившаяся в последние годы проблема, связанная с участием мелких млекопитающих в формировании и функционировании городских очагов инфекций (Антыкова и др., 1998; Львов, Злобин, 2007; Москвитина и др., 1988; Иванова, 2009).

Это лишний раз убедительно подчеркивает необходимость налаживания эффективного монито-

ринга численности и состояния популяций доминирующих видов мелких млекопитающих, от которых в конечном итоге зависит и общая эпидемическая обстановка, и ее последовательное и долговременное оздоровление на территории природного очага.

Изучение биоценотических группировок мелких млекопитающих Приладожья, их структуры и динамики во времени и пространстве позволяет объективно оценить своеобразную и неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и трансформированных человеком ландшафтов в жизни популяций и всего смешанного населения землероек и грызунов. Так, если коренные местообитания (травяно-зеленомошные сосняки и особенно ельники) служат для большинства видов основными станциями круглый год, то производные, и прежде всего зарастающие вырубki и перелески вблизи городов и поселков, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых увеличивается лишь в годы и сезоны подъемов численности видов. А это в свою очередь приводит к образованию на пригородных участках местности достаточно стойких, синантропных по своему происхождению территорий со своеобразными эпидемиологическими особенностями.

Тем не менее многое в состоянии популяций и характере взаимоотношений мелких зверьков оказалось за пределами изучения, в частности недостаточно исследованными остаются и вопросы, связанные с оценкой роли отдельных видов мелких млекопитающих в циркуляции тех или иных инфекций, географические особенности этих процессов, а также дифференцированный вклад отдельных внутрипопуляционных групп мелких зверьков в поддержании численности переносчиков и активных возбудителей.

В настоящем сообщении предпринята попытка восполнить образовавшийся пробел путем представления результатов многолетних (1966–2018 гг.) исследований структурно-функциональных особенностей и многолетней динамики населения мелких млекопитающих, участвующих в формировании природных очагов инфекционных болезней человека, в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем Северо-Восточного Приладожья, и хотя они являются частью общих учетов, осуществлявшихся нами по всей обширной территории Восточной Фенноскандии и вошедших в изданную в 2018 нашу монографию (Ивантер, 2018), в представленном виде, а главное в отношении природной очаговости Северо-Восточного Приладожья, они публикуются впервые.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве территории исследований не случайно выбрано Северо-Восточное Приладожье. Его ландшафты, относящиеся к подзоне среднетаежных лесов и представляющие для большинства изу-

ченных видов мелких млекопитающих северную периферию ареала, постоянно испытывают мощнейший антропогенный пресс, причем не только со стороны лесозаготовки, но и других форм интенсивных техногенных воздействий. Это делает данную территорию весьма показательной и удобной экологической моделью для оценки численности зверьков, оцениваемой двумя стандартными методами — ловушко-линиями и ловчими канавками. Соответственно, за показатель численности принимали число зверьков, попавших за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток) и отловленных в конусы за 10 суток отлова одной канавки (на 10 канавко-суток), а за индекс доминирования — относительное количество представителей данного вида, выраженное в процентах ко всем отловленным данным способом зверькам.

Помимо этого, для оценки степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в сообществе), вычислялся особый показатель — это коэффициент (или индекс) верности биотопу, предложенный сибирскими зоологами (Глотов и др., 1978). Кроме того, для оценки видовой разнообразия населения мелких зверьков каждого биотопа вычислялись показатели разнообразия (H) и выравненности (e) (Одум, 1975).

Всего за 52 года исследований в Северо-Восточном Приладожье отработано 360270 ловушко-суток и 9180 канавко-суток. Общее число добытых зверьков — 26670 экз. Из них на долю насекомоядных приходится 62.7%, грызунов — 37.3% (табл. 1). Еще заметнее эта диспропорция в уловах канавками, где землеройки составляют 79%, тогда как в добыче ловушками — только 50%.

Цифровой материал обрабатывался статистически в соответствии с рекомендациями О.А. Жигальского (Карасева и др., 2008). Достоверность различий между выборками и их показателями оценивали с помощью параметрических и непараметрических критериев Стьюдента, Фишера, и Фридмана (Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 1992, 2014). Для обработки данных использовали также методы многомерной статистики: корреляционный, дисперсионный, дискриминантный и спектральный анализы. Выводы относительной значимости долей в совокупностях и сравнении долей, принадлежащих к разным совокупностям, проводили по методу выборочных долей. Различия считались достоверными на уровне значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно проведенным исследованиям, группа мелких млекопитающих насчитывает в пределах рассматриваемой территории 22 вида, которые по степени доминирования в суммарных уловах располагаются следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), рыжая полевка (*Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb.), темная по-

Таблица 1. Сводные данные о численности и соотношении видов мелких млекопитающих в Приладожье (1966–2018 гг.)

Вид	Отлов ловушками “Геро” (309272 ловушко-суток)			Отлов канавками (9177 канавко-суток)		
	абс. число	на 100 ловушко-суток	%	абс. число	на 10 канавко-суток	%
Обыкновенная бурозубка	5645	1.83	46.8	4708	5.13	47.06
Средняя бурозубка	217	0.07	1.79	1210	1.32	12.1
Малая бурозубка	324	0.10	2.56	1890	2.06	18.9
Равнозубая бурозубка	74	0.02	0.51	87	0.09	0.8
Крошечная бурозубка	4	0.001	0.03	60	0.07	0.63
Водяная кутора	60	0.02	0.51	115	0.13	1.12
Лесная мышовка	110	0.004	0.10	657	0.72	6.6
Полевая мышь	18	0.0006	0.02	3	0.003	0.03
Мышь-малютка	5	0.0002	0.005	19	0.02	0.17
Лесной лемминг	6	0.0002	0.005	176	0.19	1.74
Рыжая полевка	4992	1.61	41.2	939	1.02	9.34
Красная полевка	220	0.07	1.79	17	0.02	0.18
Обыкновенная полевка	3	0.001	0.03	43	0.05	0.45
Темная полевка	502	0.16	4.1	327	0.036	0.33
Полевка-экономка	53	0.02	0.51	45	0.05	0.46
Всего	12233	3.907	100	10296	10.909	100

левка (*Microtus agrestis* L.), малая бурозубка (*Sorex minutus* L.), средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxm.), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.), красная полевка (*Myodes (Clethrionomys) rutilus* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Pall.), водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.), равнозубая бурозубка (*Sorex isodon* Turov), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), 2 вида-двойника обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall. и *M. rossiaemeridionalis* Ognev), красно-серая полевка (*Myodes (Clethrionomys) rufocanus* Sund.), серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.), домовая мышь (*Mus musculus* L.), лесная и желтогорлая мыши (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicolus* Melch). При этом наиболее многочисленными видами, как в целом по региону, так и в большинстве обследованных биотопов, оказались обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, составившие в наших сборах мелких млекопитающих соответственно 45.3 и 26.3%, то есть в сумме почти 72%. Далее по убыванию численности следуют три вида — содоминанта — малая и средняя бурозубки и темная полевка (9.5, 6.2 и 5.7%) и три второстепенных вида — лесная мышовка, лесной лемминг и красная полевка (3.2, 0.8 и 0.8%). На остальные виды приходится всего 2.2%, и их следует отнести к группе крайне малочисленных.

Такое соотношение видов в общих чертах сохраняется в различные годы, но, как уже указывалось, зависит и от способа отлова (табл. 1). В сборах канавками значительно выше как общая доля насекомоядных, так и численность доминирую-

щих и второстепенных видов землероек и грызунов. Например, по сравнению с добычей ловушками удельный вес таких их представителей, как средняя и малая бурозубки и лесная мышовка, увеличивается в уловах канавками в 5–6 раз, а такие редкие виды, как крошечная бурозубка, кутора и лесной лемминг, и вовсе попадают только в канавки. Напротив, в сборах давилками преобладают немногие виды мышевидных грызунов и занимающая второе место обыкновенная бурозубка, а целый ряд второстепенных и редких видов вообще не представлен (табл. 1).

Общий показатель учета давилками по региону в целом колеблется по годам от 0.34 до 18.5 на 100 ловушко-суток и составляет в среднем 7.8, канавками — от 2.7 до 25.4, в среднем 14.0 на 10 канавко-суток. Сопоставление этих данных с результатами отлова в других регионах Европейского Севера позволяет оценить общую численность мелких млекопитающих в Восточной Фенноскандии как среднюю. В то же время по сравнению с более южными областями она выглядит невысокой (особенно низка численность мышевидных грызунов), что объясняется не только крайней неустойчивостью среды и однообразием кормовой базы, характерными вообще для всего таежного Севера (Шварц, 1963), но и ландшафтными особенностями охваченной учетами территории, в частности господством бедных в экологическом отношении частоствольных ельников, чистых лишайниковых сосняков, моховых болот и хвойно-лиственных молодняков жерднякового типа.

Невысокий средний многолетний показатель учета мелких млекопитающих обусловлен также особым характером многолетней динамики чис-

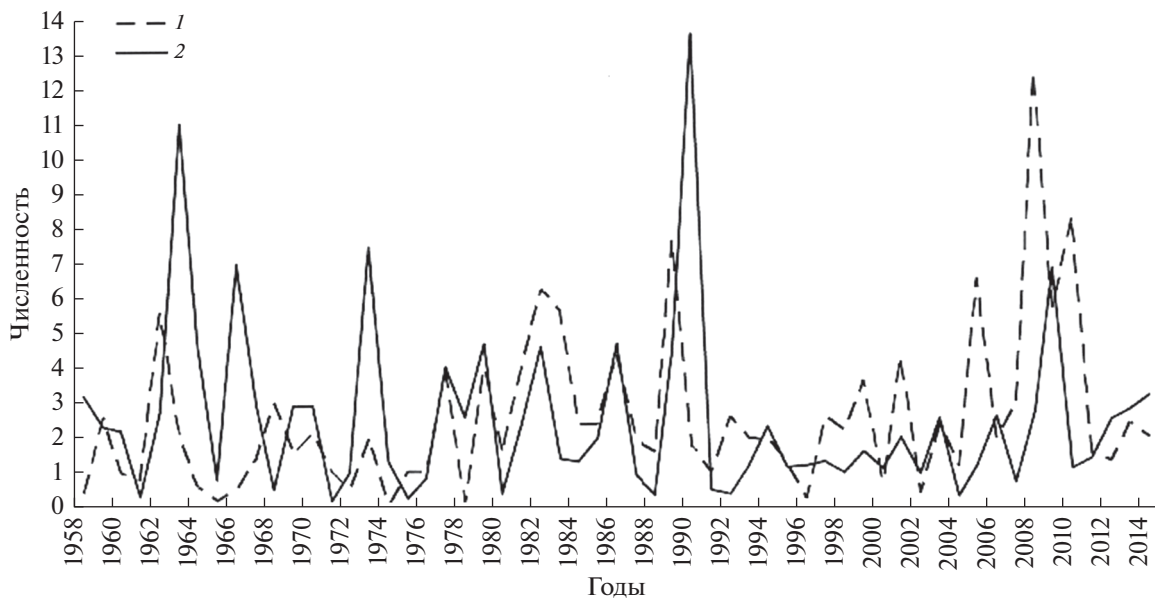


Рис. 1. Суммарная численность грызунов (1) и землероек (2) в Северо-Восточном Приладожье. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — численность (экз. на 100 ловушко-суток).

ленности как отдельных видов, так и всего населения землероек и грызунов рассматриваемого региона. Как показывают данные специальных учетов, для всех изученных популяций мелких зверьков типичны значительные по размаху, но небольшой частоты и обычно неправильного “рваного” ритма флуктуации, отличительной чертой которых являются длительность и глубина депрессий, редкость и кратковременность подъемов, и общая растянутость цикла. Вместе с тем отсутствие четкой синхронности в колебаниях численности различных видов и групп мелких млекопитающих приводит к тому, что в отдельные годы в уловах преобладают то землеройки (1969, 1971, 1975–1977, 1980–1982, 1984–1986, 1989, 1991–1993, 1998–1999, 2002, 2006, 2009, 2011 гг.), то мышевидные грызуны (1964, 1966–1968, 1970, 1973–1974, 1978–1979, 1983, 1990, 1994, 2003, 2007, 2010, 2014 гг.), и аспект фауны меняется в зависимости от особенностей года с землеройко-полевкового на полевко-землеройковый (рис. 1).

Не всегда согласованно колеблется и численность отдельных представителей каждой из этих групп (табл. 2). Однако последнее обстоятельство почти не сказывается на масштабах и характере изменений общей численности зверьков, поскольку население их образовано в основном популяциями лишь двух видов — обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Эти доминантные виды определяют уровень и многолетние колебания численности как всего населения мелких млекопитающих в целом, так и их группировок в отдельных местообитаниях, за исключением лиственных молодняков, сельскохозяйственных угодий и других элементов культурного ландшафта,

где кроме обыкновенной бурозубки и рыжей полевки господствует темная полевка, составляющая до 30% и более всего улова. Таким образом, в отношении видовой структуры население мелких млекопитающих нашего региона представляет довольно стабильную “двухдоминантную” систему (группировку) видовых популяций. Такая структура, как и асинхронность колебаний численности двух господствующих видов, вполне отвечает характерной для этой территории ограниченной емкости и однообразию угодий. Она придает населению зверьков необходимую стойкость к воздействию неблагоприятных условий и может рассматриваться как одна из форм адаптаций этих животных на популяционно-биоценотическом уровне.

Применительно к мелким млекопитающим это наиболее четко проявляется в приуроченности их населений к определенным биотопам и формировании соответствующих биоценотических группировок (табл. 3).

Подводя итоги проведенных исследований, необходимо остановиться и на некоторых общих закономерностях биотопического и пространственного распределения популяционных группировок и всего населения мелких млекопитающих Приладожья в связи с изменениями, вызванными антропогенным фактором. С этой целью нами проведен кластерный анализ многовидовых биоценотических группировок мелких млекопитающих этого региона (Ивантер, Коросов, 1992), выделивший группы биотопов, наиболее близкие по условиям обитания и видовому составу зверьков (рис. 2). Наиболее богаты видами еловые и смешанные леса. Обедненными териокомплексами, представленными в основном политопами

Таблица 2. Корреляционный анализ сопряженности многолетних изменений численности у различных видов мелких млекопитающих

Пары видов	Учеты ловушко-линиями			Учеты канавками		
	коэффициент ранговой корреляции Спирмена, r_s	критерий достоверности, t_r	доверительная вероятность, P	коэффициент ранговой корреляции Спирмена, r_s	критерий достоверности, t_r	доверительная вероятность, P
Обыкновенная бурозубка—средняя бурозубка	0.45	1.8	0.90	0.37	1.5	0.84
Обыкновенная бурозубка—малая бурозубка	0.11	0.4	0.30	0.65	3.1	0.99
Средняя бурозубка—малая бурозубка	0.54	2.3	0.96	0.35	1.3	0.78
Обыкновенная бурозубка—рыжая полевка	0.58	2.6	0.98	0.44	1.8	0.90
Рыжая полевка—темная полевка	0.52	2.2	0.95	0.56	2.4	0.97
Рыжая полевка—красная полевка	0.07	0.3	0.17	0.43	1.7	0.88
Рыжая полевка—лесная мышовка	0.09	0.3	0.23	0.45	1.8	0.90
Лесная мышовка—обыкновенная бурозубка	0.02	0.1	0.06	0.14	0.5	0.37

Таблица 3. Численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих в основных типах биотопов

Биотоп	Учеты ловушками				Учеты канавками			
	экз. на 100 ловушко-суток	число видов	индекс разнообразия	индекс выровненности	экз. на 10 канавко-суток	число видов	индекс разнообразия	индекс выровненности
Сосняки лишайниковые	0.51	4	0.47	0.98	Учеты не проводились			
Сосняки-зеленомошники	2.68	7	0.57	0.94	11.10	13	0.73	0.73
Ельники-зеленомошники	3.51	15	0.55	0.57	21.0	12	0.66	0.66
Смешанные и лиственные леса	4.00	12	0.56	0.62	Учеты не проводились			
Лиственное мелколесье	4.89	10	0.57	0.81	11.54	13	0.67	0.70
Зарастающая вырубка	6.30	9	0.37	0.78	Учеты не проводились			
Луга и другие с/х угодья	4.61	9	0.53	0.76	Учеты не проводились			

видами, характеризуются сосняки-зеленомошники, вырубки и лиственное мелколесье. Выявляется близость населения зверьков из двух типов сосняков, но в лишайниковых борах видов еще меньше. Наконец, особое положение занимает биотопический комплекс экотона — границы между лугом и лесом, включающий представителей смежных биотопов. При этом выявленный характер отношений между биоценотическими комплексами млекопитающих сохраняется вне зависимости от метода количественных учетов: и по видовому составу, и по численности (показатель учета) насе-

ление зверьков сосняков-зеленомошников все же ближе к мелколесью, чем к зеленомошным ельникам. Как показали учеты, наиболее плотно населены мелкими млекопитающими спелые лиственные леса с умеренной хвойной примесью, зарастающие вырубки 3–10-летнего возраста, участки культурного ландшафта, а также травяно-зеленомошные ельники с участием лиственных пород, хорошим подлеском и развитым травостоем. Эти же биотопы отличаются и наиболее богатым видовым спектром мелких зверьков. В лишайниковых борах и монотонных таежных ельниках без

лиственной примеси и подлеска численность землероек и грызунов минимальная. Остальные биотопы занимают в этом отношении промежуточное положение. Таким образом, в целом коренные типы лесных угодий существенно уступают производным лесам, элементам культурного ландшафта, вырубкам и другим типам трансформированных человеком площадей как по разнообразию видовой структуры соответствующих биоценологических группировок животных, так и по их численности. Это говорит о том, что антропогенный фактор оказывает на распределение и численность мелких млекопитающих в общем положительное влияние.

Изучение биоценологических группировок мелких млекопитающих Приладожья, их структуры и динамики во времени и пространстве позволяет констатировать своеобразную и неоднозначную роль различных биотопов (рис. 3), в частности коренных и антропогенных ландшафтов, в жизни популяций и всего смешанного населения землероек и грызунов. Так, если зеленомошные и травяные леса (сосняки и особенно ельники) служат для большинства видов основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными, группировками мелких млекопитающих, то производные биотопы, и прежде всего зарастающие вырубки и участки мелколесья, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых повышается лишь в годы подъемов численности. С этим связан выявленный нами специфический характер движения численности видов в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в антропогенном ландшафте они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяций более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков. В коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интенсивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность землероек и грызунов возрастает здесь быстрее и резче, причем в тем большей мере, чем активнее протекает репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность зверьков в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность мелких млекопитающих более устойчива, и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных — наоборот, население землероек и грызунов крайне динамич-

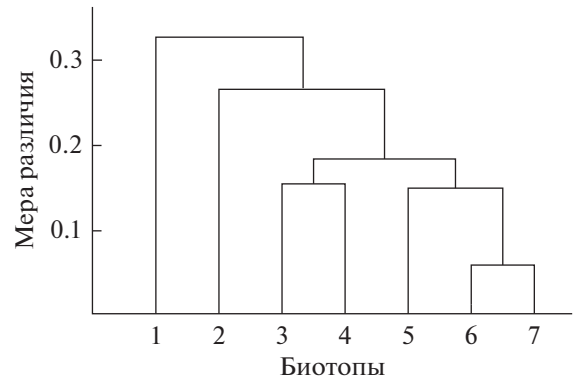


Рис. 2. Дендрограмма сходства биотопов по видовому составу мелких млекопитающих. По оси абсцисс — биотопы: 1 — лишайниковые сосняки, 2 — сосняки зеленомошные, 3 — ельники, 4 — спелые смешанные и лиственные леса, 5 — лиственное мелколесье, 6 — молодые зарастающие вырубки, 7 — граница сеяного луга с ольшаником. По оси ординат — мера различия между биотопами (коэффициент сходства Сьерсенсена).

но, нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам.

Сезонные изменения численности землероек-бурозубок несколько различаются по срокам и темпам в разные годы и в разных местообитаниях в зависимости от численности и состава населения, состояния, интенсивности размножения и уровня смертности популяции. Вместе с тем общая схема процесса сохраняется: численность зверьков резко нарастает от мая к июлю, достигает максимума в августе—сентябре, резко снижается к ноябрю—декабрю, стабилизируется зимой и вновь сокращается в апреле—мае (годовой минимум).

Уровень видового разнообразия мелких млекопитающих зависит и от плотности их населения (табл. 3 и 4). В годы высокой численности группировки более выровненные, а в периоды депрессий отличаются неоднородностью.

В пределах одного и того же биотопа размещение землероек и грызунов носит мозаичный характер и сильно зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, степени захламленности, количества и качества корма. В сомкнутых древостоях они тяготеют к рединам и опушкам, а в редкостойных лесах и на окраинах населенных пунктов — к тенистым захламленным участкам с богатым подлеском и группами кустарника. Увеличение стенотопности и выход в стадии, затронутые деятельностью человека (вырубки, элементы культурного ландшафта и др.) — черты, характерные для всех видов мелких млекопитающих, живущих в тайге у северных границ распространения (лесная мышовка, темная и обыкновенная полевки, малая бурозубка и др.).

В известной мере такая же тенденция проявляется у рыжей полевки и обыкновенной бурозуб-

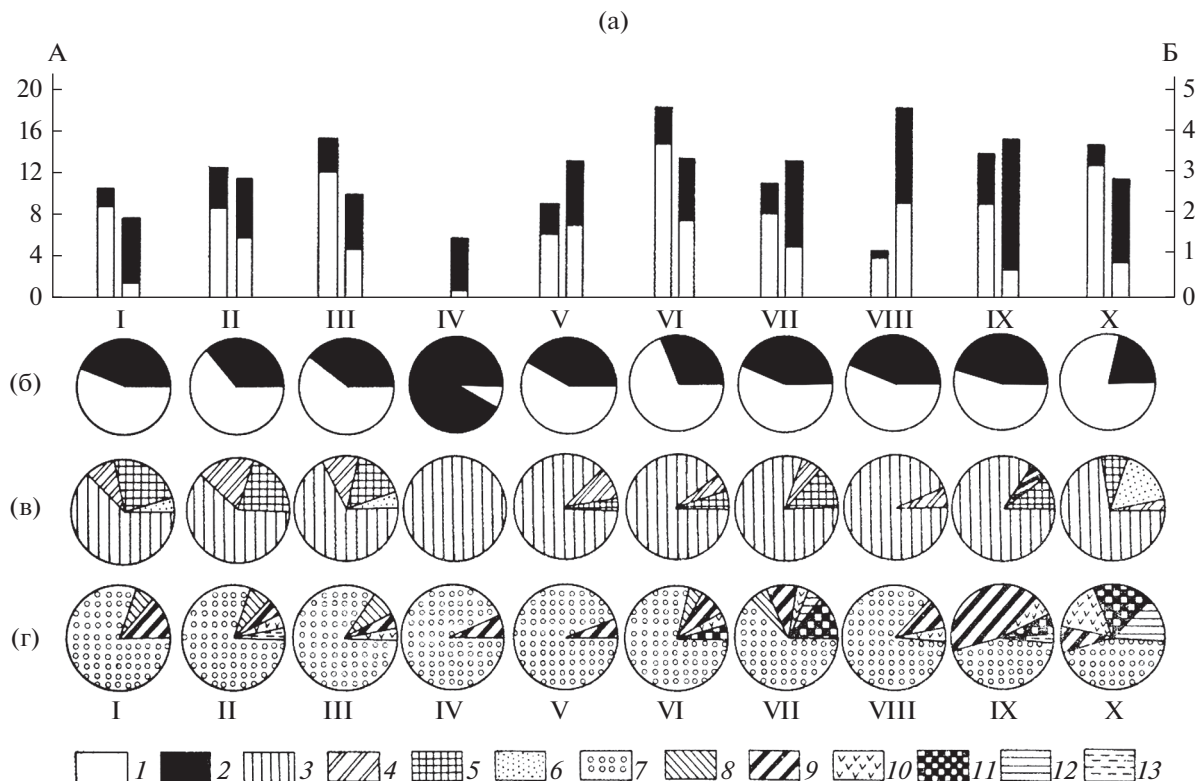


Рис. 3. Биоэкологические группировки мелких млекопитающих Карельского Приладожья. I – сосняки лишайниковые; II – сосняки-зеленомошники; III – ельники-зеленомошники; IV – ельники заболоченные; V – смешанные хвойно-лиственные леса; VI – спелые лиственные леса; VII – лиственное мелколесье; VIII – вырубки в разной степени зарастания; IX – луга и другие сельскохозяйственные угодья, X – окраины болот. (а) – средняя численность землероек (I) и грызунов (II) по данным учетов канавками (левый столбик) и ловушками (правый столбик). По оси абсцисс – биотопы, по оси ординат А – число зверьков на 10 канавко-суток, по оси ординат Б – число зверьков на 100 ловушко-суток; (б) – доля землероек – (I) и полевок (II) в сборах мелких млекопитающих, % от общего числа отловленных зверьков; (в) – соотношение видов в отлове землероек, % от общего числа отловленных зверьков данной группы: 3 – обыкновенная бурозубка, 4 – средняя бурозубка, 5 – малая бурозубка, 6 – водяная кутора; (г) – соотношение видов в отлове мышевидных грызунов, % от общего числа отловленных зверьков данной группы: 7 – рыжая полевка, 8 – красная полевка, 9 – темная полевка, 10 – лесная мышовка, 11 – полевка-экономка, 12 – мышь-малютка, 13 – лесной лемминг.

ки, что позволяет рассматривать ее в качестве имеющей приспособительный смысл географической особенности стациального размещения всего населения мелких млекопитающих изучаемого региона. Об увеличении стенотопности и синантропизма южных видов зверьков при расселении их к северу сообщают Н.П. Наумов (1948), А.Н. Формозов (1948), Н.Н. Воронцов (1961), Н.В. Башенина (1962), Н.Г. Соломонов (1971), В.В. Кучерук (2006), Таст (Tast, 1968) и многие другие авторы.

Территориальное распределение отдельных видов и всего населения мелких млекопитающих в целом отличается значительной динамичностью и закономерно трансформируется по сезонам и годам в связи с изменением численности популяций. Весной и в начале лета плотность населения зверьков минимальная, и они концентрируются в оптимальных местообитаниях, чаще всего – в богатых травяно-зеленомошных ельниках, в смешанных насаждениях по берегам ручьев и рек, на травяных опушках и в пределах культурного ландшафта (захламлинные и поросшие кустарником камен-

ные гряды среди полей, обочины дорог, межи и прочие “неудобные земли” на полях и сенокосах). Летом по мере размножения и расселения молодняка отдельные “поселения” постепенно сливаются, и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме животные вновь концентрируются в немногих “поселениях”, и распределение их приобретает очаговый характер.

Еще отчетливее прослеживаются годовые изменения в характере биотопического размещения. В годы подъема численности население землероек и грызунов широко растекается по всей территории, и они встречаются в самых разнообразных биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся животных, тогда как зимовавшие – более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина наблюдается при депрессии численности зверьков. В этом случае популяция состоит из отдельных поселений

Таблица 4. Численность (экз. на 100 ловушко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выровненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих по данным учетов ловушками

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования	экз. на 100 ловушко-суток	индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	3.76	0.395	1.00	0.338	0.10	0.453
Средняя бурозубка	0.06	0.006	0.08	0.026	0.00	0.016
Малая бурозубка	0.02	0.002	0.07	0.022	0.01	0.031
Равнозубая бурозубка	—	—	0.02	0.005	0.00	0.016
Водяная кутора	0.03	0.003	0.00	0.001	0.00	0.00
Лесная мышовка	0.02	0.002	0.05	0.016	0.01	0.025
Полевая мышь	0.02	0.002	—	—	0.00	0.008
Мышь-малютка	0.01	0.001	0.00	—	—	—
Рыжая полевка	4.72	0.496	1.33	0.448	0.09	0.409
Красная полевка	0.20	0.021	0.16	0.052	0.01	0.031
Темная полевка	0.67	0.070	0.24	0.080	0.04	0.181
Полевка-экономка	0.01	0.001	0.03	0.010	0.00	0.008
Всего	9.51	1.00	2.96	1.00	0.22	1.00
Число видов	11		11		10	
Разнообразие (H)	0.47		0.61		0.67	
Выровненность (e)	0.451		0.588		0.672	

(парцеллярных группировок), приуроченных к немногим лучшим участкам местности, и размещается неравномерно, мозаично. Такие оптимальные участки, получившие название “станции переживания”, или “резерваты” вида (Наумов (1948), обеспечивают возможность нормального существования немногочисленного сохранившегося поголовья даже в условиях пессимума и служат очагами восстановления численности при наступлении благоприятных условий. В монотонных ландшафтах таежной зоны их очень немного, поэтому перепады численности по годам достигают значительной величины, и прежде всего — за счет длительных и глубоких депрессий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленная в процессе исследований антропогенная по своим истокам структурно-экологическая трансформация как популяций отдельных видов, так и всего населения мелких млекопитающих Северо-Восточного Приладожья, неизбежно приводит к серьезному обострению эпидемической обстановки региона. Динамическая смена аспектов пространственного распределения с диффузного, равномерного при высокой численности

зверьков, на мозаичный, лоскутный, в периоды депрессий имеет важное приспособительное значение и способствует процветанию и устойчивости видов. Этим путем достигается необходимый для репродукции контакт особей, удовлетворение их кормовых и защитных потребностей в условиях резкого ухудшения экологической обстановки, равномерное, без перенаселения и конкуренции, освоение среды обитания и заселение видами новых территорий при увеличении интенсивности размножения. Таким образом, территориальность является эффективным средством регулирования плотности населения и механизмом гомеостаза популяции.

Высокая лабильность пространственной структуры популяции мелких млекопитающих Приладожья и закономерная годовая и сезонная смена типов поселения в связи с динамикой численности в равной мере свойственны и всему населению изучаемого региона, и каждому из рассматриваемых видов. А это в свою очередь, неизбежно приводя к учащению их контактов с клещами и, как следствие, более успешному их прокормлению, способствует формированию и успешному функционированию природных очагов характерных для данной территории энцефалита, туляремии и ряда других трансмиссивных болезней человека.

Таблица 5. Численность (экз. на 10 канавко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выровненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих по данным учетов канавками

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования	экз. на 10 канавко-суток	индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	6.68	0.542	3.63	0.370	3.65	0.453
Средняя бурозубка	1.00	0.081	1.18	0.120	1.88	0.016
Малая бурозубка	1.80	0.146	1.28	0.130	1.60	0.031
Равнозубая бурозубка	0.03	0.003	0.05	0.005	0.03	0.016
Крошечная бурозубка	0.14	0.011	0.01	0.001	0.03	0.00
Водяная кутора	0.12	0.010	0.19	0.020	0.04	0.025
Лесная мышовка	0.48	0.039	0.55	0.056	0.87	0.008
Мышь-малютка	—	—	0.05	0.005	—	—
Лесной лемминг	0.11	0.009	0.42	0.043	—	0.409
Рыжая полевка	1.40	0.114	1.90	0.004	0.01	0.031
Темная полевка	0.54	0.044	0.38	0.038	0.40	0.181
Полевка-экономка	—	—	0.14	0.015	—	0.008
Всего	12.33	1.00	9.80	1.00	10.51	1.00
Число видов	12		14		11	
Разнообразие (<i>H</i>)	0.65		0.80		0.72	
Выровненность (<i>e</i>)	0.60		0.70		0.69	

Вместе с тем конкретный тип пространственной структуры популяции и процесс ее трансформации во времени имеют у различных видов свои особенности. Например, для популяций куторы, лесной мышовки, полевки-экономки, водяной полевки, полевой мыши, мыши-малютки и домово́й мыши более характерен инсультарный тип пространственной структуры (по классификации В.Е. Флинта, 1970, 1972), отличающийся стабильно мозаичным распределением поселений, для красной полевки — калейдоскопический (термин Ю.В. Ковалевского и Э.И. Коренберга, 1974), главная особенность которого заключается в регулярном перемещении участков повышенного обилия зверьков, а для темной и рыжей полевок и всех видов бурозубок — пульсирующий. При годовой и сезонной перестройке типа поселения с мозаичного на диффузный и обратно сохраняется сеть постоянных элементарных поселений в стациях переживания. Все это отражает смешанный характер фауны, разнообразие ландшафтов и динамичность природных условий Карелии. Но поскольку пульсирующий тип пространственной структуры популяции присущ большинству таежных видов мелких млекопитающих, можно, следовательно, говорить о специфичности его для всего населения землероек и грызунов лесной зоны.

В отношении роли отдельных видов мелких млекопитающих в паразитировании на них иксодовых клещей удалось установить, что основной вклад в прокормление всех стадий их развития и поддержание природных инфекций в условиях исследованного региона вносят рыжие лесные и несколько меньше темные (серые) полевки. Участие же в прокормлении клещей землеройками-бурозубками в целом незначительно. При этом на окраинах и в черте расположенного здесь города Питкяранта, где складывается наиболее специфичный комплекс резервуарных хозяев инфекций, кроме них, возрастает роль полевки-экономки, лесной мышовки, водяной полевки, полевой мыши и мыши-малютки. Это обеспечивает возможность формирования здесь достаточно действенных очагов природных инфекций с достаточно высокой потенциальной опасностью. Что же касается дифференцированного участия в прокормлении клещей представителями различных внутривидовых возрастно-половых групп одного вида, что обнаружено, в частности, по наблюдениям в окрестностях г. Томск Н.В. Ивановой (2009), то нашими исследованиями оно не выявлено.

Прогрессирующее антропогенное воздействие на таежные природные комплексы Северо-Восточного Приладожья привело к характерным из-

менениям в составе животного населения этого своеобразного региона, в том числе и такого важного компонента биоценоза, как мелкие млекопитающие. Наряду с приобретением фауной более южного облика в результате появления новых западноевропейских видов (полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенная полевка и др.) и увеличения численности и расширения ареалов южных форм, заселивших Карелию в прошлом (рыжая полевка, малая бурозубка, лесная мышовка), сокращаются местообитания, пригодные для существования типичных северотаежных видов. При современных темпах хозяйственного освоения региона многие из этих животных не успевают приспосабливаться к меняющейся экологической обстановке, что влечет за собой сокращение численности и области распространения, а в итоге — постепенное исчезновение ряда представителей сибирского таежного комплекса: лесного лемминга, красной и красно-серой полевок, средней бурозубки и др. Все это приводит к перестройке видовой структуры современной фауны мелких млекопитающих региона и к становлению нового фаунистического комплекса, характеризующегося более южным колоритом (в частности, преобладанием в его составе фаунистических элементов широколиственных лесов), качественной бедностью (за счет выпадения ряда северотаежных видов) и несущего отчетливые черты разнообразных и весьма существенных антропогенных воздействий (табл. 5).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.Н. Современное состояние знаний о переносчиках клещевой энцефалита // *Вопр. вирусол.* 2007. № 5. С. 22–26.
- Антыкова Н.П., Баг Д.А., Баг Е.А. и др. Иксодовые клещи (Acarina, Ixodidae), клещевой энцефалит, боррелиоз Лайма на территории города Санкт-Петербурга // *Пробл. энтомол. в России*. 1998. № 1. С. 22.
- Балашов Ю.С. Особенности паразитарной системы иксодовый клещ—позвоночные животные // *Паразитология*. 1992. Т. 26 (3). С. 185–195.
- Балашов Ю.С., Бочков А.В., Ващенко В.С., Третьяков К.А. Структура и сезонная динамика сообщества эктопаразитов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в Ильмень-Волховской низине // *Паразитология*. 2003. Т. 37. С. 441–454.
- Башенина Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: МГУ, 1962. 307 с.
- Болотин Е.И. Особенности очагов клещевого энцефалита на юге Дальнего Востока. Владивосток. 1991. 95 с.
- Воронцов Н.Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевок (*Clethrionomys tilestus*) европейского Северо-Востока // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. Л., 1961. Т. 29. С. 101–136.
- Глотов И.Н., Ердаков Л.Н., Кузякин В.А. и др. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Злобин В.И. Клещевой энцефалит в Российской Федерации: современное состояние проблемы и стратегия профилактики // *Вопр. вирусол.* 2005. № 3. С. 26–32.
- Иванова Н.В. Роль мелких млекопитающих в очагах природных инфекций на антропогенно-трансформированной территории юго-востока Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТомГУ, 2009. 25 с.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука ЛО, 1975. 244 с.
- Ивантер Э.В. Основы практической биометрии. Петрозаводск: Карелия, 1979. 97 с.
- Ивантер Э.В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. 164 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию: учебное пособие / 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с.
- Карасева Е.В. Экологические особенности млекопитающих — носителей лептоспиры *grippytyphosa* и их роль в природных очагах лептоспироза // *Фауна и экология грызунов*. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 30–144.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Ковалевский Ю.В., Коренберг Э.И. Пространственная структура популяций лесных мышевидных грызунов в природных очагах болезней человека // *Природно-очаговые инфекции и инвазии*. 1974. С. 112–115.
- Коренберг Э.И. Изучение и профилактика микстинфекций, передающихся иксодовыми клещами // *Вестник РАМН*. 2001. № 11. С. 41–45.
- Коренберг Э.И. Боррелиозы (инфекции группы Лайм-барриллиоза) // *Частн. эпидемиол.* 2022. Т. 2. С. 20–24.
- Коренберг Э.И., Горелова Н.В., Ковалевский Ю.В. Основные черты природной очаговости иксодовых клещей боррелиозов России // *Паразитология*. 2002. Т. 36. (3). С. 177–191.

- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. Природно-очаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М.: Наука, 2013. 463 с.
- Кучерук В.В. Избранные труды. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 523 с.
- Львов Д.К., Злобин В.И. Стратегия и тактика профилактики клещевого энцефалита на современном этапе // Вопр. вирусол. 2007. № 5. С. 26–30.
- Москвитина Н.С., Николаева О.Г., Кравченко Л.Г. и др. Некоторые особенности формирования и развития сообщества грызунов в условиях города // Грызуны. Свердловск. 1988. Т. 3. С. 31–32.
- Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах на примере природных очагов клещевого энцефалита. М.: Наука, 1986. 246 с.
- Онищенко Г.Г., Федоров Ю.М., Пакскина Н.Д. Организация надзора за клещевым энцефалитом и меры по его профилактике в Российской Федерации // Вопр. вирусол. 2007. № 5. С. 8–10.
- Соломонов Н.Г. Опыт изучения популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: ТомГУ, 1971. 49 с.
- Флинт В.Е. Типы пространственной структуры популяций у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 161–163.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.
- Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период, 1930–1940 гг. // Мат. по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Шварц С.С. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т.1. Млекопитающие // Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. Свердловск, 1963. Вып. 33. 132 с.
- Шилова С.А., Троицкий Б.Б., Мальков Б.С., Белькович Б.М. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей *Ixodes persulcatus* F. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита // Зоол. журн. 1958. Т. 37 (6). С. 931–938.
- Anderson J.F., Main A.J., Andreadis T.G. et al. Transstadial transfer of West Nile virus by three species of ixodid ticks (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 2003. V. 40 (4). P. 528–533.
- Guthrie A.J., Howell P.G., Gardner L.A. et al. West Nile virus infection of Thoroughbred horses in South Africa (2000–2001) // Equine Vet. J. 2003. V. 35 (5). P. 601–605.
- Korenberg E., Likhacheva T. Analysis of the long-term dynamics of tick-borne encephalitis (TBE) and ixodid tick-borne borrelioses (ITBB) morbidity in Russia // Int. J. Med. Microbiol. 2006. V. 296. Suppl. 40. P. 54–58.
- Tast J. Influence in the root vole, *Microtus oeconomus* Palas) upon the habitat selection of the field vole (*Microtus agrestis* L.) in Northern Finland // Suomalais tiedekat. 1968. V. A4 (136). P. 1–23.

Abundance and Condition of Populations of Small Mammals as Carriers of Natural Focal Human Diseases in the Karelia North-East Ladoga

E. V. Ivanter^{a, b, *}

^aKarelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^bPetrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: Ivanter@petrsu.ru

Summing up the results of the long-term studies of population ecology and dynamics of small mammals for more than half a century (1966–2018). Small mammals are involved in the formation and functioning of natural-focal of human vector-borne diseases common in the North-Eastern Ladoga region. Encephalitis and tularemia circulate intensively in the Ladoga region under conditions of intensive anthropogenic transformation of taiga ecosystems. Local landscapes belong to the subzone of the middle taiga forests. Most of the studied species of small mammals are located in the northern periphery of this area. Here representatives of the native taiga fauna of Micromammalia constantly experience powerful anthropogenic pressure, which leads to a decrease in their abundance and correlation of the species. Of the total amount of 22 species of small mammals collected here, *Sorex araneus* and *Myodes glareolus* dominate. Next, the species prevalent (according to the degree of predominant species) in the counts are *Microtus agrestis*, *Sorex minutus* and *Sorex caecutiens*. Other species are relatively rare and appear in smaller numbers. *Myodes glareolus* has main role in the feeding of ticks and, accordingly, in the circulation of infections in nature, the differentiated contribution of individual intrapopulation groups in maintaining the number of vectors and the activity of pathogens. Shrews are important for the development of the larval stages of the tick. In the research area, were recorded total index of trap catch of abundance of small animals with trap lines from 0.34 to 18.5 individuals per 100 snap traps-nights (average of 7.8 ind.) and with pitfall traps recorded from 2.7 to 25.4 individuals per 10 ditch-nights (average of 14 ind.). This indicates that the studied area has smaller amount of mammals compared to other regions in Southern Europe. Nevertheless, the studies determine a rather tense epidemic situation in the studied area. Population of small mammals of boreal ecosystem steadily affect the mass feeding of carriers of natural focal infections.

Keywords: patterns and factors of population dynamics, reproductive parameters, ticks feeding, epidemiological situation