

ЭКСТРЕМАЛЬНАЯ ЗАСУХА 1975 ГОДА В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЮЖНОГО УРАЛА (ИЛЬМЕНСКИЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК): ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ, ПОСЛЕДСТВИЯ

Г. В. Оленев^{ID}, Е. Б. Григоркина^{ID}*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

*e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Поступила: 02.10.2025. Исправлена: 19.12.2025. Принята к опубликованию: 01.01.2026.

Оценка последствий изменений климата для окружающей среды и человека входит в число главных задач, стоящих перед экологией и имеющих важное практическое значение. Долгосрочные исследования популяций мелких грызунов вносят фундаментальный вклад в развитие популяционной экологии. Экстремальная для лесной зоны засуха 1975 г. на Южном Урале является одним из редких (раз в столетие) климатических событий, и рассматривается как контрастный фон, на котором наиболее ярко проявились механизмы адаптивной устойчивости популяций. Впервые представлены результаты мониторинга 52-летней динамики видового состава сообщества грызунов и численности популяций, обитающих в Ильменском государственном природном заповеднике (Челябинская область, Южный Урал, Россия) в периоды до и после засухи и ее отдаленные последствия. Мы проверяли гипотезу о сходстве реакций популяций на экстремальную засуху и привычные осенне-зимние условия. Засуха верифицирована дендрохронологическим индикатором (радиальный прирост *Pinus sylvestris*) и двумя климатическими параметрами – влажность почвы (впервые) и количество осадков. Фазовые портреты численности популяций демонстрируют различия режимов динамики фоновых видов на экстремальный эпизод: стабильность динамики *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus*; увеличение численности *Sylvaemus uralensis*; снижение – популяций *Microtus agrestis*, *M. arvalis* и *Alexandromys oeconomus*. Видовой состав (локальные списки видов) оказался надежным индикатором засухи. На основе применения оригинального функционально-онтогенетического подхода и данных индивидуального (CMR) мечения проанализированы паттерны реагирования видовых популяций на засуху. Популяции видов рода *Clethrionomys* летом реализовали исторически выработанную в регулярных зимних условиях стратегию реагирования – полная блокировка полового созревания сеголеток (минимизация процессов обмена), что подтверждает нашу гипотезу. Внутрипопуляционные паттерны адаптации в следующем году: пролонгированный период репродукции зимовавших самок и возрастной кросс, направленные на увеличение численности и гетерогенности популяции. Популяция *Sylvaemus uralensis* демонстрирует сходный паттерн реагирования на засуху – частичная блокировка полового созревания молодых особей, затем постепенный рост численности с выходом на высокий динамический уровень в последние десятилетия. Напротив, в популяциях *Microtus agrestis*, *M. arvalis* и *Alexandromys oeconomus* в репродукции традиционно участвовали зимовавшие и сеголетки (гипотеза не подтвердилась). Следствием этого стали высокая гибель, скачкообразный переход на критически низкий уровень численности, элиминация. В 2020 г. в сообществе впервые зарегистрирован чужеродный вид, *Apodemus flavicollis*. Погодная аномалия явилась триггером резкого изменения структуры биотического сообщества: наблюдалось возрастание обилия зерноядных/семеноядных видов (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus* и *Sylvaemus uralensis*), включая появление нового вида (*Apodemus flavicollis*), смена кодоминанта (*Sylvaemus uralensis* вместо *Microtus agrestis*); исчезновение зеленоядных видов (*Microtus agrestis*, *M. arvalis* и *Alexandromys oeconomus*). Долгосрочный целевой мониторинг популяций изученных видов в лесной зоне (Ильменский заповедник) позволил выявить реальную возможность быстрых перестроек эволюционного масштаба популяций локальной фауны в результате экстремальной засухи, последствия которой длительно простираются во времени, закрепившись в череде поколений.

Ключевые слова: видовой состав, влажность почвы, животные, мониторинг, особо охраняемая природная территория, паттерн реагирования, пороговый эффект, численность

Введение

Изменение климата, как одна из составляющих глобального изменения окружающей среды, затрагивающего все экосистемные уровни, наиболее выражено стало проявляться в последние несколько десятилетий. Глобальное потепление сопровождается увеличением числа экстремальных погодных явлений, например, засухи, масштабные пожары, разрушительные наводнения, обильные снегопады,

сильные ливни, сели, шквалы, торнадо. Есть все основания считать, что животные, способные быстро адаптироваться к природным аномалиям, получают эволюционное преимущество. В связи с этим, оценка последствий изменений климата для окружающей среды и человека входит в число главных задач, стоящих перед экологической генетикой, экологией и наукой о климате, имеющих важное научное и практическое значение (Zakharov, 2020; За-

харов и др., 2023; Семенов, 2024). Анализ индексов засушливости на территории Южного Урала в летний сезон за период 1960–2019 гг. выявил только два наиболее ярких случая экстремальных засух – 1975 г. и 2010 г., главными причинами которых были блокирующие антициклоны, под влиянием которых наблюдалась жаркая и сухая погода (Vasilev et al., 2020). Настоящая работа касается чрезвычайной засухи 1975 г. в лесной зоне Южного Урала, свидетелем которой был один из авторов данного исследования, и воочию наблюдал длившуюся все лето изнурительную жару (при отсутствии осадков), сухие грозы и лесные пожары, высохшие речки и болота, гибель деревьев, дороги, превратившиеся в пыль. Засуха считается одним из самых сильных деструктивных факторов среды, вызывающих наиболее значительные, зачастую катастрофические, повреждения экосистем вплоть до их гибели, причем значение последствий засух явно недооценено (Smith et al., 2014; Ruthrof et al., 2018; Falk et al., 2022). Возможно, это обусловлено чрезвычайной редкостью подобных климатических эпизодов, а также недостаточностью эмпирических данных, основанных на долгосрочных наблюдениях до и после экстрем. В настоящее время в мире интенсивно разрабатывается теоретическая основа мониторинговых исследований, существенно-значимых в связи с реальными сценариями антропогенного воздействия на биоту (изменением ландшафтов, влиянием климата и разного рода загрязнений) (Olenev & Grigorkina, 2016; Tchabovsky et al., 2016; Ims & Yoccoz, 2017; Shchipanov & Kalinin, 2024; Grigorkina & Olenev, 2024). Мониторинг является ценным инструментом для получения эмпирических данных, основанных на долгосрочных наблюдениях динамики обилия и структуры популяций, которых пока мало. Признается актуальность и важность подобных исследований (Haase et al., 2016), но подчеркивается их немногочисленность, связанная с недостаточностью финансирования экспедиций, поддержки существующих и создания новых научных стационаров, выполняющих мониторинг состояния биоты (Семенов, 2024; Soininen et al., 2025).

Мелкие грызуны используются в качестве модельных объектов в экологических исследованиях из-за их существенной роли в наземных экосистемах, широкого распространения, обильности, высокой плодовитости, быстрой смены

поколений, чувствительности к различным факторам среды обитания. Модификации видового состава сообществ, численности видов и их популяционной динамики рассматриваются как индикаторы изменений в экосистеме, возникающие вследствие климатических изменений (Чернов, 2008; Sheftel & Yakushov, 2022; Dupal & Litvinov, 2024; Soininen et al., 2025).

Специальных публикаций, в которых детально рассматривается отклик популяций мелких млекопитающих на экстремальные засухи мало (например, Grigorkina & Olenev, 2024; Shchipanov & Kalinin, 2024). Чтобы не пропустить подобный климатический эпизод и установить прямые последствия его воздействия в реакциях биоты (пороговый эффект), во-первых, необходимы многолетнее слежение за одними и теми же популяциями, во-вторых, – выбор легко учитываемых показателей. Исследования отдаленных последствий засух на столь длительных временных срезах (52 года), где на основе неоднократных ежегодных регистраций проводились бы прямые наблюдения экологического состояния видовых популяций, нам не известны. Внутривидовые паттерны реагирования на экстремальные климатические события практически не освещены, что связано со значительными методическими трудностями. Поэтому настоящее исследование может стать одним из первых шагов на пути успешной ликвидации этого пробела. Ильменский государственный природный заповедник (Челябинская область, Южный Урал) является особо охраняемой природной территорией. Это практически нетронутый уголок первозданной природы, который может служить эталонной природной лабораторией (контролем) для анализа влияния экстремальных климатических событий на биоту.

Цель исследования – анализ 52-летней динамики видовой структуры сообщества грызунов и численности видов в Ильменском природном заповеднике в период до и после воздействия редкого по силе и продолжительности экстремального для лесной зоны климатического события (засуха 1975 г.). Отдельной задачей был анализ паттернов реагирования популяций мышей (род *Sylvaeus*) и полевок (родов *Clethrionomys*, *Microtus* и вида *Alexandromys oeconomus*) на засуху и оценка ее отдаленных последствий. Мы тестировали гипотезу, что форма реагирования видовых

популяций на экстремальное климатическое событие идентична таковой на привычные неблагоприятные осенне-зимние условия.

Материал и методы

Территория исследования

Долговременные исследования (52 года) выполнены в Ильменском государственном природном заповеднике (рис. 1), протяженность территории которого с севера на юг составляет 60 км, ширина варьирует от 6 км до 18 км, общая площадь – 303.8 км². Климат региона континентальный, среднегодовая температура – +1.9°C, максимальная – +39.6°C, минимальная – -45.0°C; абсолютная влажность воздуха – 68%, относительная – 74%; среднегодовая сумма осадков – 454.4 мм, средняя высота снежного покрова – 21 см.

Ильмены – типичная горно-озерная страна. Она включает Ильменский хребет на всем его протяжении. Максимальная высота горы Ильментау соответствует 747.3 м н.у.м. В западной части Ильменский хребет отделен от общей системы гор Южного Урала долиной р. Миасс, с востока – предгорья Урала со сложным рельефом постепенно переходят в

Сибирскую равнину. Территория Ильменского заповедника относится к Вишневогорско-Ильменскому геоботаническому округу. Согласно лесорастительному и геоботаническому районированию, Ильменский заповедник расположен в полосе сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала на границе леса и лесостепи, вследствие чего растительность несет черты обеих зон (Горчаковский, 1968). По классификации Чибилева, Чибилева (2012) это – Южно-Уральская физико-географическая область, Восточно-Южноуральская провинция средне-низкогорная (индекс VII – 5). Большая часть территории покрыта лесами (78.1% общей площади), 15.1% занимают озера, остальная часть представлена лишенными леса болотами и остепененными участками и усилением в сложении растительности более сухих типов леса (зеленомошно-брусничные и брусничные сосняки и производные от них березняки) (Буторина и др., 1991). Леса образованы двумя главными породами – *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth. Участки исследований находятся в северной части Ильменского заповедника в районе оз. Большой Ишкуль (55.170988° N, 60.150855° E).

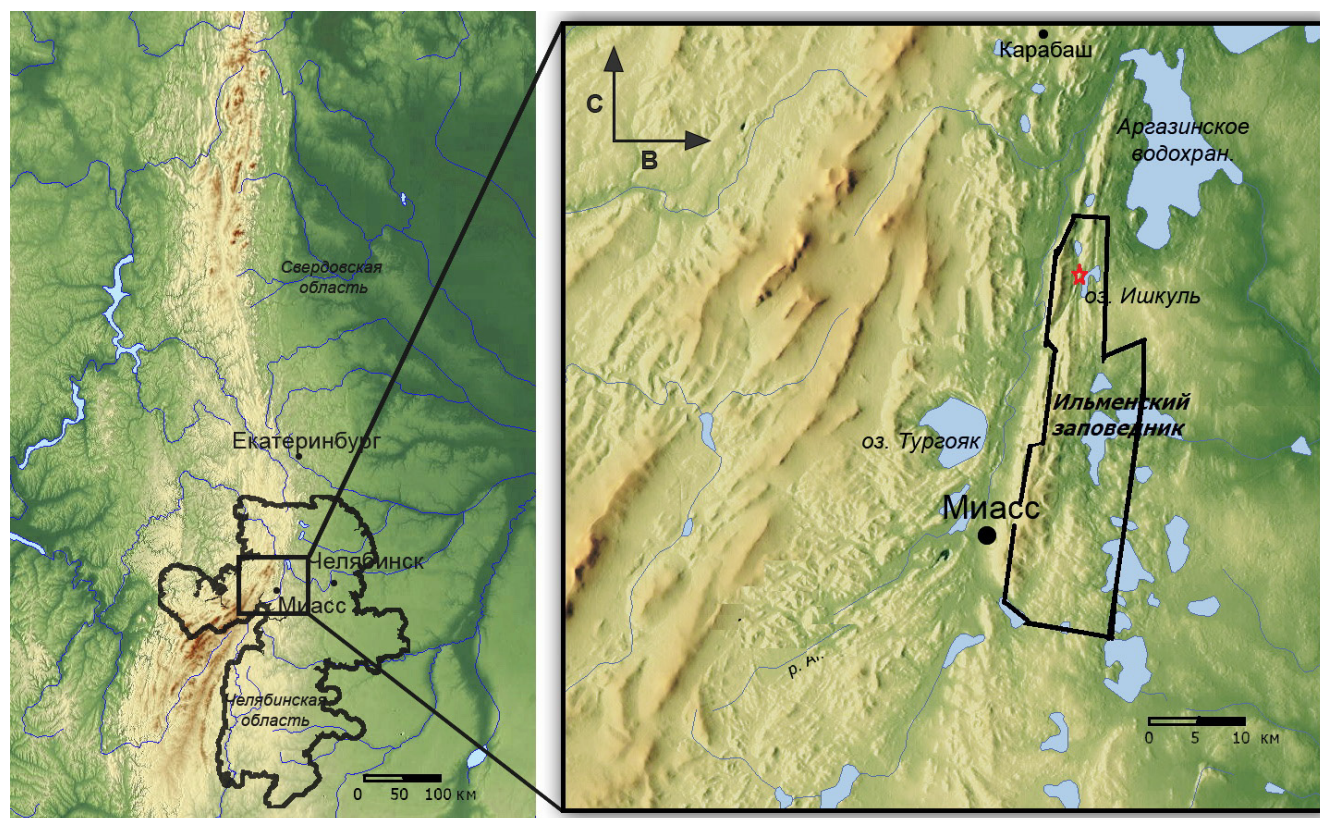


Рис. 1. Карта-схема региона исследований (Челябинская область, Южный Урал). На выделенном фрагменте карты обозначен Ильменский заповедник; звездочкой отмечены участки отлова грызунов.

Fig. 1. The map of the study area in the Chelyabinsk Region, Southern Urals. The highlighted map fragment shows the Ilmen State Nature Reserve; red star indicates the sites of rodent capturing.

В районе работ выделены два типа биотопов, условно названных нами сухие и влажные. Влажные биотопы это слегка заболоченные поймы лесных ручьев с зарослями *Prunus padus* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Ribes nigrum* L., *Humulus lupulus* L. В травянистом ярусе преобладают *Onoclea struthiopteris* (L.) Roth, *Urtica dioica* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Impatiens noli-tangere* L. Сухие биотопы – это восточный макросклон Ишкульского хребта, покрытый смешанным лесом (*Pinus sylvestris* и *Betula pendula*) со значительной примесью *Tilia cordata* Mill. и изредка *Populus tremula* L., с подлеском из *Sorbus aucuparia* L. В понижениях рельефа встречаются *Populus tremula*. В травянистом ярусе доминируют *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dryopteris filix-mas* (L.) Scott, *Pulmonaria obscura* Dumort., *Cypripedium calceolus* L., *Fragaria vesca* L., *Sanguisorba officinalis* L. Латинские названия растений приведены по базе данных POWO (2024).

Полевые сборы проводились на двух стационарных площадках в синхронных выборках грызунов, взятых из локальных поселений в обоих биотопах (в дальнейшем – ключевые участки). Синхронные отловы животных в разных биотопах позволяют получить корректную информацию по динамике населения и видовому составу с учетом биотопических предпочтений конкретных видов и миграционных процессов, сглаживающих колебания численности. Согласно Чернову (2008), локальные списки видов вполне могут быть использованы в качестве своеобразных фаунистических «выборок» для изучения пространственной дифференциации биоты в зависимости от факторов среды.

Методы и подходы

Основной путь анализа материала заключался в оценке долевого участия и обилия близких симпатрических видов из разных таксонов. Особое внимание уделено сравнению паттернов реагирования на засуху видовых популяций на основе анализа их тонкой возрастной структуры (элемент демографической структуры на уровне когорт) в год засухи и последующие два года. Используются традиционные и оригинальные подходы и методы полевых исследований: функционально-онтогенетический подход и усовершенствованный метод определения абсолютного

возраста корнезубых полевок (Olenev, 2002, 2009), метод индивидуального мечения грызунов с многократными последующими отловами (CMR-метод), метод безвозвратного изъятия, метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968).

Функционально-онтогенетический подход (анализ паттернов реагирования)

Демографическая, половая и тонкая возрастная структура отдельных популяций грызунов проанализированы на основе функционально-онтогенетического подхода, основанного на представлении о поливариантности развития мелких грызунов. Под тонкой возрастной структурой мы понимаем структуру на уровне внутривидовых единиц надорганизменного уровня (когорт), позволяющую проводить детальный анализ внутривидовых событий, в том числе, паттернов реагирования (Olenev, 2002). Суть подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, участия в репродукции), а также синхронность его изменений во времени. Для работы выделяют функциональные группировки: размножающиеся сеголетки (I тип онтогенеза) – особи, продолжающие интенсивный рост и развитие (в основном представители первых когорт), функция – наращивание численности популяции за счет размножения в год своего рождения. Неразмножающиеся сеголетки (II тип онтогенеза, 1-я фаза), – в основном, особи из последних когорт (но всегда имеются представители первых когорт), функция – с наименьшими потерями сохраниться до весны следующего года и начать цикл обновления популяции. Зимовавшие животные (II тип онтогенеза, 2-я фаза) до начала весеннего созревания неполовозрелы (представители всех когорт прошлого года рождения). Все зимовавшие особи, соответственно выполняемой ими функции, при любых условиях внешней среды весной созревают и участвуют в размножении. Сеголетки, в отличие от последних, могут пойти по одному из двух путей онтогенеза – созревание в год рождения или созревание на следующий год; поэтому они проанализированы с учетом этих позиций.

Функционально-онтогенетический подход дал возможность интерпретации широкого круга явлений, относящихся к различным сторонам взаимодействия животных со средой в условиях действия средовых и антропогенных факторов. Выявлена функциональная детерминированность большинства биологических характеристик: демографической и пространственной структуры, онтогенетических, морфологических, морфофизиологических, интерьерных нетрадиционных показателей (Olenev, 2002), а также устойчивости к острому и хроническому радиационному воздействию (Grigorikina et al., 2015). Наиболее яркое проявление обоих типов онтогенеза характерно для популяций грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающихся резко континентальным климатом. Принадлежность зверьков к типам онтогенеза определяли по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков, характеризующих генеративное состояние особей, с учетом возрастных маркеров (зубы) (Olenev, 2009).

Метод индивидуального мечения (CMR-метод)

Отлов животных методом индивидуального мечения (CMR-метод) проводили в течение 26 лет (с 1975 г.) на участке, расположенном на полуострове с облавливаемой площадью 0.015 км². Зверьков метили ампутацией концевых фаланг, используя переходящую межгодовую нумерацию. Живоловки устанавливали на постоянные места с интервалом 10 м; расстояние между линиями отлова составляло 10–12 м, т.е. сформирована своеобразная сетка. Приманка – овес, пропитанный подсолнечным маслом. Проверку осуществляли два раза в сутки. Во время регулярных ежемесячных отловов зверьков взвешивали, регистрировали точку поимки, функциональное состояние, отмечали начало созревания, вступление в размножение и другие показатели. Число ежегодных туров отловов составляло от 11 (1975, 1976, 1977 гг.) до 5 (последующие годы). При этом была прослежена судьба (life-history) каждого отдельного животного на протяжении жизни. В каждый тур мечение проводили до того момента, пока подавляющее большинство меченых особей не начинали ловиться повторно, а новые зверьки попадались единично. Обычно для полноценного мечения было достаточно четырех суток за сессию отлова. Полученные сведения вносили в стандартную базу дан-

ных, что позволило формировать выборки для дальнейших расчетов. Эти данные послужили основой для анализа паттернов реагирования видовых популяций грызунов на засуху.

Метод безвозвратного изъятия

Массовый материал для анализа динамических изменений видовых популяций был получен при использовании метода безвозвратного изъятия. Отлов животных крючковыми давилками с деревянным основанием на стандартную приманку проводили на материке не менее трех раз в год одновременно с отловами на участках CMR-мечения в сходных биотопах (сухих и влажных). Давилки по 20–30 шт. устанавливали в линию через 10 м друг от друга на 4–5 суток. Отловы выполняли в периоды узловых моментов жизнедеятельности популяций: весна (апрель – май) – до появления первых когорт; середина лета (июнь – июль) – когда представлены практически все возрастные группировки; осень (сентябрь – октябрь) – перед уходом популяции в зиму. Это позволило учесть сезонные аспекты динамики демографического состава и численности видовых популяций. Выборки животных были достаточными для оценки относительной численности, включали все имеющиеся в природе на момент отлова возрастные внутривидовые группы разных видов. Подчеркнем, что согласно публикациям (например, Kryštufek et al., 2020; Васильев и др., 2023) мы предпочитаем прежнее название рода лесных полевок *Clethrionomys*, хотя во многих работах последнего времени зоологи часто используют родовое название *Myodes*. Аналогичным образом для *Microtus agrestis* мы осознанно применяем прежнее название, которое до сих пор часто можно встретить в публикациях (например, Кислый и др., 2025). Отметим, что в последней таксономической сводке млекопитающих (Лисовский и др., 2019) *Microtus agrestis*, на основе геномных данных, получила название *Agricola agrestis* Linnaeus, 1761.

В дальнейшем непрерывный мониторинг основных популяционных параметров выполняли ежегодно по единой схеме вплоть до настоящего времени. Долговременные исследования насчитывают уникальный по детальности, глубине и продолжительности период (52 года), аналогов которому в литературе не обнаружено. Несмотря на наличие публикаций о длительных временных рядах наблюдений

за численностью наземных млекопитающих, выполненных на территориях природно-очаговых инфекций, в заповедниках и стационарах, мы не приводим ссылки на эти источники, поскольку в большинстве из них динамика численности представлена на основе однократных ежегодных многосуточных учетов, проведенных в августе или сентябре. Отсутствие сезонных аспектов динамики населения не позволяет отслеживать экстремальные климатические эпизоды, реакцию видовых популяций, оценивать выживаемость/смертность животных. Это делает наши результаты практически несопоставимыми.

Сочетание функционально-онтогенетического подхода, данных индивидуального (CMR) мечения и метода морфофизиологических индикаторов дало уникальную возможность детально проанализировать тонкую возрастную структуру популяции в год погодной аномалии и выявить паттерны реагирования видовых популяций на засуху. В современных работах (Shchipanov & Kalinin, 2024; Soininen et al., 2025) отмечено, что совместное применение методов отлова мелких млекопитающих живоловками и давилками не утратило своего значения в настоящее время при проведении экологических исследований, связанных с экотоксикологией, генетикой, проблемой биологических инвазий. Всего CMR-методом помечено 3000 особей (не считая повторных поимок), отработано 80 000 живоловко/давилко-суток. Методом безвозвратного изъятия с обработкой методом морфофизиологических индикаторов исследовано 9000 экземпляров.

Метеорологические и дендрохронологические данные

С целью верификации почвенной засухи 1975 г. на территории Ильменского заповедника использованы многолетние данные Миасской метеостанции по среднегодовой динамике количества осадков. Значения о влаге в почве на глубине 7–28 см взяты из набора данных ERA5-Land. В 2020 г. непосредственно в районе работ был проведен сбор дендрохронологического материала. Керны из стволов деревьев *Pinus sylvestris* были отобраны с помощью специального бура на высоте 1.2–1.5 м (по две пробы с каждого дерева), высушены, отшлифованы, заполнены водно-меловой эмульсией для повышения контрастности годичных колец. Затем рассчитан индекс прироста древесины.

Анализ данных

Для анализа сообщества грызунов до и после засухи были использованы основные ценотические показатели: относительное обилие (численность), доли видов в сообществе. Относительное обилие (число особей на 100 ловушко-суток) рассчитывали для отдельных видов. Данные за каждый год исследований, суммированные по турам, рассмотрены в качестве учетной единицы. Среднегодовая численность грызунов всех возрастных групп рассчитана по результатам всех туров отловов, что позволило учесть сезонные аспекты динамики демографического состава и численности видовых популяций. Сведения по динамике обилия видов за весь период наблюдений представлены отдельно. Смертность животных оценена по уменьшению показателя относительной численности весной будущего года в сравнении с таковой осенью предыдущего года, с учетом полного отсутствия размножения грызунов в зимний период (Olenev & Grigorkina, 2014). Сравнительный анализ видовой структуры по объединенным данным проведен за периоды: 1971–1974 и 1978–2023 гг., включающие все фазы популяционной динамики. При этом нивелировано влияние колебаний численности, присущих большинству видов грызунов, обитающих в Ильменском заповеднике. Акцент сделан на анализе материалов, полученных в год экстремальной засухи (1975 г.). Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA).

Результаты

Погодно-климатические условия 1974–1976 гг. и индикаторы засухи

Согласно данным Миасской метеостанции, 1974 г. был засушливым с резким контрастом погоды и дефицитом осадков, соответственно, запасов влаги в почве (рис. 2). Дефицит осадков зимнего периода сыграл важнейшую роль в формировании засухи 1975 г., поскольку запасы снега – основной источник питания рек умеренного пояса и резерв влаги в почве к началу вегетации. Недобор осадков в осенний период и малая высота снежного покрова неблагоприятно сказались на перезимовке озимых. Аномально холодная зима и глубокое промерзание почвы усугубили осенне-зимний дефицит влаги. Большая часть выпавших осадков зимне-весеннего периода трансформировалась в речной сток, что усилило начавшуюся засуху ранней весной 1975 г. (рис. 2). Март и апрель были исключительно теплыми (средняя температура на 4–6°C превышала норму), что привело к раннему

сходу снега. Май отмечен большим количеством дней с сухими грозами. Преобладание сухой погоды при полном отсутствии дождей вызвало дефицит влаги в пахотном слое почвы. Сформировались условия для высокой горимости лесов.

Атмосферная засуха в мае – июле, изнуряюще длительный засушливый период усилили почвенную засуху. Водность рек, кроме северных регионов Свердловской и Пермской областей, продолжала уменьшаться, отмечена гибель деревьев, возраст которых превышал 80 лет. В Челябинской области пересохла речки, болота и даже озера. Берега Аргазинского водохранилища отступили на десятки метров. Рис. 3 иллюстрирует резкое снижение уровня оз. Большой Ишкуль в районе исследований. Запасов воды в г. Челябинске оставалось всего на три месяца, поэтому властям пришлось срочно рыть канал от оз. Увильды до Аргазинского водохранилища. На рис. 4 показано обнажившееся дно резко обмелевшего в результате почвенной засухи 1974–1976 гг. оз. Увильды, прежний уровень которого восстановился лишь спустя 30 лет. 1976 г. характеризовался большим недобором и неравномерным распределением количества осадков (см. рис. 2); водность рек оставалась низкой.

Подтверждением засухи являются значения дендрохронологического индикатора – снижение радиального прироста *Pinus sylvestris* в районе оз. Большой Ишкуль (рис. 5). Анализ древесных хронологий за период 1860–2020 гг. свидетельствует, что частота подобных аномальных засух в районе исследований за 160 лет невелика и насчитывает всего три экстремальных эпизода: два – в XIX в. и одно в XX в. (1975 г.). Эти годы характеризуются максимальным снижением прироста древесины.

Видовой состав

За период исследований в Ильменском заповеднике (до 2020 г.) было отмечено шесть видов отряда Rodentia из двух семейств. Семейство Cricetidae представлено лесными полевками *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 и *C. rutilus* Pallas, 1779, а также серыми полевками *Microtus agrestis* Linnaeus, 1761, *M. arvalis* Pallas, 1778 и *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776. В семействе Muridae зарегистрирован один вид – *Sylvaeus uralensis* Pallas, 1811. Количественно-видовой состав сообщества грызунов, отловленных в обоих биотопах, показан на рис. 6, из которого следует, что *Clethrionomys glareolus* является устойчивым доминантом в оба анализируемых периода. Вид

многочислен, распространен повсеместно, суммарная доля до 1974 г. была максимальной (54%). Кодоминант *Clethrionomys glareolus* до засухи – *Microtus agrestis*, доля которого составляла 34%, в некоторые годы достигла сходного с *Clethrionomys glareolus* уровня численности. Другие виды серых полевок (*Microtus arvalis* и *Alexandromys oeconomus*) до засухи примерно в равных долях (по 4%) постоянно присутствовали в уловах, также как и *Clethrionomys rutilus* (4%). Доля *Sylvaeus uralensis* в сообществе грызунов была незначительной (около 1%).

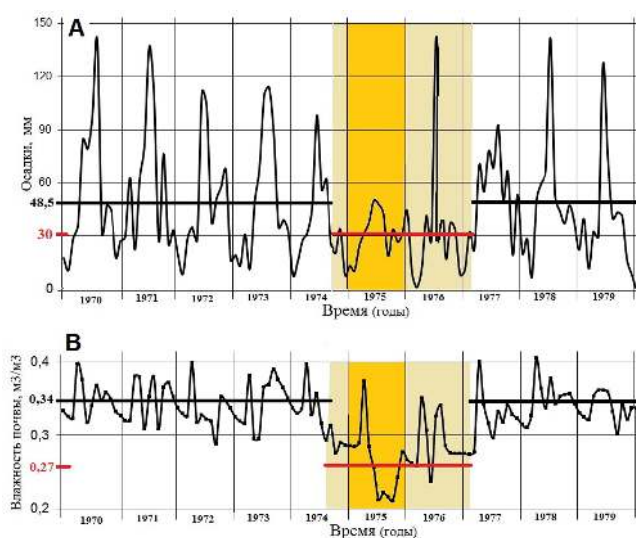


Рис. 2. Динамика количества осадков (А) и влажности почвы (В) в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в 1970–1979 гг. Цветом выделен актуальный период, связанный с засухой (1974–1976 гг.). Горизонтальные черные жирные линии обозначают многолетние средние значения; красные – средние значения во время засухи.

Fig. 2. Total precipitation (A) and soil humidity (B) dynamics in the Ilmen State Nature Reserve (Russia), 1970–1979. The highlighted colour fragment shows the actual period associated with drought (1974–1976). The horizontal bold black lines indicate multi-year average values, red lines indicate the same for drought period.



Рис. 3. Падение уровня оз. Большой Ишкуль в 1974–1976 гг. (Ильменский государственный природный заповедник, Россия).

Fig. 3. Decrease in the water level of Lake Bolshoy Ishkul in 1974–1976 (Ilmen State Nature Reserve, Russia).



Рис. 4. Обнажившееся дно оз. Увильды в 1976 г. (Челябинская область, Южный Урал).

Fig. 4. Bare bottom of Lake Uvildy in 1976 (Chelyabinsk Region, Southern Urals).

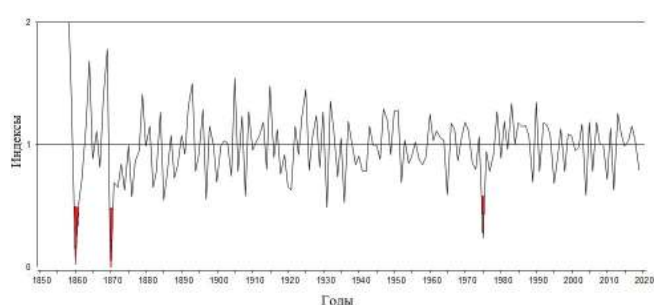


Рис. 5. Изменчивость индекса ширины годичных колец *Pinus sylvestris* в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в период 1860–2020 гг. Красным показаны годы экстремальных засух.

Fig. 5. Variability of *Pinus sylvestris* radial growth index in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) over 1860–2020. Years of extreme drought shown by the red colour.

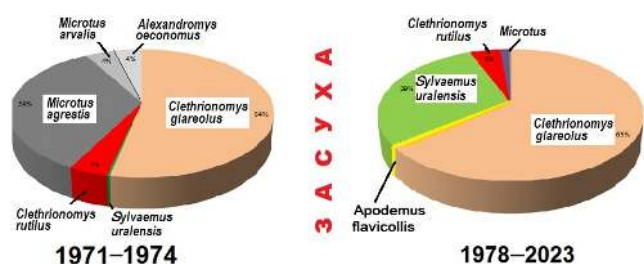


Рис. 6. Видовой состав аборигенного сообщества грызунов Ильменского государственного природного заповедника (Россия) до и после засухи.

Fig. 6. Structure of the rodent community in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) before and after drought.

После засухи представленность видов существенно изменились (рис. 6). За период 1978–2023 гг. доля полевок рода *Clethrionomys* несколько возросла (на 12%), доля *Sylvaemus uralensis* значительно (на порядок величин) увеличилась, в то время как совокупная доля полевок рода *Microtus* резко сократилась (с 42% до менее чем 3%). Ранее были описаны наблюдавшиеся в следующем (1976 г.) эффекты последствий и возрастной кросс (Olenev

& Grigorkina, 2016). С 1977 г. установился относительно стабильный ход динамики численности грызунов.

Динамика численности

Засуха застала видовые популяции на разных фазах численности: для *Sylvaemus uralensis* – год минимального обилия, для *Clethrionomys glareolus* – год средней численности, для полевок рода *Microtus* – год максимальных значений. Эффект засухи различался между видами. Многолетняя динамика популяции *Clethrionomys glareolus* представлена на рис. 7, где виден тренд на увеличение обилия. Среднемноголетняя относительная численность вида составляет 21.7 особей на 100 ловушко-суток (ос./100 л.с.). Максимальное среднегодовое значение зарегистрировано в 1986 г. (51.8 ос./100 л.с.), когда в период сезонного пика отмечена 100% попадаемость особей *Clethrionomys glareolus*. Сходные максимумы, но несколько меньшие по величине, наблюдали у *Clethrionomys glareolus* в 2000 г. (45.6 ос./100 л.с.) и 2007 г. (42.6 ос./100 л.с.) (рис. 7). Эти годы отмечены максимальной суммой осадков за май – август, которые были выше среднемноголетних значений в сравнении с периодом 2000–2009 гг. (Grigorkina & Olenev, 2024). Максимумы численности *Clethrionomys glareolus*, более низкие по величине, в последнее десятилетие также приходились на влажные годы, 2017 г. (35.0 ос./100 л.с.) и 2019 г. (36.0 ос./100 л.с.), когда количество осадков было выше среднемноголетнего показателя. Исключением в многолетнем ряду оказался 2020 г., когда при минимальном количестве осадков наблюдали высокую численность вида (40 ос./100 л.с.).

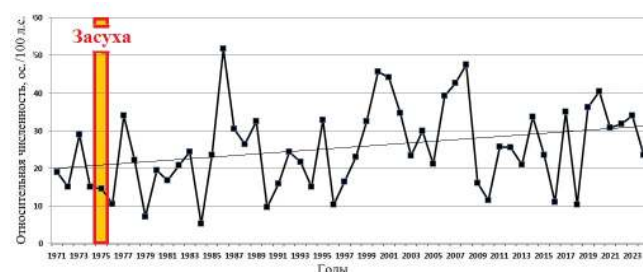


Рис. 7. Динамика среднемноголетней численности (число особей на 100 ловушко-суток) *Clethrionomys glareolus* в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в 1971–2023 гг. Год засухи выделен красным.

Fig. 7. The dynamics (average long-term values) of the *Clethrionomys glareolus* abundance (number of individuals per 100 trap-days) in the Ilmen State Nature Reserve, Russia, in 1971–2023. Year of drought shown by the red bar.

Постепенное увеличение обилия *Sylvaemus uralensis* за период многолетних наблюдений иллюстрирует рис. 8, на котором можно видеть возрастание значений показателя на порядок величин, также как и увеличение доли вида в сообществе (см. рис. 6). Резкое снижение численности популяций трех видов серых полевых демонстрирует рис. 9. Наиболее яркая картина отмечена у *Microtus agrestis* – кодоминанта *Clethrionomys glareolus* до 1975 г. К осени 1975 г. произошло снижение ее численности на порядок величин, массовая гибель сеголеток. Спустя 40 лет, численность *Microtus agrestis* составляла 0.1–2.0 ос./100 л.с., с 2015 г. особи этого вида исчезли из уловов. *Microtus arvalis* и *Alexandromys oeconomus* до 1975 г. имели низкий уровень обилия, в год засухи отмечен пик, затем резкое падение, незначительные осцилляции численности, а с 1990 и 2000 гг. соответственно, отсутствуют в уловах (рис. 9).

На рис. 10 представлены фазовые портреты популяций фоновых видов Ильменского природного заповедника за период проведения долговременного мониторинга. Видны изменения режимов популяционной динамики: стабильность динамики популяций лесных полевых (*Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus*), увеличение численности популяции *Sylvaemus uralensis* и скачкообразное падение (коллапс) численности популяций серых полевых (на примере *Microtus agrestis*).

Паттерны реагирования таксонов на засуху

В табл. 1 дана информация об особенностях процесса репродукции сеголеток фоновых видов грызунов, обитающих в Ильменском заповеднике в год экстремальной засухи. Обращает на себя внимание различие в сроках появления молодых особей анализируемых видов и степень их участия в размножении.

Реакция популяций *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus* на засуху была сходной. Детальный анализ представлен на примере наиболее многочисленного вида *Clethrionomys glareolus*. Весна настала на месяц раньше, сеголетки появились на месяц позже. В конце февраля у особей отмечено увеличение массы тела, в начале марта – увеличение семенников. Однако выход молодых особей состоялся только в середине июня (обычно – в начале мая). Дальнейший ход процессов размножения *Clethrionomys glareolus* был еще более необычным – период их репродукции оказался коротким (закончился в начале июля), они принесли по два помета. Численность популяции росла исключительно за счет группировки зимовавших

особей. У сеголеток в обоих биотопах произошла полная (100%) блокировка полового созревания. Все особи относились исключительно ко II типу онтогенеза (не размножающиеся сеголетки), о чем свидетельствовали масса тела и основные морфофизиологические показатели (табл. 2). Далее отмечена высокая гибель сеголеток (87%) летом и в осенне-зимний период. Относительная численность особей к весне 1976 г. снизилась до минимума (0.5 ос./100 л.с.).

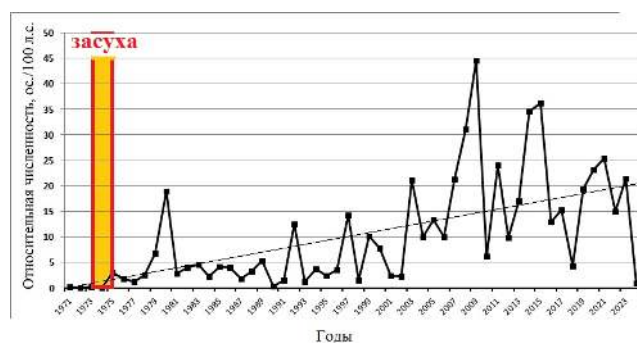


Рис. 8. Динамика среднееголетней численности (число особей на 100 ловушко-суток) *Sylvaemus uralensis* в Ильменском государственном природном заповеднике в 1971–2023 гг. Год засухи выделен красным.

Fig. 8. The dynamics (average long-term values) of the *Sylvaemus uralensis* abundance (number of individuals per 100 trap-days) in the Ilmen State Nature Reserve, Russia, in 1971–2023. Year of drought shown by the red bar.

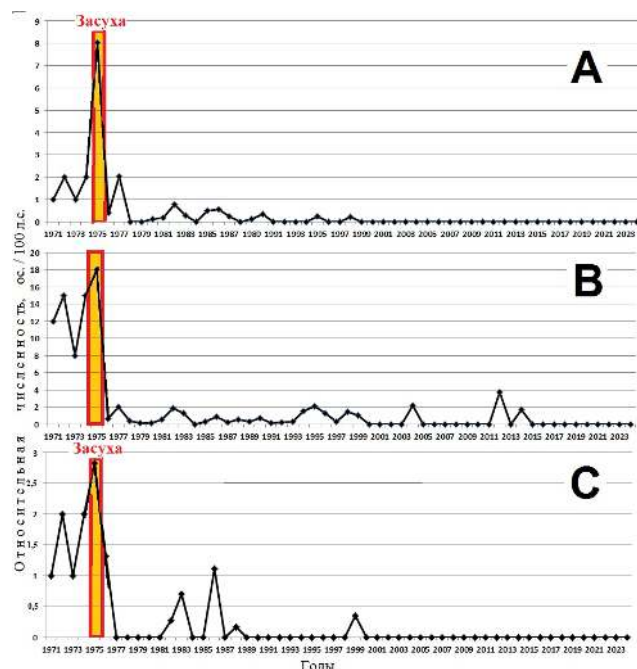


Рис. 9. Динамика среднееголетней численности (число особей на 100 ловушко-суток) *Microtus arvalis* (A), *Microtus agrestis* (B), *Alexandromys oeconomus* (C) в Ильменском государственном природном заповеднике в 1971–2023 гг. Год засухи выделен красным.

Fig. 9. The abundance (number of individuals per 100 trap-days) dynamics (average long-term values) of *Microtus arvalis* (A), *Microtus agrestis* (B), *Alexandromys oeconomus* (C) in the Ilmen State Nature Reserve, Russia, in 1971–2023. Year of drought shown by the red bar.

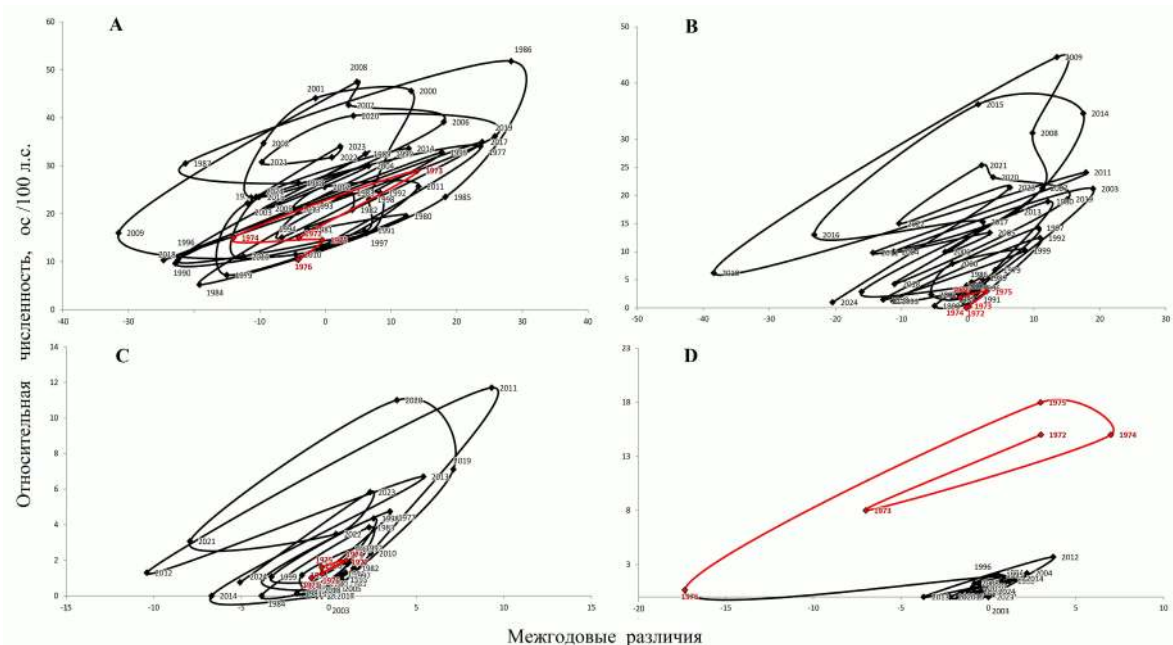


Рис. 10. Траектории популяционной динамики численности грызунов в пространстве состояний в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в 1971–2023 гг. Обозначения: А – *Clethrionomys glareolus*, В – *Sylvaemus uralensis*, С – *Clethrionomys rutilus*, D – *Microtus agrestis*. Красной линией выделен период до засухи 1975 г.

Fig. 10. Population trajectories of rodents' abundance within the state space in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) in 1971–2023. Designations: А – *Clethrionomys glareolus*, В – *Sylvaemus uralensis*, С – *Clethrionomys rutilus*, D – *Microtus agrestis*. Red line indicates the period before drought in 1975.

Таблица 1. Характеристика и хронология репродуктивных процессов в популяциях грызунов в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в 1975 г.

Table 1. The characteristics and chronology of reproductive processes in rodent populations in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) in 1975

Вид	Расчетное время рождения сеголеток	Регистрация сеголеток	Участие сеголеток в репродукции
<i>Clethrionomys glareolus</i>	10–20 мая	15–22 июня	Отсутствие размножающихся сеголеток
<i>Clethrionomys rutilus</i>	10–20 мая	18–24 июня	Отсутствие размножающихся сеголеток
<i>Sylvaemus uralensis</i>	начало мая	18 июня	Частичное размножение сеголеток 1 и 2 когорт
<i>Microtus agrestis</i>	25 апреля	15–20 мая	Размножение сеголеток 1 и 2 когорт
<i>Alexandromys oeconomus</i>	начало мая	15–20 июня	Размножение сеголеток 1 и 2 когорт
<i>Microtus arvalis</i>	25 апреля	13 мая	Размножение сеголеток 1 и 2 когорт

Таблица 2. Показатели, характеризующие однотипность реакции сеголеток *Clethrionomys glareolus* на различные условия среды: лето, засуха, зима (CMR-меченые животные) в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия)

Table 2. The indicators of *Clethrionomys glareolus* yearlings' patterns of uniformity to various environmental conditions: summer, drought, winter (CMR-marked animals) in the Ilmen State Nature Reserve (Russia)

Признак	Пол	I тип онтогенеза (одна фаза)			II тип онтогенеза (первая фаза)					
		Лето (июнь – июль)			Год засухи (июнь – июль)			Зима (ноябрь – февраль)		
		X	N	SD	X	N	SD	X	N	SD
Вес тела, г	f	25.33	90	4.98	16.64	34	1.57	15.43	60	1.50
	m	19.55	125	2.63	16.46	30	1.19	16.38	106	1.96
Индекс надпочечника, ‰	f	0.43	89	0.10	0.15	33	0.04	0.18	59	0.03
	m	0.20	120	0.04	0.17	29	0.03	0.18	100	0.03
Индекс тимуса, ‰	f	1.14	72	0.88	1.88	32	0.86	0.93	60	1.35
	m	1.01	123	0.93	1.72	28	0.88	0.84	106	1.24
Индекс печени, ‰	f	72.29	80	12.50	59.91	23	7.83	62.40	48	10.50
	m	67.17	112	11.60	60.40	23	9.58	65.87	93	10.60
Вес семенника, мг	m	318	124	87.80	6.19	29	2.56	8.74	104	6.98
Состояние матки	f	Утолщена, наличие эмбрионов, плацентарных пятен			Нитевидная			Нитевидная		
Функциональное состояние		Размножающиеся особи			Размножение отсутствует (блокировка полового созревания)			Размножение всегда отсутствует		

Примечание: F – самки, M – самцы; X – среднее значение, N – число особей, SD – стандартное отклонение

В результате анализа данных, полученных на индивидуально помеченных животных, установлено, что прирост численности происходил за счет более длинного, чем в обычные годы, периода размножения зимовавших самок (5.5 месяца против 3.5 месяцев) и большей их продолжительности жизни (16 месяцев вместо 12–13 месяцев). Они принесли по пять–шесть пометов (16 пометов – 99 детенышей за сезон), против обычных трех–четырех. При этом отмечено слабое размножение сеголеток (один помет – 6 детенышей) (рис. 11). В 1977 г., который по ходу репродуктивных процессов можно считать среднегодовалой нормой, зарегистрирован возврат к прежнему режиму функционирования, когда начальная численность весной была высокой, и активно размножались зимовавшие особи и сеголетки (I тип онтогенеза). Отмечена самая короткая продолжительность жизни когорт. Популяционный цикл был завершён пиком численности (34 ос./100 л.с.) (см. рис. 7).

Паттерн реагирования видов *Microtus arvalis*, *M. agresis*, *Alexandromys oeconomus* на засуху также был одинаковым, но радикально отличался от такового у видов рода *Clethrionomys*. К середине мая зимовавшие особи *Microtus arvalis*, *M. agresis*, *Alexandromys oeconomus* были готовы к размножению. Первые сеголетки у *Alexandromys oeconomus* появились на месяц позже, чем у *Microtus arvalis* и *M. agresis*. Но, как и в обычные годы, сеголетки этих трех видов

(1-я и 2-я когорты – особи I типа онтогенеза) созрели, и, наравне с зимовавшими особями, участвовали в репродукции. Зарегистрирована высокая смертность зимовавших и сеголеток, резкий переход популяций на низкий уровень колебаний численности (см. рис. 9).

Паттерн реагирования популяции *Sylvaemus uralensis* на засуху и ее отдаленные последствия отличались от таковых у лесных и серых полевых. Первые сеголетки у *Sylvaemus uralensis*, так же как у *Clethrionomys glareolus* и *C. rutilus*, появились в середине июня. Была отмечена частичная блокировка полового созревания сеголеток – небольшая часть (20%) прибылых особей 1-й и 2-й когорт размножалась. В 1976 г. *Sylvaemus uralensis* в уловах не встречалась, затем наблюдается постепенный устойчивый рост обилия особей с выходом в последние десятилетия на высокий динамический уровень (см. рис. 8).

В 2020 г. в составе аборигенного сообщества грызунов зарегистрирован новый вид семейства Muridae – *Apodemus flavicollis*, Melchior, 1834 (табл. 3). В 2021 г. *Apodemus flavicollis* в уловах не встречался. В 2022 и 2023 гг. численность *Apodemus flavicollis* составляла 4 ос./100 л.с. и 5 ос./100 л.с., соответственно. Рис. 12 иллюстрирует совокупную динамику всех видов Rodentia в Ильменском государственном природном заповеднике за период долговременной (52 года) программы мониторинговых исследований.

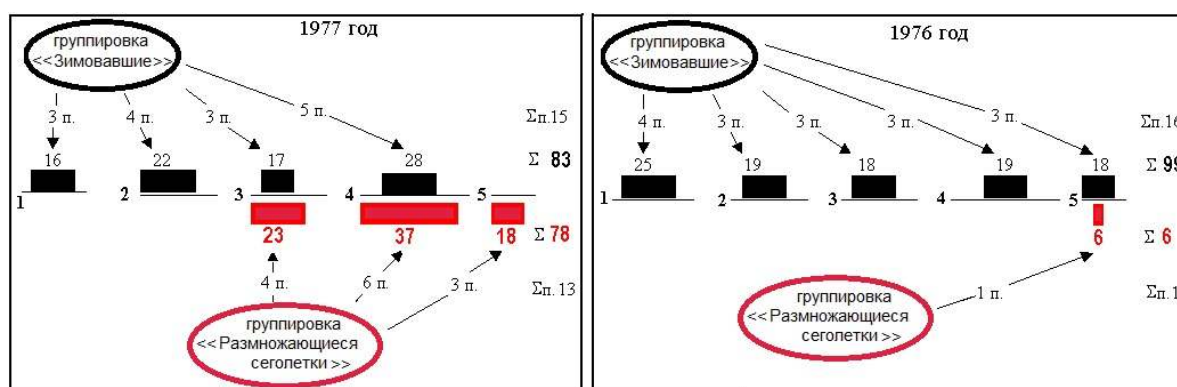


Рис. 11. Вклад особей разных типов онтогенеза (функциональные группировки) на уровне когорт в численность популяции *Clethrionomys glareolus* (CMR-меченые животные) в 1976 и 1977 гг. в Ильменском заповеднике (Россия). Черным обозначены пометы и количество детенышей от группировки зимовавших, красным – от группировки сеголеток; 1–5 – когорты; Σ п – количество пометов; Σ – количество детенышей.

Fig. 11. Contribution of various types of the individual's ontogeny (functional groupings) at the level of cohorts in *Clethrionomys glareolus* population abundance (CMR-marked animals) in 1976 and 1977 in the Ilmen State Nature Reserve (Russia). Black colour – the number of litters and cubs from overwintering functional groupings, red colour – the number of litters and cubs from grouping of yearlings; 1–5 – cohorts; Σ п – number of litters; Σ – number of cubs.

Таблица 3. Видовой состав мышевидных грызунов Ильменского государственного природного заповедника (Россия) в 2020 г.
Table 3. Characteristics of the studied Rodentia species in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) in 2020

Вид	Количество особей	Доля вида в уловах, %
<i>Clethrionomys glareolus</i>	47	59.5
<i>Clethrionomys rutilus</i>	3	3.8
<i>Sylvaeus uralensis</i>	24	30.4
<i>Apodemus flavicollis</i>	5	6.3
Всего:	79	100

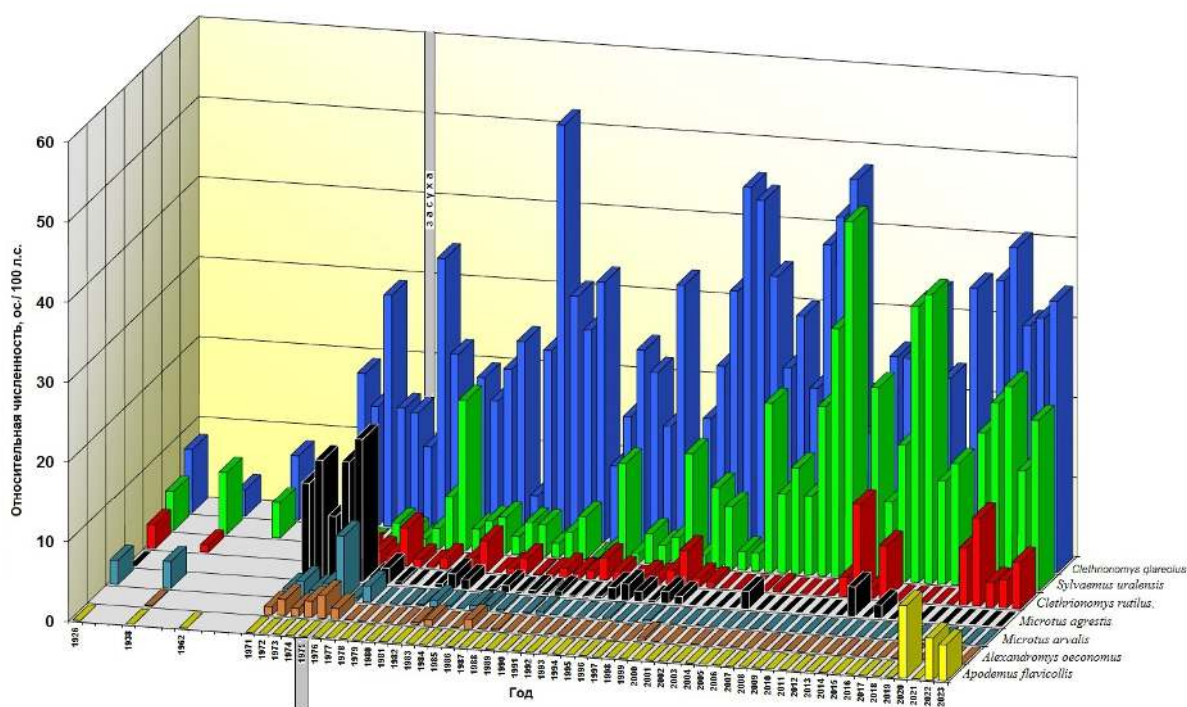


Рис. 12. Многолетняя динамика изученных видов грызунов в Ильменском государственном природном заповеднике (Россия) в 1971–2023 гг.

Fig. 12. Long-term dynamics of the studied Rodentia species populations in the Ilmen State Nature Reserve (Russia) in 1971–2023.

Обсуждение

Частота и локальность экстремальных климатических событий

Показано, что экстремальные события нарушают радиальный рост деревьев, оставляя долговременную метку (Fritts, 1976). Имеющиеся метеорологические и дендрохронологические данные подтверждают наши прямые наблюдения в лесной зоне (Ильменский государственный природный заповедник), и указывают на редкость засух, подобной летом 1975 г. Древесной хронологией в этом регионе отмечены три аномальных эпизода за 160 лет. Осцилляции частоты засушливых лет сопоставимы с таковыми в XIX–XX вв., что не вполне соответствует утверждениям о постоянном росте частоты засух. В другом локалитете наших мониторинговых исследований, расположенном в лесостепной зоне Южного Урала (Восточно-Уральский радиационный заповедник), наблюдалась экстремальная засуха в 2010 г.

(Grigorkina & Olenov, 2024), которая также обозначилась снижением радиального прироста *Pinus sylvestris* (Kukarskih et al., 2021). Однако, судя по данным древесной хронологии, в Ильменском государственном природном заповеднике, находящемся в 70 км юго-западнее, засуха 2010 г. не проявилась. Известно, что лесной покров может смягчать климатические колебания (Швиденко и др., 2017). Вероятно, лесорастительные, гидрологические условия и особенности рельефа Ильменского заповедника не дали ей сформироваться. Следовательно, локальность проявления засух имеет место быть, и объясняется мозаичностью условий среды, что затрудняет их изучение.

Пороговый эффект

Засуха имела триггерный (пороговый) эффект и привела к внезапному изменению видового состава сообщества грызунов. До засухи доминантом являлась *Clethrionomys*

glareolus, кодоминантом – *Microtus agrestis*. Последующий длительный период мониторинга демонстрирует тренд на возрастание обилия *Clethrionomys glareolus*. Особого внимания заслуживает увеличение доли и численности *Sylvaemus uralensis*, которая после засухи прочно заняла место кодоминанта *Clethrionomys glareolus* вместо *Microtus agrestis*. В качестве рабочей гипотезы, объясняющей данное явление, можно принять тот факт, что *Sylvaemus uralensis* является видом, исторически преадаптированным к обитанию в условиях более высоких температур, например, в районах Средней Азии. Аридизация климата явилась благоприятной для *Sylvaemus uralensis*, что способствовало постепенному росту обилия вида в лесной зоне Южного Урала, особенно в последнее десятилетие.

Материалы, полученные в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (лесостепная зона Южного Урала), также указывают на устойчивость *Sylvaemus uralensis* к засухе 2010 г., когда был отмечен очередной пик численности (Grigorkina & Olenov, 2024). В год засухи в популяции *Sylvaemus uralensis* наблюдался возрастной кросс и феномен истинно зимнего размножения, подтвержденный морфофизиологическими параметрами и возрастными маркерами (Grigorkina et al., 2019). Родившиеся зимой молодые особи успешно реализовали репродуктивный потенциал в благоприятных климатических условиях. Следовательно, засуха 2010 г. явилась триггером для реализации у *Sylvaemus uralensis* таких механизмов, как возрастной кросс и истинно зимнее размножение, направленных на увеличение численности и гетерогенности популяции. Активные популяционные адаптации (Чернов, 2008) обеспечили подавляющее доминирование *Sylvaemus uralensis* в течение двух лет, затем последующую стабильную циклическую динамику на фоне глобального потепления (Olenov & Grigorkina, 2016; Grigorkina & Olenov, 2024). Заметим, что истинно зимнее размножение в популяции *Sylvaemus uralensis* наблюдается в лесостепной зоне Южного Урала до настоящего времени.

Драматичной оказалась ситуация для трех широко распространенных видов, *Microtus arvalis*, *M. agrestis*, *Alexandromys oeconomicus*, доля и суммарное обилие которых резко снизились. Аналогичная картина резкого снижения численности популяций этих видов в засуху 2010

г. была зарегистрирована и в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (Южный Урал) (Grigorkina & Olenov, 2024). Продолжительная депрессия популяции *Alexandromys oeconomicus*, многочисленной до засухи, затянулась на 13 лет. Здесь же мы наблюдали глубокую депрессию (девять лет) в популяции *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. Примечательно, что подобная ситуация с *Alexandromys oeconomicus* описана и в других регионах России, где выявлено резкое сокращение численности вплоть до полного исчезновения вида (Dupal & Litvinov, 2024; Shchipanov & Kalinin, 2024). Собственные результаты и данные литературы свидетельствуют об уязвимости *Alexandromys oeconomicus* не только к засухе, но к условиям глобального потепления климата. На различный эффект одного и того же климатического воздействия у разных видов и неодинаковые его проявления в разных экосистемах указано в работе Ims et al. (2008).

Заметим, что по пищевым стратегиям *Sylvaemus uralensis* является типичным семеноядом (Hansson, 1985). *Clethrionomys glareolus* относится к миксофагам, то есть, кроме семян, использует в пищу разнообразные плоды и вегетативные части растений. Некоторые авторы (Abt & Bock, 1998) считали *Clethrionomys glareolus* зерноядным видом, исходя из важности семян деревьев в рационе вида. Обеднение сообщества грызунов в Ильменском заповеднике отчасти компенсировалось инвазией в 2020 г. ранее не встречавшегося в регионе вида *Apodemus flavicollis* с широким кормовым спектром. В рационе описано (Hansson, 1985) более 100 видов сосудистых растений с доминированием семенных и косточковых видов. *Microtus agrestis*, *M. arvalis* и *Alexandromys oeconomicus* относятся к типичным зеленоядам, основную часть диеты которых составляют вегетативные части растений (Hansson & Larsson, 1978; Wiczorek et al., 2015).

Паттерны реагирования таксонов грызунов

Результаты, полученные в ходе исследования, позволили осуществить проверку гипотезы о сходстве паттернов реагирования популяций на экстремальную засуху и на привычные осенне-зимние условия. Основной аргумент в пользу высказанной нами гипотезы – регулярное повторение зимних периодов в жизни популяций, к которым они хорошо преадаптированы и выработали ряд приспособлений.

Результатом подобной адаптации является реализация двух альтернативных путей онтогенетического развития (Olenev, 2002) в ответ на ежегодные неблагоприятные зимние условия. Главным для зимующего населения являются процессы минимизации жизнедеятельности, направленные на переживание зимнего периода с наименьшими численными потерями. При этом важным моментом является сохранение качественного состава популяции, сформированного в условиях предыдущего года. Анализ паттернов реагирования отдельных таксонов необходим для понимания механизмов экологической устойчивости видовых популяций в чрезвычайных климатических условиях. Мы считаем засуху контрастным фоном (Glotov, 1992), на котором наиболее ярко проявились разные адаптивные возможности популяций животных. Согласно результатам исследований Суходольца (2004) и Розенберга и др. (2023), устойчивость на популяционном уровне обеспечивается состояниями и процессами, поддерживающими пространственную структуру, численность и генетическое разнообразие.

В популяции *Clethrionomys glareolus* в засуху размножались исключительно зимовавшие животные, у 100% сеголеток отмечена полная блокировка полового созревания. Отсутствие размножающихся сеголеток (I тип онтогенеза) привело к выпадению целого поколения и упрощению возрастной структуры. Возможно, таким способом популяция исключила нежизнеспособное поколение, которое могло появиться в неблагоприятных условиях, что подтверждается высокой смертностью сеголеток, рожденных в условиях засухи. Помимо включения засушливым летом II типа онтогенеза, свойственного зимующим особям, на следующий (1976) год популяция реализовала арсенал адаптивных возможностей: возрастной кросс и пролонгированный период репродукции зимовавших самок, направленные на максимум роста численности при эффективном сохранении молодых особей и увеличении генетической гетерогенности (Olenev & Grigorkina, 2016). Возврат к нормальному ходу популяционных процессов зарегистрирован в 1977 г., когда численность формировалось традиционно – путем размножения зимовавших и сеголеток первых когорт (I тип онтогенеза). При этом зафиксирована самая короткая продолжительность жизни отдельных когорт. Как мы предполагали, паттерн реагирования по-

пуляции *Clethrionomys glareolus* в условиях засухи полностью совпал с тем, что наблюдается из года в год у зимующих особей. Выживание особей в экстремальную засуху происходило за счет одних и тех же адаптационных механизмов, характерным признаком которых является максимальное снижение энергозатрат за счет прекращения роста, задержки полового созревания, минимизации обменных процессов. Задача популяции состояла в сохранении молодых особей. Опираясь на полученные результаты, можно заключить, что популяция *Clethrionomys glareolus* проявила высокую устойчивость к засухе: реакция на экстримизацию среды оказалась оптимальной, о чем свидетельствует стабильная последующая динамика численности и доминирование в сообществе. Подчеркнем факт крайне важной роли группировки зимовавших особей, состав которой всегда формируется в предшествующем году. Практически все зимовавшие весной созревают и приступают к размножению, независимо от условий среды, ибо это единственный шанс популяции продолжить свое существование в череде поколений. В любых ситуациях они обеспечивают прирост численности и являются экологическим резервом для поддержания разнородности популяции, значение которого возрастает в годы слабого размножения сеголеток. Наши результаты подкрепляются данными, полученными в бореальных лесах Тверской области, где показана стабильная численность *Clethrionomys glareolus* в условиях засухи 2010 г. (Shchipanov & Kalinin, 2024). В исследованиях, выполненных методом геометрической морфометрии на полевках рода *Clethrionomys* из Висимского государственного природного заповедника (Средний Урал), описана равная устойчивость морфогенеза *Clethrionomys glareolus* к обитанию в зонах ветровала и гари, что также характеризует высокую приспособленность вида к нарушениям среды обитания природного происхождения (Васильев и др., 2023). Наконец, отметим высокую радиорезистентность особей II типа онтогенеза *Clethrionomys glareolus*, оцененную ранее в радиобиологическом эксперименте при воздействии острого гамма-облучения животных, доставленных из природной популяции Ильменского заповедника (Grigorkina et al., 2015).

Паттерн реагирования популяции *Sylvae-mus uralensis* на засуху оказался подобным

таковому у *Clethrionomys glareolus*, как наиболее оптимальный для сохранения популяции. Отличие заключалось лишь в частичном половом созревании сеголеток (20%) двух первых когорт, у остальных прибылых зверьков была зарегистрирована блокировка. Для *Sylvaemus uralensis* засуха стала триггером (пусковым моментом) для последующего процветания на фоне глобального потепления. По мнению Чернова (2008), более вагильные виды быстрее реагируют на изменения климата. Реакция популяций *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis* и *Alexandromys oeconomicus* принципиально отличалась от таковой *Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus* и *Sylvaemus uralensis*, и заключалась в традиционном размножении зимовавших и сеголеток (особей I типа онтогенеза) в длительный засушливый период. Последствие – переход популяций на значительно более низкий уровень осцилляций численности с последующим исчезновением из сообщества.

Известно, что переход популяций на другой уровень функционирования, в том числе при достижении критического порогового значения, неизбежно сопровождается изменением ее генотипического состава (Shvarts, 1977; Кайданов, 1996). Вопрос, поставленный в работе Shvarts (1977), «причиной или следствием изменений динамики численности является изменение генетической структуры популяции?», до сих пор окончательно не решен. К примеру, показано снижение генетического разнообразия в выборке *Lednia tumana* (Plecoptera, Nemouridae) в горах штата Монтана (США) в 2010 г. (в год засухи) в сравнении с ранними выборками (1997, 1998, 2005 гг.) (Jordan et al., 2016). Обнаружено исчезновение одного, достаточно часто встречающегося в старых выборках гаплотипа мтДНК, что, по мнению Jordan et al. (2016), свидетельствует о снижении адаптивного потенциала изученной популяции. Возможность быстрого генетического приспособления организмов к изменившимся условиям обитания и те обстоятельства, которые ему препятствуют – одна из интересных, нерешенных проблем, обсуждаемых в литературе (De Meester et al., 2018). В настоящее время генетические изменения, связанные с климатическими, рассматриваются как одна из наиболее острых проблем экологической генетики, гомеостаза живых систем и устойчивости (адаптации) сообществ (Zakharov, 2020; Захаров и др., 2023).

Влияние засухи на продуцентов и консументов

Известно, что сильную засуху характеризуют два наиболее важных показателя (количество осадков и влажность почвы), отражающие количество и динамику одного из самых существенных компонентов – влаги. В нашем случае оба компонента закономерно изменялись однонаправленно. Минимум осадков в 1974–1975 гг. привел к выраженному дефициту влаги в почве, следствием которого стало развитие почвенной засухи. Дефицит влаги в почве, прежде всего, отражается на продуцентах, снижая качество и количество доступных кормов, что оказалось критичным для некоторых видов грызунов. Влияние дефицита влаги на продуцентов – вопрос критически важный. В целом, содержание влаги в почве является ключевым фактором роста и развития растений, микробиологической активности, процессов растворения, накопления и перемещения питательных веществ в почвах (Porporato et al., 2004). Ткани начинают испытывать дефицит воды, что негативно влияет на процессы фотосинтеза. Наличие пышной растительности в результате доступа влаги обеспечивает не только богатые пищевые ресурсы, но оптимальные микроклиматические условия для нормального жизненного цикла животных. Напротив, засушливая среда с ограничением водных ресурсов создает существенные проблемы для выживания, питания и репродукции травоядных животных (Fernandes & Price, 1988). Дефицит влаги приводит к стрессу у растений (Osakabe et al., 2014), который снижает их качество и влияет на использование организмами (Huberty & Denno, 2004). Доказано, что дефицит влаги вызывает молекулярные, физиологические и морфологические модификации у растений (Kar, 2011). В середине XX в. на примере песчанок, обитающих в аридных зонах, было показано, что засуха блокирует половое созревание молодых особей и не влияет на размножение взрослых животных (Поляков, 1954). Это подтверждают результаты исследований консументов – травоядных насекомых различных трофических гильдий (грызущие и сосущие), у которых выявлена большая чувствительность особей незрелых стадий онтогенеза к питанию такими растениями, в сравнении с взрослыми особями (Araújo et al., 2024). В нашем исследовании, в период засухи мы наблюдали аналогичное явление,

особенно ярко проявившееся на примере рода *Clethrionomys* в форме полной блокировки созревания молодых особей. Этот вопрос в литературе практически не освещен.

Долговременные наблюдения, динамические перестройки и их последствия

Принято считать, что для установления прямых последствий воздействия климата необходим, в лучшем случае, ряд десятилетий, благодаря существованию «замедлений» (англ. lags) в реакциях биоты на климатические изменения (Чернов, 2008). Результаты нашего 52-летнего мониторинга выявили не только возможность резкого перехода ключевых звеньев экосистемы в новое качественное и количественное состояние, временную точку перелома (1975 г.), но и его отдаленные последствия. Это типичный пример нелинейности ответа (Liu et al., 2007; Olenov & Grigorkina, 2016; Shchipanov & Kalinin, 2024; Grigorkina & Olenov, 2024). В результате изменений, запущенных после единичного действия климатического эпизода (засуха 1975 г.) за короткий период времени произошли перестройки видового состава сообщества грызунов. В ходе исследования из биоценоза практически исчезли несколько широко распространенных видов (*Microtus arvalis*, *M. agresis*, *Alexandromys oeconotus*). Изменение видового состава является индикатором экстремального климатического воздействия. Добавим, однако, что эффект может быть отсроченным с задержкой на 10 лет между экзогенными возмущениями в результате антропогенных изменений среды и реакцией видов, как показано в исследовании Tchabovsky et al. (2016). Для регистрации этого явления авторам потребовался 21 год непрерывных наблюдений.

Также наши долговременные наблюдения позволили зарегистрировать не только изменение режимов популяционной динамики фоновых видов, но и впервые, с точностью до сезона, зафиксировать время инвазии нового вида. Впервые привлеченный нами к причинно-следственной оценке наблюдаемых событий такой важный климатический параметр, как количество влаги в почве (влажность почвы), наряду с суммарным количеством осадков, убедительно показал ведущую роль почвенной засухи, и позволил проследить ее развитие во времени. Вместе с тем, на фоне глобальных климатических изменений, особенно выраженных в по-

следние десятилетия, произошло постепенное увеличение обилия фоновых видов – зерноядов/семеноядов *Clethrionomys glareolus* и *Sylvaemus uralensis*, к числу которых относится и вид-вселенец (*Apodemus flavicollis*) в фауну Ильменского заповедника. Исчезновение из сообщества рода *Microtus* и вида *Alexandromys oeconotus* означает полное исчезновение ресурсного потока, связанного с зеленоядами. Вместе с тем появился мощный поток ресурса для зерноядных/семеноядных видов. Согласно Mori et al. (2017), «неслучайная элиминация видов», связанная с изменением потока ресурсов, свидетельствует об изменении функциональной структуры экосистемы (Hobbs et al., 2009; Shchipanov & Kalinin, 2024). На данном этапе исследований мы с осторожностью полагаем, что экосистемные изменения, триггером которых явилась почвенная засуха 1975 г., необратимы, хотя окончательный ответ может быть получен только в ходе дальнейших наблюдений. Описанные нами события носят локальный характер, что, однако, совсем не умаляет их научной значимости.

Заключение

Проведенное нами исследование является уникальным по детальности, глубине, продолжительности (52 года) наблюдений, и одним из немногих, в которых продемонстрированы нелинейные реакции с внезапными, резкими сдвигами в состоянии экосистемы. Среди неблагоприятных событий мы рассмотрели, вероятно, самое катастрофическое для биоты – засуху. Выяснилось, что подобные аномальные эпизоды могут возникать локально, о чем свидетельствует наличие экстремальной засухи 2010 г. в лесостепной зоне Южного Урала (Восточно-Уральский радиационный заповедник) при ее отсутствии в лесной зоне (Ильменский природный заповедник), находящейся на удалении всего в 70 км. Проверяемая нами гипотеза об идентичности паттернов реагирования видовых популяций/крупных таксонов на чрезвычайную засуху и на привычные осенне-зимние условия полностью подтвердилась для видов рода *Clethrionomys* и частично для рода *Sylvaemus*. Как ожидалось, своевременная реализация исторически выработанной стратегии у видов рода *Clethrionomys* и *Sylvaemus uralensis* на экстремальное воздействие оказалась оптимальной и, в значительной степени, определила эволюционную судьбу видов.

Среда требует от популяций выбора активных вариантов адаптаций, таких как включение того или иного пути онтогенеза (блокировка полового созревания), возрастной кросс, запуск которых носит триггерный характер. К категории активных адаптаций можно отнести истинно зимнее размножение, которое впервые нами было зарегистрировано в 2010 г. и наблюдается в настоящее время в популяции *Sylvaemus uralensis*, обитающей в Восточно-Уральском радиационном заповеднике. В ходе длительных наблюдений *Sylvaemus uralensis* продолжает оставаться единственным стабильным фоновым видом сообщества в лесостепной зоне, подобно *Clethrionomys glareolus* в лесной зоне, что свидетельствует об их экологической пластичности и устойчивости не только в меняющихся условиях среды, но и в период природных экстремальных воздействий. В противном случае реализуется пассивный вариант (стандартное размножение зимовавших и сеголеток), одним из последствий которого явилось исчезновение популяций *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *Alexandromys oeconomicus* из сообщества грызунов Ильменского государственного природного заповедника.

Вместе с тем, как показали результаты наших собственных исследований в лесостепной зоне Южного Урала, *Sylvaemus uralensis* плохо переносит весенние заморозки и оттепели, вызывающие высокую смертность зимовавших и особенно молодых особей первых когорт. Отсюда следует, что в эпоху экстремальных событий наиболее ярко начинает работать закон минимума Либиха. Тренд на потепление расширяет ареал видов, преадаптированных к аридным условиям, например, *Sylvaemus uralensis*. Однако невозможность пережить заморозки и оттепели обнуляют эту способность вида, вызывая высокую гибель. Поэтому активные адаптации к аридизации климата и экстремальным засухам в субоптимальном климате (Южный Урал), на первый взгляд, теряют смысл, что требует продолжения исследований. Не исключено, что закрепившееся в лесостепной зоне истинно зимнее размножение *Sylvaemus uralensis* также характеризует своего рода активный путь адаптации к суровым уральским условиям, и является противодействием неблагоприятным факторам, благодаря повышению интенсивности жизненных процессов.

Таким образом, наше многолетнее исследование сообщества грызунов на воздействие чрезвычайной засухи в лесной зоне Южного Урала, где на основе ежегодных наблюдений оценены структура и динамика обилия разных таксонов мышевидных млекопитающих, вносит вклад в понимание механизмов экологической устойчивости биоты к экстремальным климатическим событиям и их отдаленных последствий.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (№122021000085-1, №122021000077-6). Благодарим сотрудников Института экологии растений и животных УрО РАН (Россия) М.А. Гурскую за отбор проб деревьев и анализ древесных хронологий, В.П. Коробейникову за геоботаническое описание биотопов, Н.Е. Колчеву и О.Р. Гизуллину за помощь в сборе полевого материала. Приносим благодарность двум анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания.

Литература

- Буторина Л.А., Поляков В.О., Дементьев А.И. (ред.). 1991. Ильменский заповедник. Челябинск: Южно-Уральское книжное изд-во. 160 с.
- Васильев А.Г., Лукьянова Л.Е., Городилова Ю.В. 2023. Сопреженная изменчивость видов лесных полевок в нарушенных ветровалом и пожаром биотопах на примере Висимского заповедника (Средний Урал) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(3). С. 24–46. DOI: 10.24189/ncr.2023.020
- Горчаковский П.Л. 1968. Растительность // Урал и Приуралье. М.: Наука. С. 211–262.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е., Якушов В.Д., Шефтель Б.И. 2023. Стабильность развития, популяционная динамика и изменение климата (на примере исследования обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., 1758) в Центральной Сибири) // Известия РАН. Серия биологическая. Т. 7. С. 23–28. DOI: 10.31857/S1026347023600164
- Кайданов Л.З. 1996. Генетика популяций. М.: Высшая школа. 320 с.
- Кислый А.А., Равкин Ю.С., Стариков В.П. 2025. Распределение темной полевки (*Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) в Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 104(4). С. 104–113. DOI: 10.31857/S0044513425040098
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России: список

- видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 56. С. 1–191.
- Поляков И.Я. 1954. К теории прогноза численности мелких грызунов // Журнал общей биологии. Т. 15(2). С. 91–108.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., Розенберг А.Г. 2023. Иерархия экологических гомеостазов как принцип системологии // Известия Российской Академии Наук. Серия биологическая. Т. 7. С. 118–128. DOI: 10.31857/S1026347023600231
- Семенов В.А. 2024. Изменения климата: причины, последствия, актуальные задачи // Вестник Российской Академии Наук. Т. 94(3). С. 246–254. DOI: 10.31857/S0869587324030076
- Суходолец В.В. 2004. Приспособленность и экологическая устойчивость // Журнал общей биологии. Т. 65(5). С. 417–425.
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные труды. М: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.
- Чибилев А.А., Чибилев А.А. 2012. Природное районирование Урала с учетом широтной зональности, высотной поясности и вертикальной дифференциации ландшафтов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14(1). С. 1660–1665.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Уральский филиал Академии Наук СССР. 378 с.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Краксерн Ф., Онучин А.А. 2017. Переход к устойчивому управлению лесами России: теоретико-методические предпосылки // Сибирский лесной журнал. Т. 6. С. 3–25. DOI: 10.15372/SJFS20170601
- Abt K.F., Bock W.F. 1998. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus spp.* and bank voles *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriologica. Vol. 43(4). P. 379–389. DOI: 10.4098/AT.arch.98-49
- Araújo W.S., Silveira L.T., Falcão L.A.D., Vieira T.M., Martins W.P., Nunes Y.R.F., Grandez-Rios J.M. 2024. Impact of vereda dryness on the insect herbivore diversity in adjacent cerrado areas in Brazilian Protected Areas // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Vol. 9(2). P. 90–99. DOI: 10.24189/ncr.2024.016
- De Meester L., Stoks R., Brans K.I. 2018. Genetic adaptation as a biological buffer against climate change: Potential and limitations // Integrative Zoology. Vol. 13(4). P. 372–391. DOI: 10.1111/1749-4877.12298
- Dupal T.A., Litvinov Yu.N. 2024. Community of small mammals in the patchy landscape of Northern Kulunda (Western Siberia) // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 17(2). P. 219–226. DOI: 10.1134/S1995425524020021
- Falk D.A., van Mantgem P.J., Keeley J.E., Gregg R.M., Guiterman C.H., Tepley A.J., Young D.J.N., Marshall L.A. 2022. Mechanisms of forest resilience // Forest Ecology and Management. Vol. 512. Article: 120129. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120129
- Fernandes G.W., Price P.W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses // Oecologia. Vol. 76(2). P. 161–167. DOI: 10.1007/BF00379948
- Fritts H. 1976. Tree rings and climate. London: Academic Press. 567 p.
- Glotov N.V. 1992. Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zoologica Fennica. Vol. 191. P. 47–55.
- Grigorkina E.B., Olenov G.V. 2024. Long-term changes in the small mammal population of the forest-steppe zone of the Southern Urals caused by extreme drought // Russian Journal of Ecology. Vol. 55(6). P. 461–471. DOI: 10.1134/S1067413624602653
- Grigorkina E.B., Olenov G.V., Tarasov O.V. 2015. Alternative types of small mammal ontogeny: contribution to the radiobiology and radioecology // Doklady Biological Sciences. Vol. 461(1). P. 96–99. DOI: 10.1134/S0012496615020088
- Grigorkina E.B., Olenov G.V., Smirnov N.G. 2019. Winter reproduction of cyclomorphic mammals: from a case to the phenomenon // Doklady Biological Sciences. Vol. 485(1). P. 52–55. DOI: 10.1134/S0012496619020108
- Haase P., Frenzel M., Klotz S., Musche M., Toll S. 2016. The long-term ecological research (LTER) network: relevance, current status, future perspective and examples from marine, freshwater and terrestrial long-term observation // Ecological Indicators. Vol. 65. P. 1–3. DOI: 10.1016/j.ecolind.2016.01.040
- Hansson L. 1985. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice // Symposia of the Zoological Society of London. Vol. 55. P. 41–168.
- Hansson L., Larsson T.B. 1978. Vole diet on experimentally managed reforestation areas in northern Sweden // Ecography. Vol. 1(1). P. 16–26. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1978.tb00934.x
- Hobbs R.J., Higgs E., Harris J.A. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 24(11). P. 599–605. DOI: 10.1016/j.tree.2009.05.012
- Huberty A.F., Denno R.F. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis // Ecology. Vol. 85(5). P. 1383–1398. DOI: 10.1890/03-0352
- Ims R.A., Henden J., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 23(2). P. 79–86. DOI: 10.1016/j.tree.2007.10.010
- Ims R.A., Yoccoz N.G. 2017. Ecosystem-based monitoring in the age of rapid climate change and new technologies // Current Opinion in Environmental Sustainability. Vol. 29. P. 170–176. DOI: 10.1016/j.cosust.2018.01.003
- Jordan S., Giersch J.J., Muhlfeld C.C., Hotaling S., Fanning L., Tappenbeck T.H., Luikart G. 2016. Loss of genetic diversity and increased subdivision in an

- endemic alpine stonefly threatened by climate change // PLoS ONE. Vol. 11(7). Article: e0159931. DOI: 10.1371/journal.pone.0159931
- Kar R.K. 2011. Plant responses to water stress: role of reactive oxygen species // Plant Signaling and Behavior. Vol. 6(11). P. 1741–1745. DOI: 10.4161/psb.6.11.17729
- Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., Shenbrot G. 2020. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas* // Mammalia. Vol. 84(2). P. 214–217. DOI: 10.1515/mammalia-2019-0067
- Kukarskih V.V., Modorov M.V., Devi N.M., Mikhailovskaya L.N., Shimalina N.S., Pozolotina V.N. 2021. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation // Science of the Total Environment. Vol. 781(5). Article: 146827. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146827
- Liu J., Dietz T., Carpenter S.R., Alberti M., Folke C., Moran E., Pell A.N., Deadman P., Kratz T., Lubchenco J., Ostrom E., Ouyang Zh., Provencher W., Redman Ch.L., Schneider S.H., Taylor W.W. 2007. Complexity of coupled human and natural systems // Science. Vol. 317(5844). P. 1513–1516. DOI: 10.1126/science.1144004
- Mori A.S., Lertzman K.P., Gustafsson L. 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology // Journal of Applied Ecology. Vol. 54(1). P. 12–27. DOI: 10.1111/1365-2664.12669
- Olenev G.V. 2002. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis // Russian Journal of Ecology. Vol. 33(5). P. 321–330. DOI: 10.1023/A:1020213709830
- Olenev G.V. 2009. Determining the age of cyclomorphic rodents: functional-ontogenetic determination, ecological aspects // Russian Journal of Ecology. Vol. 40(2). P. 93–104. DOI: 10.1134/S1067413609020040
- Olenev G.V., Grigorkina E.B. 2014. Functional patterns of life activities of rodent populations in the winter season // Russian Journal of Ecology. Vol. 45(6). P. 480–489. DOI: 10.1134/S1067413614060101
- Olenev G.V., Grigorkina E.B. 2016. Evolutionary ecological analysis of adaptation strategies of rodent populations under extreme conditions // Russian Journal of Ecology. Vol. 47(5). P. 486–492. DOI: 10.1134/S106741361605009X
- Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.S.P. 2014. Response of plants to water stress // Frontiers in Plant Science. Vol. 5(1). Article: 86. DOI: 10.3389/fpls.2014.00086
- Porporato A., Daly E., Rodriguez-Iturbe I. 2004. Soil water balance and ecosystem response to climate change // American Naturalist. Vol. 164(5). P. 625–632. DOI: 10.1086/424970
- Ruthrof K.X., Breshears D.D., Fontaine J.B., Froend R.H., Matusick G., Kala J., Miller B.P., Mitchell P.J., Wilson Sh.K., van Keulen M., Enright N.J., Law D.J., Wernberg T., Hardy G.E.J. 2018. Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses // Scientific Reports. Vol. 8(1). Article: 13094. DOI: 10.1038/s41598-018-31236-5
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A. 2024. The role of biodiversity in ensuring the functioning of ecosystems: Paper 2. Small mammals in the ecological monitoring system: obtaining data and assessment of the diversity, state, and dynamics of ecosystems // Biology Bulletin. Vol. 51(2). P. 443–462. DOI: 10.1134/S106235902360530X
- Sheftel B.I., Yakushov V.D. 2022. Impacts of climate warming on terrestrial species in the Middle Yenisei taiga // Contemporary Problems of Ecology. Vol. 15(1). P. 1–10. DOI: 10.1134/S1995425522010073
- Shvarts S.S. 1977. The evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process. New York: Consultants Bureau. 292 p.
- Smith F.A., Murray I.W., Harding L.E., Lease H.M., Martin J. 2014. Life in an extreme environment: a historical perspective on the influence of temperature on the ecology and evolution of woodrats // Journal of Mammalogy. Vol. 95(6). P. 1128–1143. DOI: 10.1644/13-MAMM-S-070
- Soininen E.M., Magnusson M., Jepsen J., Eide N.E., Yoccoz N.G., Angerbjörn A., Breisjøberget J.I., Ecke F., Ehrich D., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Killengreen S., Olofsson J., Oksanen L., Oksanen T., Tveito O.E., Ims R. 2025. Macroecological patterns of rodent population dynamics shaped by bioclimatic gradients // Ecography. Vol. 2025(5). Article: e07058. DOI: 10.1111/ecog.07058
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A. 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. Vol. 182(4). P. 1075–1082. DOI: 10.1007/s00442-016-3736-9
- Vasilev D.Y., Vodopianov V.V., Semenov V.A., Chibilev A.A. 2020. Analysis of trends in aridity changes for the Southern Ural Region over the period 1960–2019 using various methods // Doklady Earth Sciences. Vol. 494(1). P. 748–752. DOI: 10.1134/S1028334X20090214
- POWO. 2024. Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens. Available from <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Wieczorek M., Zub K., Szafrńska P.A., Książek A., Konarzewski M. 2015. Plant-herbivore interactions: silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles // Functional Ecology. Vol. 29(2). P. 187–194. DOI: 10.1111/1365-2435.12327
- Zakharov I.A. 2020. Ecological genetics and modern problems of the biosphere // Biology Bulletin Reviews. Vol. 10(6). P. 543–550. DOI: 10.1134/S2079086420060092

References

- Abt K.F., Bock W.F. 1998. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus spp.* and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica* 43(4): 379–389. DOI: 10.4098/AT.arch.98-49
- Araújo W.S., Silveira L.T., Falcão L.A.D., Vieira T.M., Martins W.P., Nunes Y.R.F., Grandez-Rios J.M. 2024. Impact of vereda dryness on the insect herbivore diversity in adjacent cerrado areas in Brazilian Protected Areas. *Nature Conservation Research* 9(2): 90–99. DOI: 10.24189/ncr.2024.016
- Butorina L.A., Polyakov O.V., Dementyev A.I. (Eds.). 1991. *Ilmen State Nature Reserve*. Chelyabinsk: South-Urals Book Publishing House. 160 p. [In Russian]
- Chernov Yu.I. 2008. *Ecology and Biogeography. Selected works*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 580 p. [In Russian]
- Chibilev A.A., Chibilev A.A. 2012. Urals natural zoning based on latitudinal belts, elevation zones and vertical differentiation of landscapes. *Proceedings of Samara Scientific Center of RAS* 14(1): 1660–1665. [In Russian]
- De Meester L., Stoks R., Brans K.I. 2018. Genetic adaptation as a biological buffer against climate change: Potential and limitations. *Integrative Zoology* 13(4): 372–391. DOI: 10.1111/1749-4877.12298
- Dupal T.A., Litvinov Yu.N. 2024. Community of small mammals in the patchy landscape of Northern Kulunda (Western Siberia). *Contemporary Problems of Ecology* 17(2): 219–226. DOI: 10.1134/S1995425524020021 [In Russian]
- Falk D.A., van Mantgem P.J., Keeley J.E., Gregg R.M., Guiterman C.H., Tepley A.J., Young D.J.N., Marshall L.A. 2022. Mechanisms of forest resilience. *Forest Ecology and Management* 512: 120129. DOI: 10.1016/j.foreco.2022.120129
- Fernandes G.W., Price P.W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. *Oecologia* 76(2): 161–167. DOI: 10.1007/BF00379948
- Fritts H. 1976. *Tree rings and climate*. London: Academic Press. 567 p.
- Glotov N.V. 1992. Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191: 47–55.
- Gorchakovskiy P.L. 1968. Vegetation. In: *Urals and Cis-Urals*. Moscow: Nauka. P. 211–261. [In Russian]
- Grigorkina E.B., Olenov G.V. 2024. Long-term changes in the small mammal population of the forest-steppe zone of the Southern Urals caused by extreme drought. *Russian Journal of Ecology* 55(6): 461–471. DOI: 10.1134/S1067413624602653
- Grigorkina E.B., Olenov G.V., Tarasov O.V. 2015. Alternative types of small mammal ontogeny: contribution to the radiobiology and radioecology. *Doklady Biological Sciences* 461(1): 96–99. DOI: 10.1134/S0012496615020088
- Grigorkina E.B., Olenov G.V., Smirnov N.G. 2019. Winter reproduction of cyclomorphic mammals: from a case to the phenomenon. *Doklady Biological Sciences* 485(1): 52–55. DOI: 10.1134/S0012496619020108
- Haase P., Frenzel M., Klotz S., Musche M., Toll S. 2016. The long-term ecological research (LTER) network: relevance, current status, future perspective and examples from marine, freshwater and terrestrial long-term observation. *Ecological Indicators* 65: 1–3. DOI: 10.1016/j.ecolind.2016.01.040
- Hansson L. 1985. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. *Symposia of the Zoological Society of London* 55: 41–168.
- Hansson L., Larsson T.B. 1978. Vole diet on experimentally managed reforestation areas in northern Sweden. *Ecography* 1(1): 16–26. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1978.tb00934.x
- Hobbs R.J., Higgs E., Harris J.A. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 24(11): 599–605. DOI: 10.1016/j.tree.2009.05.012
- Huberty A.F., Denno R.F. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology* 85(5): 1383–1398. DOI: 10.1890/03-0352
- Ims R.A., Henden J., Killengreen S.T. 2008. Collapsing population cycles. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 79–86. DOI: 10.1016/j.tree.2007.10.010
- Ims R.A., Yoccoz N.G. 2017. Ecosystem-based monitoring in the age of rapid climate change and new technologies. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 29: 170–176. DOI: 10.1016/j.cosust.2018.01.003
- Jordan S., Giersch J.J., Muhlfeld C.C., Hotaling S., Fanning L., Tappenbeck T.H., Luikart G. 2016. Loss of genetic diversity and increased subdivision in an endemic alpine stonefly threatened by climate change. *PLoS ONE* 11(7): e0159931 DOI: 10.1371/journal.pone.0159931
- Kaydanov L.Z. 1996. *Genetics of Populations*. Moscow: Vysshaya shkola. 320 p. [In Russian]
- Kar R.K. 2011. Plant responses to water stress: role of reactive oxygen species. *Plant Signaling and Behavior* 6(11): 1741–1745. DOI: 10.4161/psb.6.11.17729
- Kislyi A.A., Ravkin Y.S., Starikov V.P. 2025. Distribution of the field vole (*Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae) in western Siberia. *Zoologicheskii Zhurnal* 104(4): 104–113. DOI: 10.31857/S0044513425040098 [In Russian]
- Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., Shenbrot G. 2020. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas*. *Mammalia* 84(2): 214–217. DOI: 10.1515/mammalia-2019-0067
- Kukarskih V.V., Modorov M.V., Devi N.M., Mikhailovskaya L.N., Shimalina N.S., Pozolotina V.N. 2021. Radial growth of *Pinus sylvestris* in the East Ural Radioactive Trace (EURT): Climate and ionizing radiation. *Science of the Total Environment* 781(5): 146827. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146827
- Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia: species list and applied

- issues. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University* 56: 1–191. [In Russian]
- Liu J., Dietz T., Carpenter S.R., Alberti M., Folke C., Moran E., Pell A.N., Deadman P., Kratz T., Lubchenco J., Ostrom E., Ouyang Zh., Provencher W., Redman Ch.L., Schneider S.H., Taylor W.W. 2007. Complexity of coupled human and natural systems. *Science* 317(5844): 1513–1516. DOI: 10.1126/science.1144004
- Mori A.S., Lertzman K.P., Gustafsson L. 2017. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology* 54(1): 12–27. DOI: 10.1111/1365-2664.12669
- Olenev G.V. 2002. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis. *Russian Journal of Ecology* 33(5): 321–330. DOI: 10.1023/A:1020213709830
- Olenev G.V. 2009. Determining the age of cyclomorphic rodents: functional–ontogenetic determination, ecological aspects. *Russian Journal of Ecology* 40(2): 93–104. DOI: 10.1134/S1067413609020040
- Olenev G.V., Grigorkina E.B. 2014. Functional patterns of life activities of rodent populations in the winter season. *Russian Journal of Ecology* 45(6): 480–489. DOI: 10.1134/S1067413614060101
- Olenev G.V., Grigorkina E.B. 2016. Evolutionary ecological analysis of adaptation strategies of rodent populations under extreme conditions. *Russian Journal of Ecology* 47(5): 486–492. DOI: 10.1134/S106741361605009X
- Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.S.P. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science* 5(1): 86. DOI: 10.3389/fpls.2014.00086
- Polyakov I.Ya. 1954. On the theory of forecasting the abundance of small rodents. *Zhurnal Obshchei Biologii* 15(2): 91–108. [In Russian]
- Porporato A., Daly E., Rodriguez-Iturbe I. 2004. Soil water balance and ecosystem response to climate change. *American Naturalist* 164(5): 625–632. DOI: 10.1086/424970
- Rozenberg G.S., Zinchenko T.D., Rozenberg A.G. 2023. Hierarchy of ecological homeostasis as a principle of systemology. *Izvestiya Rossiiskoy Akademii Nauk. Biologiya* 7: 118–128. DOI: 10.31857/S1026347023600231 [In Russian]
- Ruthrof K.X., Breshears D.D., Fontaine J.B., Froend R.H., Matusick G., Kala J., Miller B.P., Mitchell P.J., Wilson Sh.K., van Keulen M., Enright N.J., Law D.J., Wernberg T., Hardy G.E.J. 2018. Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses. *Scientific Reports* 8(1): 13094. DOI: 10.1038/s41598-018-31236-5
- Semenov V.A. 2024. Climate change: causes, consequences, imperatives. *Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 94(3): 246–254. DOI: 10.31857/S0869587324030076 [In Russian]
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A. 2024. The role of biodiversity in ensuring the functioning of ecosystems: Paper 2. Small mammals in the ecological monitoring system: obtaining data and assessment of the diversity, state, and dynamics of ecosystems. *Biology Bulletin* 51(2): 443–462. DOI: 10.1134/S106235902360530X
- Sheftel B.I., Yakushov V.D. 2022. Impacts of climate warming on terrestrial species in the Middle Yenisei taiga. *Contemporary Problems of Ecology* 15(1): 1–10. DOI: 10.1134/S1995425522010073
- Shvarts S.S. 1977. *The evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process.* New York: Consultants Bureau. 292 p.
- Shvarts S.S., Smirnov V.S., Dobrinskiy L.N. 1968. *Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates.* Sverdlovsk: Ural Branch of AS USSR. 378 p. [In Russian]
- Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Kraxner F., Onuchin A.A. 2017. Transition to sustainable forest management in Russia: theoretical and methodological backgrounds. *Siberian Journal of Forest Science* 6: 3–25. DOI: 10.15372/SJFS20170601 [In Russian]
- Smith F.A., Murray I.W., Harding L.E., Lease H.M., Martin J. 2014. Life in an extreme environment: a historical perspective on the influence of temperature on the ecology and evolution of woodrats. *Journal of Mammalogy* 95(6): 1128–1143. DOI: 10.1644/13-MAMM-S-070
- Soininen E.M., Magnusson M., Jepsen J., Eide N.E., Yoccoz N.G., Angerbjörn A., Breisjøberget J.I., Ecke F., Ehrich D., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Killengreen S., Olofsson J., Oksanen L., Oksanen T., Tveito O.E., Ims R. 2025. Macroecological patterns of rodent population dynamics shaped by bioclimatic gradients. *Ecography* 2025(5): e07058. DOI: 10.1111/ecog.07058
- Sukhodolets V.V. 2004. Fitness and ecological resistance. *Zhurnal Obshchei Biologii* 65(5): 417–425 [In Russian]
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A. 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change. *Oecologia* 182(4): 1075–1082. DOI: 10.1007/s00442-016-3736-9
- Vasilyev A.G., Lukyanova L.E., Gorodilova Yu.V. 2023. Coupled variation of red-backed vole species in biotopes disturbed by windfall and fire in the Visim State Nature Reserve (the Middle Urals). *Nature Conservation Research* 8(3): 24–46. DOI: 10.24189/ncr.2023.020 [In Russian]
- Vasilev D.Y., Vodopianov V.V., Semenov V.A., Chibilev A.A. 2020. Analysis of trends in aridity changes for the Southern Ural Region over the period 1960–2019 using various methods. *Doklady Earth Sciences* 494(1): 748–752. DOI: 10.1134/S1028334X20090214
- POWO. 2024. *Plants of the World Online.* Kew: Royal Botanic Gardens. Available from <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Wieczorek M., Zub K., Szafrńska P.A., Książek A., Konarzewski M. 2015. Plant-herbivore interactions: silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles. *Functional Ecology* 29(2): 187–194. DOI: 10.1111/1365-2435.12327

Zakharov I.A. 2020. Ecological genetics and modern problems of the biosphere. *Biology Bulletin Reviews* 10(6): 543–550. DOI: 10.1134/S2079086420060092

Zakharov V.M., Trofimov I.E., Yakushov V.D., Sheftel B.I. 2023. Developmental stability, population

dynamics and climate change, with particular reference to the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in central Siberia. *Izvestiya Rossiiskoy Akademii Nauk. Biologiya* 7: 23–28. DOI: 10.31857/S1026347023600164 [In Russian]

EXTREME DROUGHT OF 1975 IN THE FOREST ZONE OF THE SOUTHERN URALS (ILMEN STATE NATURE RESERVE): DYNAMICS OF RODENT POPULATIONS AND CONSEQUENCES

Grigory V. Olenov^{ID}, Elena B. Grigorkina^{*ID}

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Russia

**e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru*

Climate change consequences assessing for environment and humans is one of the main tasks facing ecology and has great practical significance. Long-term studies of small rodent populations have contributed fundamentally to the development of population ecology. Extreme drought in the forest zone of the Southern Urals in 1975 is one of the rarest phenomena, a climatic event (once in a century), and it is considered as a contrasting background that provides for especially clear manifestation mechanisms of adaptive resistance in animals populations. In the paper, we present for the first time the 52-year dynamics of species structure of the rodent community and population abundance data, obtained in the Ilmen State Nature Reserve (Chelyabinsk Region, Southern Urals, Russia) before and after the drought of 1975 and its remote consequences. We tested the hypothesis about the similar population responses to both an extreme drought and normal autumn-winter conditions. The drought was verified by a dendrochronological indicator (radial growth of *Pinus sylvestris* trunks) and two climatic parameters, namely soil humidity (for the first time) and precipitation amount. Population dynamic phase portraits demonstrate species-specific features concerning mainly abundance levels before and after the extreme episode: dynamic stability of *Clethrionomys glareolus* and *C. rutilus*; abundance increase of *Sylvaemus uralensis*; collapse of population abundance of *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, and *Alexandromys oeconomus*. Species composition (local species lists) turned out to be a reliable indicator of drought. Based on both original functional-ontogenetic approach and individual marking (CMR-method) data, the species populations' response patterns to drought were studied. In summer 1975, the *Clethrionomys* species have implemented a response strategy, which historically developed for regular winter conditions, reflected in complete blocking of yearlings sexual maturation (minimisation of metabolic processes) as we hypothesised originally. The next year, we observed population adaptations included breeding period prolongation of overwintering females and intergenerational crossing (age cross), which provide effective utilisation of possibilities for population growth along with preservation of yearlings and improvement of genetic heterogeneity. The *Sylvaemus uralensis* population demonstrated a similar response pattern to drought, reflected in partial blocking of yearlings' sexual maturation, then a gradual increase in the number of individuals up to a high dynamic level in recent decades. In contrast, *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, and *Alexandromys oeconomus* populations are characterised by the usual participation in reproduction of both overwintering individuals and yearlings in drought year (i.e. our hypothesis has not been confirmed). As a consequence, there was a mass mortality and abrupt transition of the populations to the critically low abundance level of its oscillations and elimination. An invasion of an alien species (*Apodemus flavicollis*) was recorded for the first time in 2020. The weather anomaly triggered rapid long-term changes in the biotic community structure, by reflecting in the increase in population abundance of granivorous/seed-eating species (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*, *Sylvaemus uralensis*), the finding of a new species (*Apodemus flavicollis*), and changing of co-dominant (*Sylvaemus uralensis* instead of previous *Microtus agrestis*), and, finally, disappearance of herbivorous species (*Microtus agrestis*, *M. arvalis*, and *Alexandromys oeconomus*). Thus, long-term monitoring of rodent populations in forest ecosystem of the Ilmen State Nature Reserve revealed a real possibility of the rapid population rearrangements on evolutionary scale in populations of the local fauna as a result of extreme drought. Drought exposure consequences in the studied Rodentia species are markedly extended in time, being fixed in a series of generations.

Key words: abundance, animals, Protected Area, response pattern, soil humidity, monitoring, species composition, threshold effect