

РОЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ОБЕСПЕЧЕНИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ. СООБЩЕНИЕ 2. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В СИСТЕМЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА: ПОЛУЧЕНИЕ ДАННЫХ, ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ, СОСТОЯНИЯ И ДИНАМИКИ ЭКОСИСТЕМ

© 2024 г. Н. А. Щипанов*@, А. А. Калинин*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия
@E-mail: shchipa@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2023 г.
После доработки 10.10.2023 г.
Принята к публикации 10.10.2023 г.

Мы рассматриваем возможность анализа общего и функционального разнообразия экосистемы, а также однозначной интерпретации полученных результатов на основе опыта своей работы и ранее полученных данных. Оцениваются перспективы использования учетов мелких млекопитающих без изъятия, разделения выборок на оседлую составляющую, позволяющую характеризовать локальные потоки ресурсов, и нерезидентов, зависящих от состояния территории в целом. Дается описание протокола мечения, способов оценки пространственной активности, расчета плотности на единицу площади и полноты выявления видового богатства. Сравниваются оценки, получаемые на основе величины улова на единицу ловчего усилия для неразделенной выборки, плотности оседлых, величины потока нерезидентов. Рассмотрена возможность анализа потока ресурсов в “исторической”, новой и гибридной экосистемах, использование данных для анализа упругости экосистемы и обнаружения точки перелома.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, мечение с повторным отловом, пространственная активность, плотность оседлых, потоки ресурса, упругость экосистемы

DOI: 10.31857/S1026347024020098, EDN: WBZBKW

Первичные данные и характеристики обилия

При использовании мелких млекопитающих в качестве индикационной группы исследователи отмечают отсутствие стандартизации выборок, которая может приводить к различиям в оценках обусловленным различием используемых ловушек, способов отлова, величины ловчего усилия и продолжительностью периода наблюдений (Togre *et al.* 2004, 2016; Pearce, Venier, 2005). Ниже мы остановимся на некоторых принципиальных характеристиках, влияющих на информационную ценность выборок.

Оседлые и нерезиденты. Из-за небольших размеров и высокого уровня метаболизма мелкие млекопитающие чувствительны к характеристикам окружающей среды (Шмидт-Ниельсон, 1987). Для зверьков выгодно хорошее знание территории: распределение на ней убежищ, доступных кормов и т.п. Это возможно при длительном обитании на определенном, постоянно посещаемом

ограниченном пространстве — домашнем участке (Burt, 1943; Fleming, 1979). Технически, обитание особи на домашнем участке характеризуется предсказуемой вероятностью посещения любой точки пространства, принадлежащей участку. Особей, обладающих домашним участком, рассматривают, как “оседлых”. Оседлое население тесно связано с локальными потоками ресурсов и характеризует специфику функционирования конкретной системы.

Не менее важную часть жизненного цикла особи составляет расселение (Lidicker, Stenseth 1992). “Расселением” в узком смысле термина, принято называть перемещение особи от места, где она родилась, до места, где она будет (или может) размножаться (Howard 1960). Расселение определяет генетическое единство и пространственно-генетическое структурирование населения (Peakall *et al.*, 2003; Nichols *et al.*, 2012; Cayuela *et al.*, 2018; Shchipanov *et al.*, 2023), обеспечивает связь между локальными популяциями и возможность

поддержания заселенности пространства (Hanski 1999, Хански 2022; Щипанов, 2023). Расселение включает в себя три стадии: эмиграцию, собственное перемещение, иммиграцию, и рассматривается как эффективное, если имеет генетические последствия (Ronce, 2007). Исходя из этого Ронсе (Ronce, 2007) предлагает ограничить рассмотрение расселения “эффективным расселением”. Однако “неэффективное расселение” имеет не меньшее значение для экологии популяций, влияя на демографию и доступность ресурса (Stenseth, Lidicker, 1992). Помимо расселения в узком смысле термина, особи могут “бродяжничать”, не находя места для оседания или совершать далекие выходы за пределы домашнего участка — “экскурсии” (Lidicker, 1985). Определить характер перемещения за пределами домашнего участка можно на основании многократных наблюдений помеченной особи, но такие наблюдения единичны, и, как правило, случайны (Щипанов и др., 2008а; Щипанов, Ляпина, 2008). Для обозначения животных, находящихся за пределами домашних участков, предложен термин “нерезиденты” (Щипанов, Купцов, 2004), объединяющий особей, не имеющих определенной вероятности повторного обнаружения на месте поимки (Щипанов и др., 2008 а; Щипанов, Ляпина, 2008; Калинин, 2012; Щипанов, 2021). Находясь на незнакомой территории, животные имеют больше шансов стать добычей хищников, и, по-видимому, именно нерезидентная часть популяции составляет основную пищевую ресурс хищников. Кроме того, учитывая роль мелких млекопитающих в распространении микроорганизмов (Dickman 1999; Щипанов и др. 2006), можно говорить о специфическом значении нерезидентов для функционирования экосистем.

Отловы с изъятием и без изъятия. Влияние изучения на объект. В наиболее общем виде можно разделить методы получения первичного материала на отловы с изъятием и без изъятия животных. К первым относятся учеты в “давилки” и “западни”: цилиндры, конуса, ведра и т.п., помещаемые в ловчие канавки, с заборщиками или без них (если в “западнях” не используются специально оборудованные устройства для отлова живых зверьков), во втором случае, это различные варианты мечения с повторным отловом в живоловки. Все способы отлова имеют свою специфику, и улов различается как количественно, так и качественно (Шефтель, 2018).

Большинство наблюдений, в том числе и мониторинговых исследований в 20-м столетии, проводили при отловах с изъятием (Кучерук, 1952, 1963; Карасева, Телицина, 1996; Карасева и др, 2008). Несмотря на то, что современные этические стандарты не отвергают использования методов учета с изъятием (Sikes, 2016), в современных исследованиях предпочтение, все же, отдается способам получения данных с минимальным воздействием на популяции животных, для мелких

млекопитающих — различным методам индивидуального мечения с возвращением животных на место поимки. Использование живоловок рекомендовано в ряде национальных европейских программ по мониторингу (Flowerdew *et al.*, 2004; Torre *et al.*, 2004) и в современных исследованиях в разных странах мира используют различные варианты отлова и мечения в живоловки (напр., Hopkins, Kennedy, 2004; Fontúrbel, 2010; Pinotti *et al.*, 2015; Le Borgne *et al.*, 2018; Torre *et al.*, 2023). В соответствии с современными этическими стандартами грызунов предлагается метить ушными метками, землероек — выстрижением шерсти (Gurnell, Flowerdew 2006; Le Borgne *et al.*, 2018; Torre *et al.*, 2023). Тем не менее, мечение ампутацией фаланг пальцев признается допустимым: рекомендовано использовать собранный материал для генетического анализа (Sikes, 2016). Использование пожизненной метки — ампутации пальцев, в сочетании с переходящей годовой нумерацией, позволяет оценить выживание особей после зимы (напр., Churchfield *et al.*, 1995; Shchipanov *et al.*, 2022), а собранные биоматериалы — пространственно-генетическую структуру (напр., Щипанов и др., 2020; Shchipanov *et al.*, 2023).

Помимо этических соображений, мы хотели бы отметить, что достаточно объемное локальное изъятие животных, необходимое для получения репрезентативной выборки, может повлиять на сам наблюдаемый объект (Калинин, 2019). Ранее было обнаружено, что разные виды мелких млекопитающих проявляют различную способность к восстановлению локальных группировок, опосредованную разным потенциалом расселения (Щипанов, 2002, 2016; Shchipanov, 2019). Для большинства видов мелких млекопитающих специальные исследования по изучению восстановления после депопуляции территории не проводили, однако для ряда таежных видов, также, показаны колебания расселения, не всегда совпадающие с динамикой плотности оседлого населения (Калинин 2012). Всего предложено выделять три группы видов: виды с переменным уровнем расселения, которые разделяются на две подгруппы — виды, изменяющие уровень в ответ на воздействие, и виды, изменяющие его периодически, виды с постоянно низким и постоянно высоким потенциалом расселения (Щипанов, 2002, 2016). У видов с постоянно низким уровнем расселения восстановление локально депопулированных участков идет медленно. Так, например, полуденная песчанка (*Meriones meridianus*) после изъятия на площадях от 0.1 до 1 га восстанавливала исходную плотность 4–8 месяцев (Попов и др., 1989; Шилова, 1993; Shilova, Tchabovsky, 2009). У видов с переменным потенциалом расселения скорость восстановления зависела от фазы популяционного цикла. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus*) на Чукотке в годы с высоким уровнем расселения, успевала

восстанавливаться в процессе изъятия, т.е. в результате вылова ее плотность практически не снижалась. В год с высокой плотностью, но низким уровнем расселения, численность на депопулированном участке не восстановилась в течение всего лета (Щипанов, Касаткин, 1992). Виды, реагирующие на воздействие, изменяют структуру населения. Лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*), например, после локальной депопуляции, вместо стабильного оседлого населения с высокой плотностью и охраняемой общей территорией, образовала поселение с разреженным непостоянным составом, не охраняющим заселенное пространство (Щипанов и др., 1997). Таким образом, изъятие может оказаться катастрофическим для локальной популяции или изменить ее структуру.

С другой стороны, по оценкам В. Н. Большакова с соавт. (1973), при отлове ловчими канавками, результат изъятия чувствуется лишь в небольших, фрагментированных местообитаниях, но в целом, не влияет на оценки структуры и обилия. Но заметим, что в “западни” попадают преимущественно “нерезидентные” (Щипанов и др., 2003; Калинин, 2012), а в давилки и живоловки — и оседлые,

и нерезидентные зверьки (Калинин и др., 2020). В результате, учеты в канавки характеризуют “популяционные процессы, происходящие на большей территории, нежели линии давилок” (Шефтель, 2018). Однако, при отлове в “западни” пропорции смещены в сторону преобладания в улове видов с большей интенсивностью расселения.

С учетом аспектов, обсужденных выше, нам представляется, что мечение в живоловки в наибольшей степени соответствует задачам мониторинга.

Живоловки и их расстановка. Основу для оценки разнообразия представляет выборка, в которой, по возможности полно представлены виды, входящие в исследуемое сообщество. В практике используются ловушки с механизмом, срабатывающим только на взятие приманки — “с крючком”, и ловушки, срабатывающие на посещение — “трапиковые ловушки”. Ловушки первого типа действуют избирательно, в них попадают только те виды, для которых привлекательна приманка. Ловушки второго типа улавливают всех, посещающих их животных. В основном используют две модели трапиковых живоловок: в европейских странах — чаще ловушку Лонгворта (Longworth trap),

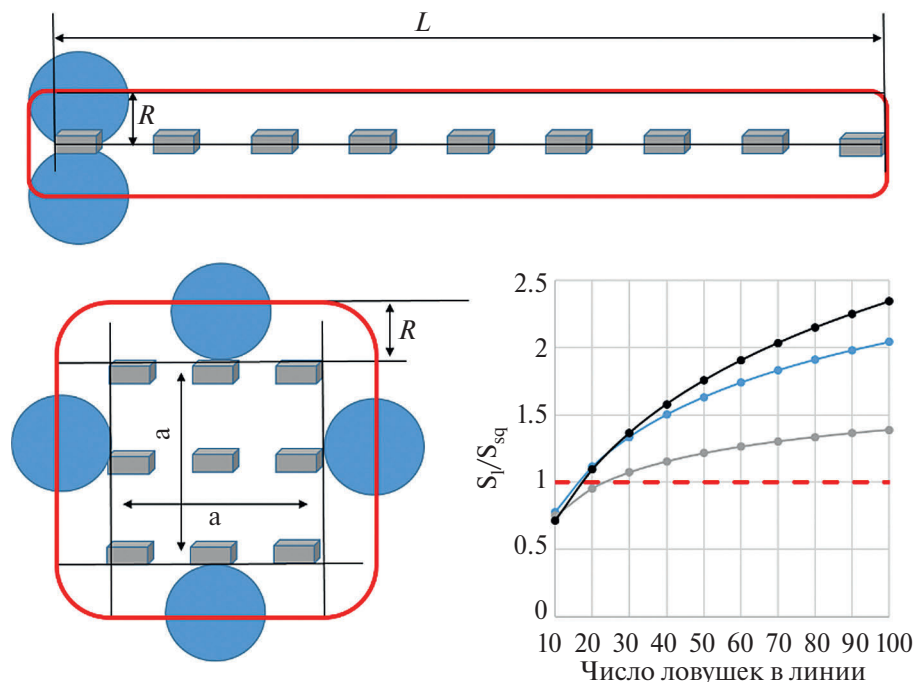


Рис. 1. Изменение соотношения облавливаемых площадей при постановке ловушек площадкой (S_{sq}) и линией (SI). Синие круги — площадь, посещаемая среднестатистической особью, на которой она может быть поймана; красная линия — граница зоны облова. $S_{sq} = (a + 2R)^2$; $SI = 2RL$, где a — дистанция между крайними линиями площадки, R — радиус пространства посещаемого среднестатистической оседлой особью, a L — длина линии. Расчет для расстояния между ловушками 10 м. На графике показано соотношение площадей, облавливаемых линией относительно площадки (SI/S_{sq}), в зависимости от числа ловушек в линии и радиусам посещаемой площади (R) равным 10 м (серая кривая), 20 м (голубая кривая) и 30 м (черная кривая). При равенстве площадей соотношения равны 1 (красный пунктир на графике). Положение кривой выше порога показывает превышение площади, охваченной учетом при постановке ловушек в линию, относительно такого же числа ловушек, поставленных с теми же интервалами площадкой.

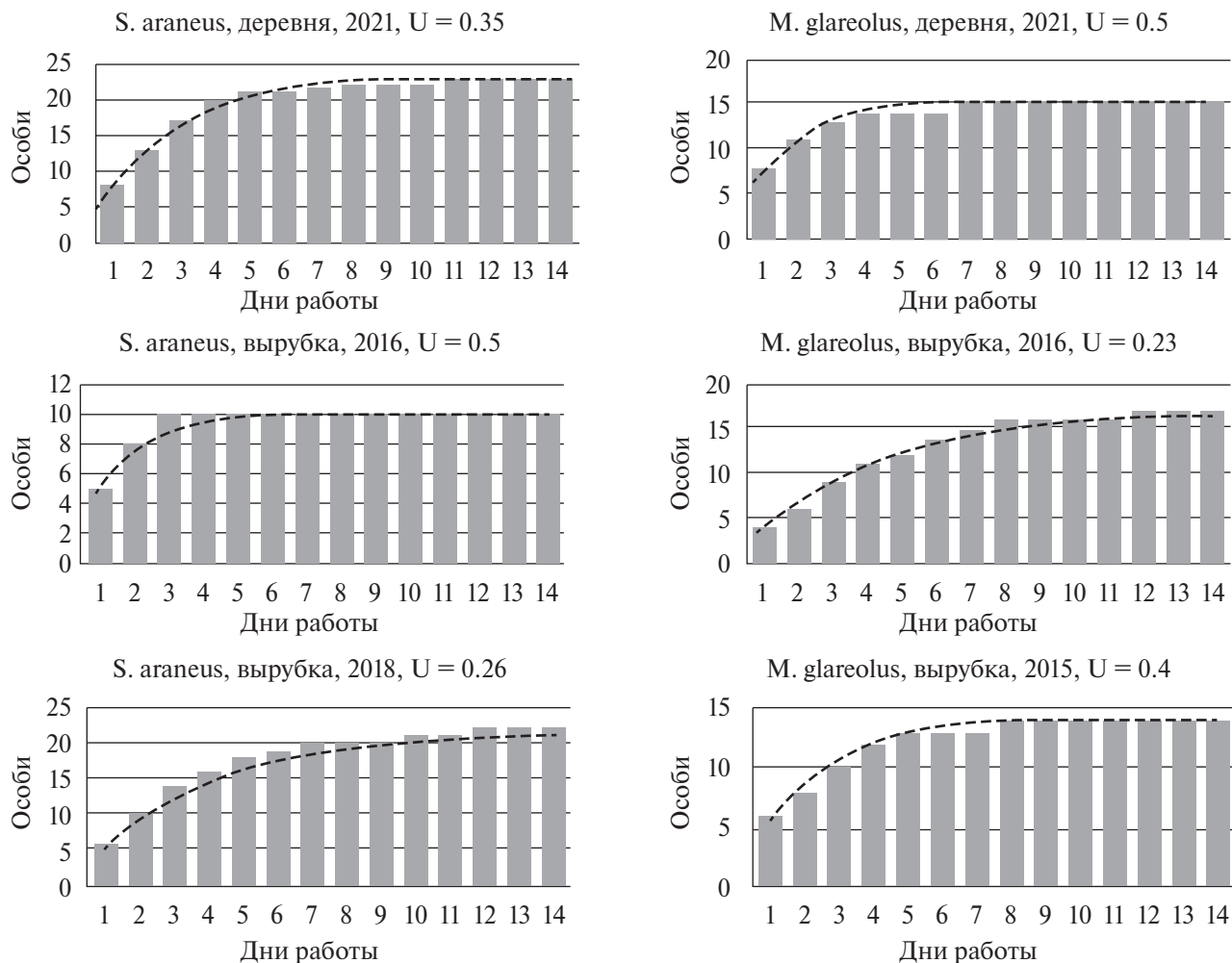


Рис. 2. Накопленное количество оседлых зверьков, помеченных за время наблюдения. Столбики — фактическое, пунктир — ожидаемое для данной улавливаемости (U) количество. Вид, год, место и U подписаны на графиках.

в Новом Свете — ловушку Шермана (Sherman trap) (Torre *et al.*, 2016). Несмотря на то, что и та и другая ловушки срабатывают на посещение, сравнение уловистости ловушек Шермана и ловушек Лонгворта не всегда дает однозначные результаты. Так, Торре с соавторами (Torre *et al.*, 2016) считают их взаимозаменяемыми, а двухлетние исследования, проведенные в луговых местообитаниях южного Висконсина (США), показали, что в разные годы различные группы мелких млекопитающих предпочитали разные типы ловушек (Anthony *et al.*, 2005). Поэтому, иногда используют оба типа ловушек, поставленных одновременно, чередуясь через одну (Pinotti *et al.*, 2015). Мы используем оригинальную ловушку с высокочувствительным трапиком, чертежи которой были неоднократно опубликованы (Щипанов, 1986; Щипанов и др., 2000, 2008б; Shchirpanov *et al.*, 2005). Ловушка может иметь разные габариты, разные фиксаторы закрывшейся дверки и изготовлена из разных материалов, эффективность ее работы определяется лишь

конфигурацией проволочного трапика. Эта ловушка улавливает практически все виды, попадающие в “давилки”, и в “западни” (Щипанов и др., 2008б, 2010; Калинин 2012).

Расстановка живоловок не имеет единого стандарта, в зависимости от задачи исследования их могут выставлять кластерами (Torre *et al.*, 2016, Le Borgne *et al.*, 2018), площадками или линиями (Flowerdew *et al.*, 2004; Hopkins, Kennedy, 2004; Шефтель 2018). С точки зрения оценки структуры сообщества постановка ловушек линейной или площадкой больших различий не имеют. Было показано, что структура видового богатства мелких млекопитающих, полученная на трансектах и на площадках, хорошо, хотя и не всегда (4 из 6 сезонов), коррелирует между собой (Hopkins, Kennedy, 2004). Вместе с тем, при равном ловчем усилии линия достаточной длины охватывает большее пространство и большее число микроместообитаний, пересекая их случайным образом, то есть, дает более репрезентативную выборку (рис. 1).

Характеристики обилия. Для оценки обилия, используют 1) относительную оценку: индекс улова, или уловистость – величину улова на единицу ловчего усилия и 2) абсолютную: плотность – число особей вида, обитающих на единице площади (Карасева и др., 2008). В настоящее время большинство мониторинговых оценок предполагают использование относительного обилия (напр., Cramer, Willig, 2005; Pearce, Venier, 2005; Chao *et al.*, 2009; Le Borgne *et al.*, 2018; Torre *et al.*, 2023). При учете живоловками это рассчитывают, как индекс полного улова (I_{TC}): $I_{TC} = 100 \sum ID / nT$, где ID – индивидуальный номер особи, n – число рабочих дней, T – число ловушек в линии.

При использовании, I_{TC} следует иметь в виду, что индекс зависит от улавливаемости и от продолжительности учета. И при вылове, и при мечении, количество пойманных/помеченных за день животных уменьшается на некоторый постоянный процент – улавливаемость (Leslie, Davis, 1939; Moran 1951; Zippin 1956; Смирнов 1964; Коли 1979). Улов транзитных животных (нерезидентов), колеблется вокруг некоторой постоянной величины (Лукьянов, 1991). В частности, при ловле

с изъятием, экспоненциальное убывание величины улова, позволяет при продолжительном отлове оценивать соотношение величины оседлого и “транзитного” населения (Лукьянов, 1989; 1991; Lukyanov 1994; Lukyanov *et al.*, 1994).

Улавливаемость (U) может быть рассчитана, как средняя доля животных изъятых или помеченных в каждый последующий срок отлова относительно улова в предыдущий срок: $U = \sum (C_{n-1} - C_n) / (t-1)$, где C_{n-1} число пойманных/помеченных особей в предыдущий, C_n – в последующий срок отлова, а t – дни отлова или периоды по несколько дней. При мечении, ожидаемое прибавление новых особей (ΔC_t) составляет: $\Delta C_t = U(C_T - \sum C_{t-n})$, C_T – общее количество живущих в зоне облова особей, а $\sum C_{t-n}$ – количество уже помеченных к дню t особей. По нашим данным, величина U существенно различается у разных видов, в разных местообитаниях и в разные годы (рис. 2).

Как и насколько влияет различие в улавливаемости на I_{TC} ? В наших исследованиях U изменялась от 0.2 до 0.7, а продолжительность сессии отлова составляла 14 дней. Даже при минимальной улавливаемости, $U = 0.2$, за двухнедельный период

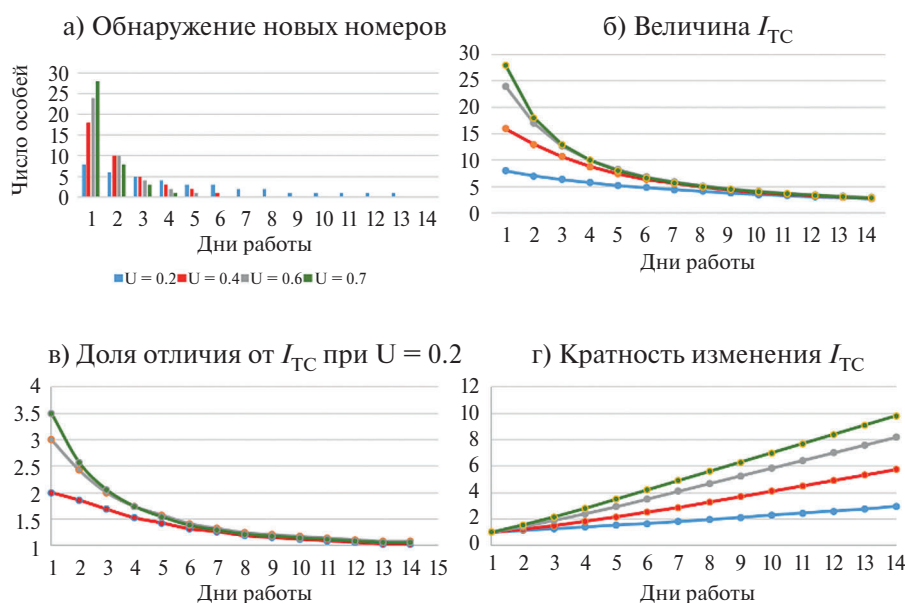


Рис. 3. Изменение оценок обилия на основе общего улова – I_{TC} в зависимости от продолжительности учета и величины коэффициента улавливаемости (U). Симуляция для 40 оседлых особей, живущих в зоне отлова. Синий цвет – $U=0.2$, красный – $U=0.4$, серый – $U=0.6$, зеленый – $U=0.7$.

а – изменение числа вновь помеченных за день, для 40 обитающих в зоне отлова особей. Улов в первый день (C_1) составляет $40U$, улов в последующие дни рассчитан как $C_2 = U(40 - C_1)$, $C_3 = U(40 - C_1 - C_2)$, и т.д.; б – изменение I_{TC} , рассчитанного для разной продолжительности отлова. I_{TC} рассчитан как сумма пойманных к данному дню (x) учета особей, деленных на число рабочих дней t_x : $(C_1 + C_2 + \dots + C_x) / t_x$;

в – изменение кратности различий I_{TCUx} и $I_{TCU0.2}$: $(I_{TCUx} - I_{TCU0.2}) / I_{TCU0.2}$, где $I_{TCU0.2}$ – величина индекса при $U=0.2$, а I_{TCUx} – величина индекса при $U=0.4$ – красная, $U=0.6$ – серая и $U=0.7$ – зеленая кривая;

г – изменение кратности различий I_{TC} при расчете индекса за разные сроки учета. Кратность различий – I_{TCx} / I_{TC1} , где I_{TC1} – величина индекса в первый день, а I_{TCx} на искомый (x) день отлова. Синяя кривая – $U=0.2$, красная – $U=0.4$, серая – $U=0.6$, зеленая – $U=0.7$.

выявляется все оседлое население (рис. 3а). Различия в оценке обилия, уменьшаются с увеличением срока наблюдений и к 14 дню, когда все оседлые особи оказываются перемечены, практически пропадают (рис. 3—б-в). Величина I_{TC} зависит от периода, за который он рассчитан. Причем кратность различий с уловом в первый день, растет с величиной U (рис. 3г), соответственно, при разной улавливаемости учеты за разные сроки дадут различные оценки I_{TC} . Заметим, что при оценке относительного обилия, также возникают искажения, связанные с тем, что животные по-разному относятся к ловушкам и используемой приманке (Шефтель 2018).

Эти искажения нивелируются при использовании в качестве характеристики обилия популяционной плотности оседлых (D_{res}): $D_{res} = N_{res}/ha$, где N_{res} — число оседлых особей на одном гектаре (ha). Оседлыми считаются зверьки, имеющие определенную вероятность повторного обнаружения. Улавливаемость, в том числе и в зависимости от привлекательности приманки, не влияет на количество обнаруженных оседлых особей (подробнее ниже).

Учет нерезидентов представляет специальную методическую задачу. Оценка их абсолютной численности получена в отдельных случаях (Калинин, 2023, Щипанов 2021) и требует дальнейшей разработки. Тем не менее, учитывая, что поток нерезидентов в относительно небольшой период учетных сессий довольно постоянный, мы оцениваем его величину индексом нерезидентности (I_{nr}), как улов нерезидентов на единицу ловчего усилия: $I_{nr} = 100 \sum N_{nr}/nT$, где N_{nr} — число обнаруженных нерезидентов (Калинин 2012). Влияние на оценки, разнообразия на основе I_{TC} мы учитываем с помощью индекса вклада нерезидентов в общий улов (C_{nr}): $C_{nr} = I_{nr}/I_{TC}$.

Протокол отлова, мечение

Одной из важных задач при проведении наблюдений является минимизация усилий, затраченных на получение выборки. Мечение с повторным отловом — трудоемкая методика, любое уменьшение трудозатрат при ее использовании актуально. Мы приводим описание нашего способа сбора данных, который позволяет охватить обследованием относительно большую территорию при снижении уровня трудозатрат, для сбора исходных данных.

Протокол отлова был разработан для землероек-бурозубок (*Sorex*). Он предусматривает использование оригинальной ловушки (см. сообщение 1), в качестве приманки — геркулеса, смоченного нерафинированным подсолнечным маслом, 1.5 часовой интервала между проверками, сокращение числа проверок до 1—2 в сутки (Щипанов и др., 2000). Ловушки располагаются на постоянных местах, настораживаются ежедневно, в утренние или

вечерние часы. После одной или двух последовательных проверок проводится через 1.5 часа после настораживания/предыдущей проверки, ловушки оставляем открытыми (доступными для посещения) в нерабочем положении. В результате животные могут свободно перемещаться более 80% времени суток. При таком режиме проверок, гибель землероек (наиболее чувствительных к отлову зверьков) составляет менее 1%. Помимо прочего сокращенное время экспозиции (работа занимает 3—4.5 часа в сутки) позволяет минимизировать время, затраченное исследователем, на обследование одного местообитания и, благодаря этому, охватывать наблюдением больше местообитаний. Для получения репрезентативной выборки из местообитания, ловушки выставляются линией (не менее 50 ловушек) с интервалом 7.5 м (этот интервал оптимален для оценки участка землероек). Общая длина линии из 50 ловушек составляет 375 м, и линия случайным образом пересекает почти все разнообразие микростанций, свойственных локальному местообитанию. В монотонных местообитаниях используем линию из 100 ловушек длиной 750 м. Было показано, что точность определения плотности оседлого населения и нерезидентной активности зависит от длины линий, при этом линия из 100 ловушек достаточно хорошо характеризует население мелких млекопитающих в масштабах лесного массива (Калинин и др., 2018). При необходимости (ограниченное доступное пространство) ловушки могут быть выставлены площадкой. Сопоставимость данных, полученных на линии и площадке, обсуждается ниже.

Продолжительность сессии отлова составляет 10—14 дней, что позволяет, даже при одной суточной проверке, набрать достаточное число регистраций для репрезентативной характеристики размеров посещаемой оседлой особью территории, даже при низкой улавливаемости. Зверьков метим ампутацией когтевых фаланг, используя переходящую межгодовую нумерацию. Было показано, что такое мечение не влияет на выживание землероек (Shchipanov *et al.*, 2005).

В ходе проверки мы фиксируем пол, возраст, участие в размножении, вес и координату (номера линии и ловушки). Полученные данные вносим в стандартную базу данных (ACCESS), что позволяет быстро формировать выборки для дальнейших расчетов.

Оценка размеров домашнего участка и плотности

Оценка размеров посещаемой оседлыми зверьками территории занимает ключевое положение в определении оседлости и при расчетах количества оседлых особей в выборке. Заметим, что количественные характеристики размеров домашнего участка представляют интерес, как с точки зрения фундаментальных, так и с точки зрения прикладных

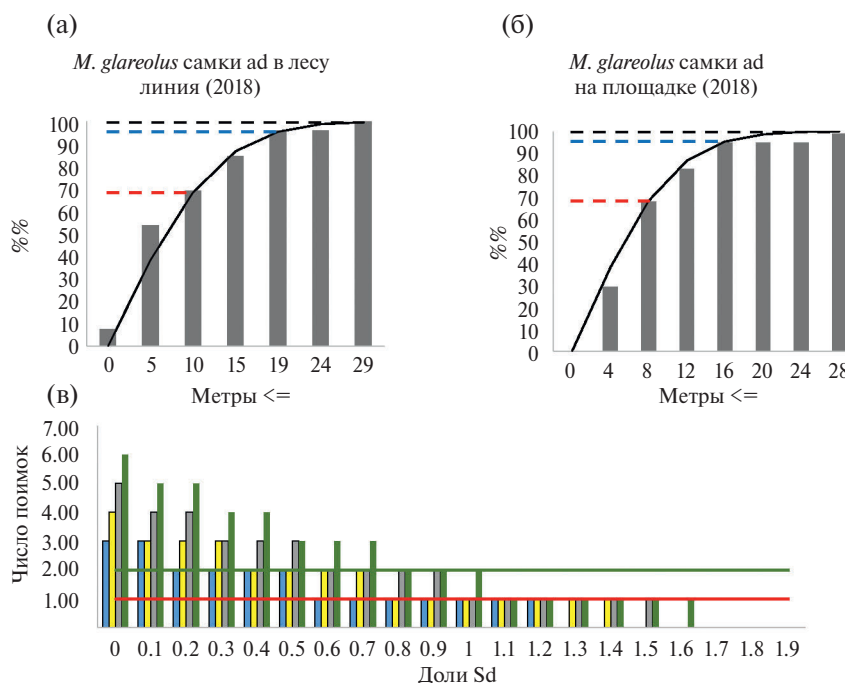


Рис. 4. Пространственная активность оседлых особей.

а, б — доля (%) особей рыжей полевки (*Myodes glareolus*), обнаруженных при удалении от центральной координаты (дистанции в метрах). Черная кривая — ожидаемая вероятность обнаружения при нормальном распределении на дистанции пропорциональной S_d всех отклонений от центральной координаты (на рис. а — $S_d = 9.74$ м, на рис. б $S_d = 8.01$); красный пунктир — S_d , синий — $2S_d$, черный — $3S_d$.

в — Ожидаемое число поймок особи с максимально возможным числом поймок: 3 — синий, 4 — желтый, 5 — серый и 6 — зеленый столбик, при удалении от центральной координаты (дистанции в долях S_d). Красная линия — уровень “радиуса обнаружения — R_d ” (возможна хотя бы одна пойма): у особей с 3 поймами одна пойма возможна до дистанции 1.2 S_d , с 4 — до 1.4 S_d , с 5 — до 1.5 S_d , с 6 — до 1.6 S_d . Зеленая линия — уровень двух поймок (повторные ловы): особи с 3 поймами будут повторно пойманы до дистанции 0.5 S_d , с 4 — до 0.7 S_d , с 5 — до 0.9 S_d , и с 6 — до 1.0 S_d .

аспектов экологии (Fleming et al., 2014, 2015). Размеры участка зависят от метаболизма, поведенческих особенностей и возможностей локомоции, плотности и распределения ресурсов в пространстве (Taitt, 1981; Taitt, Krebs, 1981; Кряжковский, 1988), обилия собственного и конкурирующих видов (Erling et al., 1990; Ostfield, Canham, 1995; Ribble, Stanley, 1998; Kelt, Van Vuren, 2001; Koshev et al., 2005).

Любые оценки размеров участка основаны на данных о распределении координат регистрации особи в пространстве, независимо от того каким способом собраны эти данные, как выражены координаты, и могут быть получены с применением двух групп методов: “геометрических” и “статистических” (Fleming et al., 2015). Из геометрических методов в настоящее время наиболее распространены различные способы оконтуривания квадратов (Карасева и др., 2008) и построение “минимального выпуклого многоугольника” (minimal convex polygon) (Mohr, 1947; Bekoff, Mech, 1984). Эти оценки позволяют сравнивать общий размер используемой площади, однако не учитывают частоту присутствия особи в разных частях участка. При использовании любых вариантов геометрических

оценок возникает проблема с включением крайних точек регистраций особи (Jennrich, Turner, 1969; Schoener, 1981). Из статистических методов наиболее распространен непараметрический “кERNEL” (kernel) — метод, основанный на оценке частоты присутствия особи (Worton, 1989). Этот метод хорошо выявляет локализацию центров активности, но чувствителен к объему используемых данных и может приводить к существенной недооценке площади (Fleming et al., 2014). Предложенная ранее оценка размеров участка, основанная на аппроксимации активности бивариантным нормальным распределением — метод r^2 , средний квадрат отклонений координат всех точек регистрации (Calhoun, Casby, 1958; Jennrich, Turner, 1969; Koepfel et al., 1975), в настоящее время почти не используется. Критика метода связана с тем, что форма одиночного участка далека от круга и не стремится к идеальному кругу. Тем не менее, r^2 удобная метрика, для оценки посещаемого пространства. Было показано, что r^2 хорошо коррелирует с геометрическими и непараметрическими оценками площади домашнего участка (Schoener, 1981; Slade, Swihard, 1983; Swihard, 1992).

Мы используем метрику аналогичную r^2 — среднее квадратичное отклонение дистанций всех особей от центральной координаты (S_d), для определенного вида и демографической группы, в выборке, взятой из одного местообитания. Как показано на рис. 4а, б. распределение частоты встречаемости дистанций от центральной координаты в объединенной выборке всех особей близко к сумме частот нормального распределения на дистанции $\pm kS_d$ от математического ожидания (средней). Соответственно, дистанция, равная S_d охватывает около 68%, $2S_d$ — 95% и $3S_d$ — 99% пространственной активности среднестатистической особи. Ожидаемая частота встречи убывает как $1-f$, где f — вероятность (частота) присутствия, аккумулированная на соответствующем расстоянии от центра. Исходя из максимального количества поимок, можно рассчитать дистанцию (радиус обнаружения — R), на которой особь может быть поймана хотя бы один раз (рис. 4в).

На основе оценки S_d размеров посещаемого оседлой особью пространства — участка обитания предложены способы расчета плотности для данных, полученных на линии (Калинин, 2012;

Щипанов, 2020). Один из вариантов расчета выглядит следующим образом. Проводится сравнение фактического и ожидаемого (для особей с разным ожидаемым максимальным числом поимок на участке, центр которого попадает на линию) распределения частоты попаданий на разной дистанции от центральной координаты (таблица распределений приведена в публикации Щипанова, 2020). По минимальному квадрату суммы различий ожидаемого и фактического числа особей с определенным числом поимок, выбирается наиболее совпадающее распределение (рис. 5). Избыток особей с одной поимкой соответствует количеству нерезидентов (см. рис. 5). Было показано, что динамика числа выявленных таким образом нерезидентов совпадает с динамикой расселения, изученного другими способами (Калинин, 2012; Щипанов, 2021). После вычитания из общего улова числа нерезидентов, получаем число оседлых в зоне облова линии. Заметим, что при таком расчете в число оседлых попадают и особи с единичными поимками.

Площадь зоны облова линии определяется, как $2R_d S_d L$, где R_d — радиус обнаружения (см. рис. 4), а S_d — стандартное отклонение дистанций

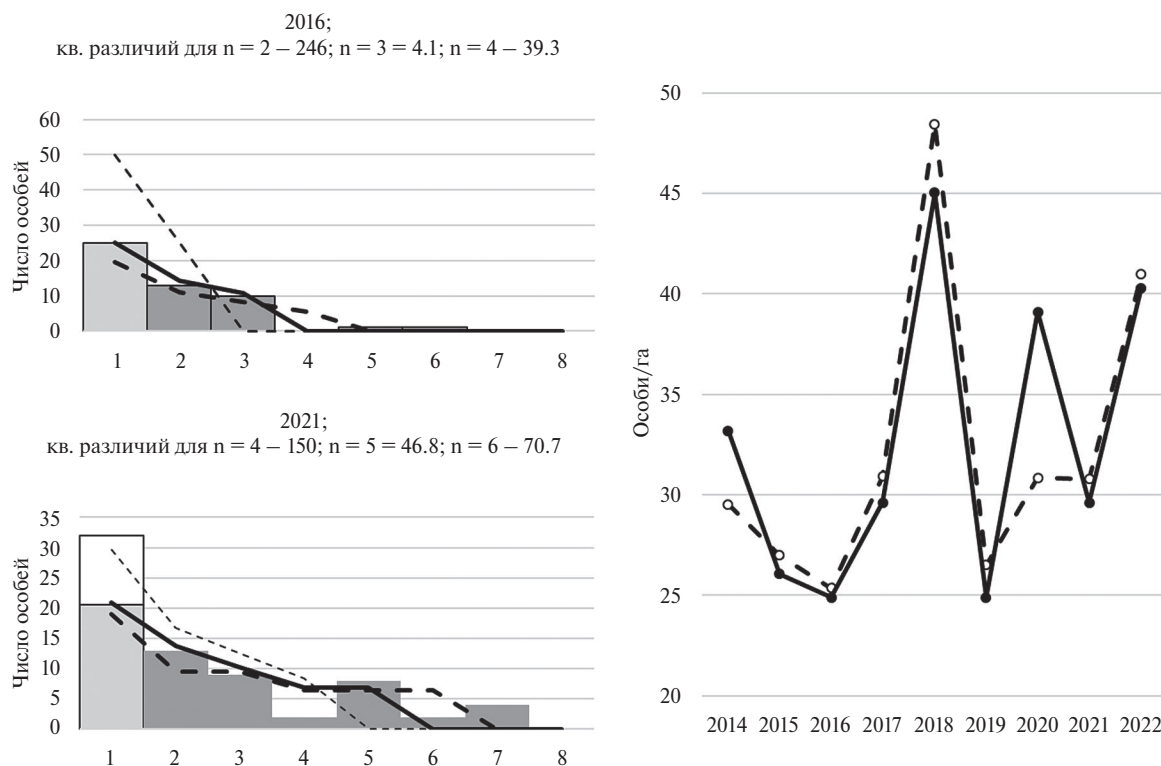


Рис. 5. Пример подгонки распределений для ожидаемого максимального числа поимок (n). Тонкий пунктир — для n минус 1, жирный — для n плюс 1, сплошная — для n с наибольшим совпадением. Серая часть столбиков — оседлые, белая — нерезиденты, темно-серые столбики использованы для расчета суммы квадратов отклонений. Общее число оседлых — сумма величин серых столбиков. Расчет сделан для *S. araneus* на линиях, пересекающих площадку мечения. В 2016 г нерезиденты на линиях не определяются (на площадке — 1), в 2021 на линиях определено 11 нерезидентов (на площадке — 11). На правом графике эмпирическая (сплошная линия) и рассчитанная для пересекающих ее линий (пунктир) плотность на площадке.

от центральной координаты в анализируемой выборке. Для получения такой же оценки плотности на площадке необходимо исключить краевой эффект. Для этого, на основании разброса активности, мы вычисляли дистанцию, на которой сохранялась вероятность поймать особь повторно (см. рис. 4 ниже зеленой линии на гистограмме). В нашем случае расстояние между ловушками превышает эту дистанцию, и достаточно вычесть половину особей, пойманных более одного раза, в ловушки на периметре площадки, так как центр активности равновероятно находится в ее пределах и за ее пределами. При сопоставлении плотностей, рассчитанных обоими способами для площадки и пересекающих ее линий, среднее отклонение расчетных и эмпирических данных составило менее 1% и плотности были хорошо скоррелированы (см. рис. 5).

Видовое богатство и видовое разнообразие

При проведении мониторинговых исследований с использованием индивидуального мечения ловушки целесообразно располагать на постоянных местах, при этом количество обследуемых вариантов местообитаний ограничено. Вместе с тем, мелкие млекопитающие на большей части территории России характеризуются значительными межгодовыми колебаниями обилия, при этом изменяется и спектр заселяемых или просто посещаемых ими биотопов и можно ожидать, что при достаточной длительности наблюдений удастся выявить весь спектр, связанных с местообитанием видов. Показателем полноты выявления является отсутствие обнаружения новых для участка видов продолжительное время, или при увеличении охвата территории (Chao *et al.*, 2009).

Мы попробовали определить за какой период видовое богатство выявляется достаточно полно. Исходными для модели являлось предположение, что 1) вероятность обнаружения пропорциональна частоте встречаемости в улове за весь срок наблюдений ($I_{\text{ТСМ}}$), 2) чем больше число лет наблюдений (число проверок), тем больше вероятность обнаружить вид, причем, 3) начиная наблюдения мы не знаем в какой фазе численности находится популяции изучаемых видов. Используя встроенный в Excel генератор случайных чисел рассчитали ожидаемое количество особей вида (X), которые мы можем поймать в первый год: $X_1 = \text{Rnd } I_{\text{ТСМ}} n_1 T/100$, где Rnd – случайное число от 0 до 1, $I_{\text{ТСМ}}$ – средний индекс полного улова за весь период наблюдений: $\sum ID/\sum n_y$, где n_y – общее число проверок за сессию наблюдений в текущем году, n_1 – число проверок в первый год, а T – число ловушек в изучаемом местообитании, которое в нашем случае постоянно. Считали, что при $X > 0.5$ вид может быть обнаружен. На второй и последующие годы проведен такой же расчет, но уже для суммарного

числа проверок: за два года – $X_2 = \text{Rnd } I_{\text{ТСМ}} (n_1 + n_2) T/100$, и т.д. Эту процедуру проводили для каждого из видов, обнаруженных за все годы наблюдений. Сумма видов, с $X > 0.5$ в каждом последующем году показывает ожидаемое число видов, которое может быть выявлено при реальном $I_{\text{ТСМ}}$. После 100 итераций вычисляли среднее число видов, которое может быть выявлено к определенному году и 95% доверительный интервал. В результате, и ожидаемая и фактическая стабилизация выявляемого видового богатства наблюдалась после седьмого года наблюдений (рис. 6). За исключением особых лет (каждый из которых требует специального пояснения) изменение числа выявляемых видов укладывалось в пределы доверительного интервала для случайного обнаружения видов с такой улавливаемостью (см. рис. 6). Обратим внимание на то, что ежегодно выявляемое фактическое число видов заметно колеблется. Учитывая, что в разные годы в улове проявляются различные редкие виды, можно заключить, что для надежного сравнения выборок, как в пространстве, так и во времени целесообразно использовать для анализа разнообразия многолетние данные.

Интересно, что в условиях монотонной тайги республики Коми, основной вклад в видовое богатство вносят оседлые особи (см. рис. 6). Нерезидентное население здесь представлено теми же видами, что и оседлое, однако, из-за меньшей улавливаемости, выявление видового богатства нерезидентов идет медленнее. В гетерогенной среде, на измененной хозяйственной деятельностью территории, с соседствующими контрастными местообитаниями, напротив, прирост видового богатства определялся нерезидентами, которые заходят из разных, иногда сильно отличающихся местообитаний.

Различие оценок с использованием разных характеристик обилия

Различные характеристики обилия позволяют увидеть разные процессы. Проиллюстрируем это на примере постагрогенной сукцессии в Тверской области. После кризиса 1990-х, посевные площади сильно сократились и на заброшенных пахотных землях прошло быстрое восстановление лесной растительности (Андреева и др., 2021). Нам удалось проследить изменения на одном из бывших полей. В 2006, когда были начаты наблюдения, на бывшем картофельном поле сформировалась луговая растительность с единичным подростом березы, ольхи и ивняков, а к 2022 г. – молодой лес: в древостое представлены березы, молодые сосны с диаметром ствола 10–20 см, и еловый подрост (фото на рис. 7). До 2011 г. в улове значительную часть составляли серые полевки (*Microtus arvalis*, *M. oeconomus*, *M. agrestis*), которые практически исчезли с 2012 г., их место заняла рыжая полевка (*Myodes glareolus*).

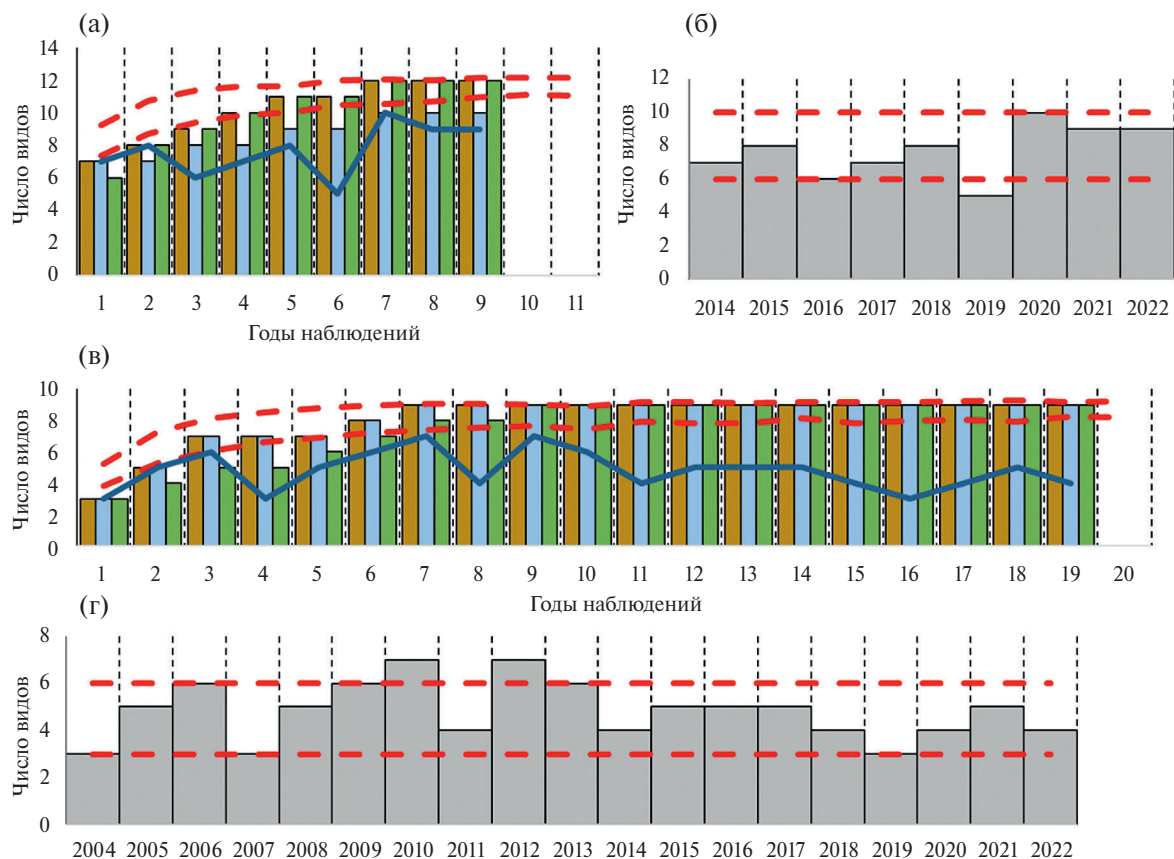


Рис. 6. Накопление видового богатства при длительном наблюдении на постоянном месте (а, в) и межгодовые колебания числа видов в улове (б, г): а, б — заброшенная территория деревни в Тверской области; в, г — северная тайга в верховьях р. Илыч (Коми). Коричневые столбики — в обобщенном улове, синие — в выборке резидентов, зеленые — в выборке нерезидентов. Красный пунктир — границы доверительного интервала для случайного колебания числа видов в улове (пояснения в тексте). Синяя кривая (а, в) — изменение числа ежегодно выявляемых видов. Серые столбики (б, г) — число видов, выявленных в текущем году.

Среди насекомоядных заметно понизилась доля малой бурозубки (*Sorex minutus*), но обыкновенная бурозубка (*S. araneus*) сохранилась в прежней численности (Shchipanov *et al.*, submitted). Таким образом, структура ресурсных потоков изменилась коренным образом (рис. 7а).

Сравним структуру разнообразия до 2011 г. и в последующий период, с использованием разных характеристик обилия, рассмотренных в сообщении 1. В качестве показателя различия мы выбрали индекс несходства Брея-Кёртиса (BC): $BC = 1 - 2C_{ij} / (S_i + S_j)$, где C_{ij} — сумма наименьших показателей обилия общих (встречающихся в обоих выборках) видов, а $S_i + S_j$ — сумма количественных показателей обилия видов в обоих выборках. Нулевая гипотеза предполагает, что матрица межгодовых индексов несходства сообщества в пределах сравниваемых периодов: 2006–2011 и 2012–2022 не отличается от матрицы индексов несходства между любым годом в период 2006–2010 и любым годом в период 2011–2023. Доверительные интервалы получены на основе матрицы межгодовых различий методом “складного ножа” в 100 итерациях.

Несмотря на явные изменения местообитания (см. рис. 7а), достоверных различий между выборками по индексу обилия, рассчитанный для улова в целом (I_{TC}) не выявлено, индекс нерезидентности (I_{nr}) не обнаруживает никаких различий, и только плотность оседлых (D_{res}) указывает на высоко значимые изменения в структуре населения мелких млекопитающих (рис. 7б). Отсутствие значимых различий в общем улове связано с тем, что в данном случае, в выборку вносит довольно большой вклад нерезидентная составляющая, в среднем $C_{nr} = 0.26$, а состав нерезидентов мало зависит от изменений на изучаемом участке (существенных изменений в региональном масштабе не произошло). Однако, если анализировать несходство на основе индекса биомассы, рассчитанного на основе I_{TC} , как сумма произведений I_{TC} вида j на средний вес его особей в выборке (P): $P_j I_{TCj}$, мы увидим значимые изменения. В рассмотренном случае, основную часть нерезидентов составляли относительно легкие бурозубки, поэтому, при оценке различий с использованием индекса биомассы на основе I_{TC} нерезидентное население не влияет на значимость

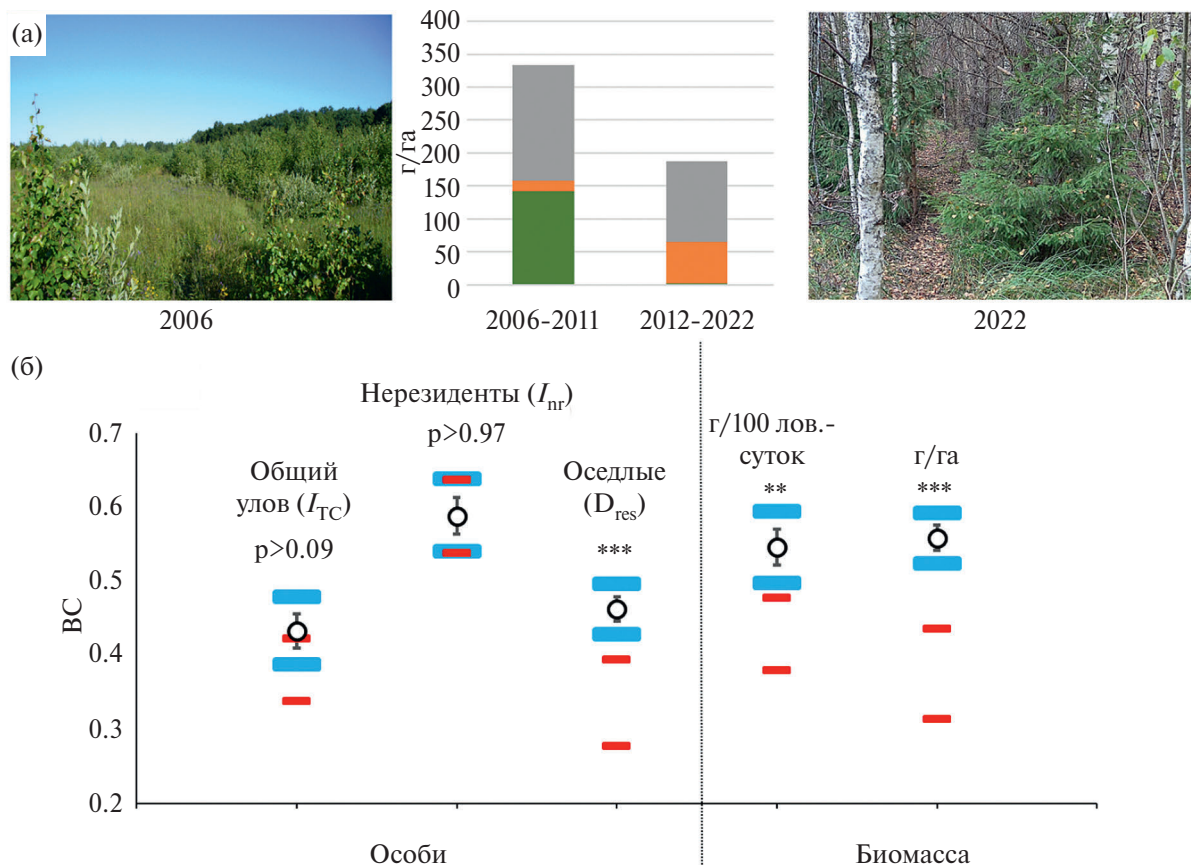


Рис. 7. Изменения в сообществе мелких млекопитающих на зарастающем поле в Тверской области. а — соотношение биомассы видов с различными пищевыми стратегиями: зеленым цветом показаны зеленоядные, рыжим — зерноядные, серым — насекомоядные виды (см. ниже); б — индекс несходства Брея-Кёртиса (BC -индекс) для разных показателей обилия и биомассы; среднее значение $\pm$ SE, красные штрихи — доверительный интервал (95%) для межгодовых колебаний BC -индекса в выборках, полученный методом “складного ножа” (100 итераций) в пределах сравниваемых периодов: 2006–2011 и 2012–2022, синие — доверительный интервал (95%) для межгодовых колебаний BC -индекса между годами в периоды до 2011 и после 2012 (например, 2006 vs. 2012, 2006 vs. 2013, 2006 vs. 2014, ..., 2006 vs. 2023; 2007 vs. 2012, 2007 vs. 2013, 2007 vs. 2014, ..., 2007 vs. 2023, и т.д.).

различий, так же сильно, как при оценке обилия. Однако это частный случай. Если бы нерезидентное население было представлено особями со сравнимой массой тела, мы бы не увидели различий и по индексу биомассы, рассчитанному по I_{TC} . Более надежным показателем функционального состояния локальной экосистемы является оценка биомассы на основе плотности оседлых. Действительно, когда биомасса была рассчитана на основе плотности оседлых, $P_j D_{resj}$, значимость различий, заметно увеличилась (см. рис. 7б).

Итак, значимые изменения в структуре биомассы, рассчитанной на основе плотности локального оседлого населения ($P_j D_{resj}$), указывают на то, что ресурсные потоки в данном местообитании, изменились. В данном случае, индекс биомассы, рассчитанный на основе I_{TC} также выявил различия, но это частный случай, и при изменении, связанном с другими видами, могло бы быть по-другому. При этом, на основе изучения только индекса улова для объединенной выборки (I_{TC}) мы не

обнаруживаем значимых различий в структуре сообщества, хотя различия в структуре оседлого населения (D_{res}) высоко достоверны. Отсутствие изменений в структуре нерезидентного потока (I_{nr}), позволяет предполагать, что в масштабе “ландшафта” существенных изменений не произошло. Мы считаем, что более надежно использовать суммарную биомассу на 1 га, рассчитанную на основе плотности оседлого населения, так как связанные с локальным местообитанием потоки ресурса более корректно отражаются в выборке оседлых зверьков, благополучие которых прямо зависит от качества местообитания. С другой стороны, анализ структуры потока нерезидентов дает нам информацию об изменениях в экосистеме в масштабе “ландшафта”.

Новые и исторические экосистемы

На большей части земной поверхности в исторический период экосистемы в той или иной степени испытывали влияние человека (Kueffer,

Kaiser-Bunbury, 2014). Наряду с воздействиями на природные экосистемы, с целью их эксплуатации (охота, получение древесины и т.п.), человек осуществлял трансформацию природных ландшафтов, необходимых для удовлетворения его хозяйственных потребностей. При этом возникали экосистемы, не свойственные местности ранее, а исторические экосистемы подвергались постоянному прессу деятельности человека (Jackson, Hobbs, 2009). В результате можно говорить об условно “исторических”, полностью измененных — “новых”, и “гибридных” экосистемах, сочетающих в себе свойства “исторических” и “новых” экосистем (Hobbs, *et al.*, 2009; Маркова и др., 2008).

Можно проиллюстрировать возможности оценки различий на примере наших долгосрочных наблюдений на юго-востоке Тверской области. В лесной зоне Центральной России в качестве “исторических” экосистем, логично рассматривать разные варианты леса. Бореальные леса — молодые экосистемы, которые начали формироваться после отступления ледника 12–8 тыс. лет назад (Маркова и др., 2008). Биологическое разнообразие на этой территории формировалось за счет встречного заселения видами из рефугиумов Восточной и Западной Палеарктики. В частности, в лесах Тверской области, фауна мелких млекопитающих представлена в основном восточно- и западно-палеарктическими

бореальными лесными видами с примесью немногочисленных представителей неморальных лесных и лесостепных видов на нарушенных участках (Емельянова, Сидорова, 2014). Из ожидаемой в бореальных лесах фауны на нашей территории отсутствует красная полевка (*Myodes rutilus*), но мы находимся на юго-западном краю ареала этого вида. Лесные мыши *Sylvemus uralensis* and *S. flavicolis*, характерные для сильно нарушенных, осветленных участков, в наших лесах (фото на рис. 8) встречаются единично (Щипанов и др. 2010). Довольно полно представлены землеройки, отмечено обитание четырех видов: обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*S. caecutiens*), малой (*S. minutus*) и равнозубой (*S. isodon*) бурозубок (Shchipanov *et al.*, 2005).

Экосистему можно считать новой, если потоки ресурса (функциональная структура) в ней кардинально изменены (Hobbs *et al.*, 2009, 2013, 2014), в частности, за счет “неслучайной элиминации видов” (Mori *et al.*, 2017). Зброшенны пастбища можно рассматривать как пример “новой” экосистемы, возникшей вследствие такой “неслучайной элиминации”. Для выпаса домашнего скота обширные (порядка 10 га) пространства были расчищены (элиминирована исходная древесная растительность) и скот здесь выпасался многие десятилетия и даже столетия. За время выпаса сформировались открытые пространства с плотной

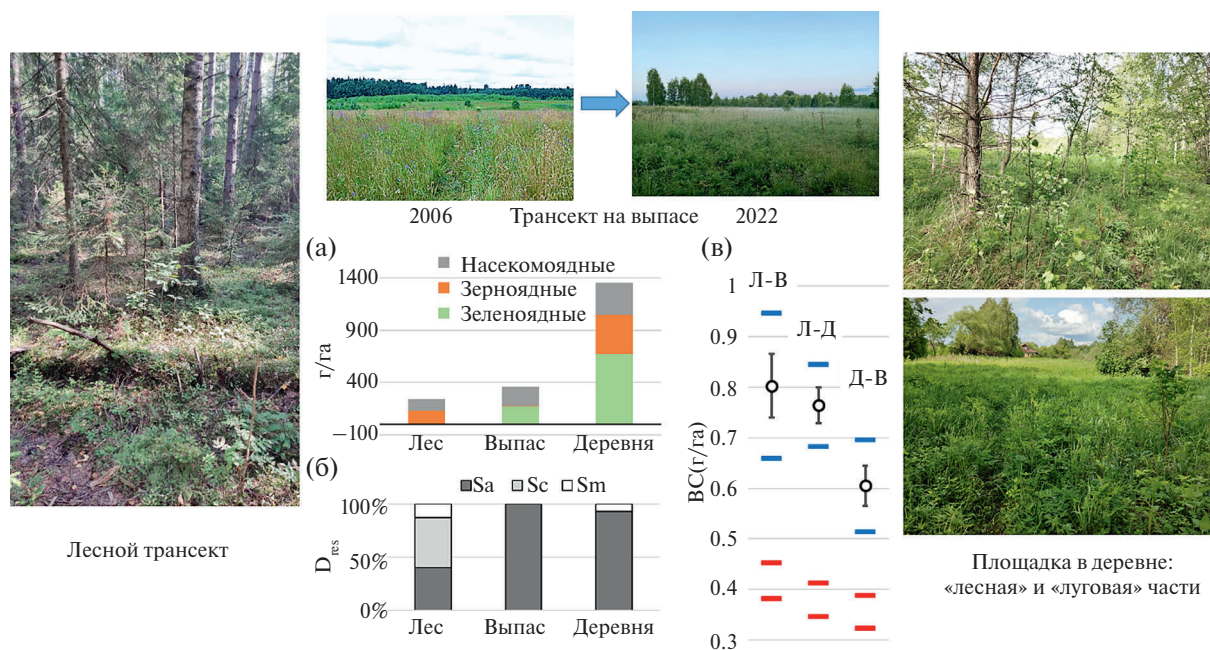


Рис. 8. Ресурсные потоки в “исторической” (лес), “новой” (зброшенный выпас) и “гибридно” (зброшенная территория деревни) экосистемах: а — общая характеристика структуры потоков ресурса, оцененная по биомассе оседлых особей с разной трофической стратегией; б — структура разнообразия оседлого населения землероек: Sa — *S. araneus*, Sc — *S. caecutiens*, Sm — *S. minutus*; в — попарное сравнение структуры ресурсных потоков в разных экосистемах на основе биомассы оседлого населения (BC — несходство Брея-Кёртиса): среднее, усы — SE, синие штрихи — CI межгодовых колебаний BC — индекса при попарном сравнении выборок (100 итераций), красные штрихи CI для ожидаемого отсутствия различий (межгодовые колебания BC внутри выборок, 100 итераций).

дерновиной из местных злаков. Такие участки не зарастают лесом, по крайней мере, в течение десятилетий. За 17 лет наших наблюдений на заброшенном выпасе изменения были связаны только с ростом отдельных берез (фото на рис. 8). Мелкие млекопитающие представлены убиквидами — обыкновенной (*S. araneus*), и малой (*S. minutus*) бурозубками, и интразональными серыми полевками *Microtus oeconomus*, *M. agrestis*, *M. arvalis* (редко).

“Гибридные” экосистемы не имеют четкого определения и, часто рассматриваются вместе с “новыми” (Mori *et al.*, 2017). Тем не менее, эти системы удобно выделять, так как в них сочетаются потоки ресурсов, возникшие в “новых” и сложившиеся в “исторических” экосистемах (Hobbs *et al.*, 2014). Можно ожидать, что именно в “гибридных” экосистемах будет наблюдаться наибольшая продуктивность и наибольшее разнообразие. На территории заброшенных в 1990-х годах деревенских приусадебных участков (в нашем районе это около 3% территории) сформировались своеобразные местообитания, сочетающие свойства лесных (исторических) и пастбищных (новых) экосистем. На местах бывших строений и огородов выросла молодая древесная растительность (ольха, береза, единичные сосны и ели), обильно — рудеральная флора, возникли пятна разнотравных и злаковых лугов (фото на рис. 8). Мы склонны квалифицировать эту систему как “гибридную”, так как она сформировалась за счет сочетания элементов “исторической” и “новой” экосистем.

Для того, чтобы оценить основные потоки ресурса, мы классифицировали виды по основным пищевым стратегиям. Полевки рода *Microtus* основную часть диеты которых составляют вегетативные части растений (Hansson, Larsson, 1978; Wiczorek *et al.*, 2015), считали “зеленоядными”. Несмотря на то, что диета рыжей полевки разнообразна, в питание вида, помимо семян, входят разнообразные плоды и вегетативные части растений (Hansson, 1985), ее считали “зерноядной”, так как для этого вида критически важны семена деревьев (Abt, Bock, 1998). Основу питания землероек-бурозубок составляют беспозвоночные более полутора десятка различных таксонов: насекомые, паукообразные, многоножки, моллюски, дождевые черви (Ивантер и др., 1973; Churchfield, 1990, 1994; Churchfield *et al.*, 1997; Ивантер, Макаров, 2001; Бобрецов, 2004). Основу питания большинства видов (частота встречаемости в желудках более 90%) составляют личинки, куколки и имаго насекомых. Исходя из этого, землероек, по выражению С. Чёрчфильда (Churchfield, 1990) “прожорливых хищников беспозвоночных” мы обозначили как “насекомоядных”.

На рис. 8а показаны ресурсные потоки в трех сравниваемых местообитаниях. В лесу — “исторической” экосистеме, поток, связанный с потребителями вегетативных частей наземных растений,

отсутствует, а поток, связанный с “насекомоядными” видами, диверсифицирован (рис. 8б) В “новой” экосистеме появляется мощный поток ресурса для “зеленоядных” видов, но полностью исчезает поток, связанный с потребителями древесных семян, а ресурсный поток “насекомоядных” целиком занят единственным видом — обыкновенной бурозубкой. На заброшенной территории деревни — в “гибридной” экосистеме представлены все три потока, причем с заметно большей мощностью. Последнее, по-видимому, объясняется более высоким качеством почвы, которая ранее культивировалась. Вместе с тем, поток ресурсов для “насекомоядных” слабо структурирован: основная часть его занята обыкновенной бурозубкой, на территории присутствует малая, но полностью отсутствует средняя бурозубка. Структура ресурсных потоков, оцененная с учетом видового разнообразия (ВС индекс для биомассы), во всех местообитаниях высокодостоверно ($p < 0.0001$) различается (рис. 8 в).

Наиболее интересна структура ресурсных потоков у насекомоядных. Рассмотрим подробнее эту группу мелких млекопитающих. Несмотря на то, что пищевые ниши разных видов бурозубок широко перекрываются, размеры предпочитаемых жертв связаны с размерами землероек (Kirkland, 1991; Churchfield, 1994; Churchfield, Sheftel, 1994). У бурозубок известен самый высокий среди наземных млекопитающих уровень метаболизма (Taylor, 1998; Ochosińska, Taylor, 2005) и они должны постоянно питаться, причем количество потребляемого корма примерно равно массе их тела (Churchfield, 1990). Время голодания не превышает нескольких часов (Gębskiński, 1971; Hanski, 1994). Землеройки не специализируются на определенных видах жертв, но чувствительны к их дефициту. С учетом того, что доминирующие виды беспозвоночных быстро сменяются в течение летнего сезона, а землеройки могут существовать только в условиях изобилия кормов, можно заключить, что бурозубки тесно связаны с локальным разнообразием беспозвоночных животных. Таким образом, благополучие землероек в общем виде свидетельствует о состоянии разнообразия беспозвоночных, связанных с местообитанием. Более мелкие виды бурозубок, находятся в большей зоне риска (Hanski, 1994). Соответственно, присутствие разных видов может характеризовать несколько разные ресурсные потоки. Наиболее выгодное положение занимает обыкновенная бурозубка, которая может переключаться на доминирующие виды жертв в самом широком размерном диапазоне (Hanski, 1994). Средняя бурозубка, связана с лесными беспозвоночными. Этот вид предложено рассматривать, как индикатор благополучия бореальных лесов Тверской области (Викторов, Истомин, 2002; Истомин, 2014). Малая бурозубка находится в наибольшей зоне риска, и, как и для других маленьких видов бурозубок И. Хански (Hanski, 1994) предполагает,

что ее устойчивость связана с широким и интенсивным расселением.

В лесу, сообщество землероек наиболее сбалансированно: причем средняя бурозубка доминирует, составляя 47% среди оседлых землероек. Это позволяет предполагать благополучие лесной экосистемы. На заброшенный выпас выходит только обыкновенная бурозубка, что может свидетельствовать об уменьшении разнообразия беспозвоночных животных и исчезновение устойчивых ресурсных потоков. Учитывая способность обыкновенной бурозубки переключаться на доминирующие виды жертв разных размерных групп (Hanski, 1994), можно предполагать, что при обеднении разнообразия беспозвоночных, у землероек усиливается фактор межвидовой конкуренции. В частности, известно, что в обедненных горных местообитаниях пищевые ниши обыкновенной и малой бурозубок полностью перекрываются (Klenovšek *et al.*, 2013). Малая бурозубка, как самый чувствительный к доступным кормам вид, удерживается в среде благодаря способности к быстрой колонизации эпизодически пригодных местообитаний. Этот вид, как оседлый, постоянно присутствует в лесу, на бывшем выпасе отмечены только нереидентные зверьки, а на заброшенной территории деревни малая бурозубка появляется в небольшом количестве. Таким образом, можно предполагать, что только в “исторической” экосистеме разнообразие беспозвоночных животных достаточно для обеспечения ресурсных потоков бурозубок всех трех размерных категорий.

В этой статье мы ограничились лишь самым поверхностным сравнением, наблюдаемых местообитаний, так как детальный анализ представляет объемную самостоятельную работу.

Упругость экосистемы, точка перелома

Как мы отмечали выше (сообщение 1), способность системы сохранять основные функции — ее упругость, или сопротивляемость, определяется реакциями составляющих систему видов и включает три уровня: реакции особей, реакции популяций и реакцию самой системы (Falk, 2017; Falk *et al.*, 2019; 2022).

Несмотря на кажущуюся нам значимость внешнего фактора, виды могут оказаться нечувствительными к нему, популяционная система позволяет виду быстро компенсировать воздействие, или воздействие вызывает значимые изменения популяционной структуры, приводящие к реорганизации экосистемы. Триггером резкого изменения состояния экосистемы может, в частности, являться погодная аномалия — “климатический эпизод” (Ruthrof *et al.* 2018, Falk *et al.*, 2022). Вместе с тем, эффект климатического воздействия может различаться у разных видов и по-разному проявляться в разных экосистемах (Ims *et al.*, 2008). Разные

виды могут быть по-разному восприимчивы к действию внешнего фактора и существенно различаются по популяционным возможностям восстановления (Щипанов, 2002; Shchipanov, 2019).

Различные реакции видов можно проиллюстрировать на примере популяций рыжей полевки, полевки-экономки и обыкновенной бурозубки в ответ на катастрофическую засуху. В 2010 г. на европейской территории России сочетание значительного снижения осадков и высоких температур (до 39°C) вызвали самую большую за последние 100 лет засуху, сопровождавшуюся последующим снижением уровня грунтовых вод в течение нескольких последующих лет (Сидоренков, Сумерова, 2011). Рыжая полевка появилась на зарастающем лесом поле в 2009 г и с этого времени продолжает циклически увеличивать свою численность без заметных изменений траектории (рис. 9а). Обыкновенная бурозубка в 2010 г. попадает в глубокую депрессию, но уже на следующий год популяция восстанавливается и возвращается к прежнему режиму функционирования (рис. 9б). Полевка экономка после 2010 года пытается восстановить численность, но с 2011 г., на всей наблюдаемой территории, последовательно снижает обилие, о чем можно судить по направленному движению аттрактора (рис. 9в). На зарастающем поле этот вид исчез после 2011 г.

Изменение структуры местообитания (см. фото на рис. 7) и потоков ресурсов на зарастающем поле (9 г) по времени совпадают с изменением популяционного режима полевки-экономки на территории в целом. Менялось ли сообщество в зарастающем лесу постепенно, или можно обнаружить точку перелома? Мы оценили различия (*BC* — индекс) между сообществами, в каждом текущем году с сообществами, наблюдаемыми во все остальные годы: 2006 с 2007, 2008, ... 2023; 2007 с 2008, 2009, ..., 2023, и т.д. В результате, различия в матрице сообществ, наблюдавшихся до 2010 г. (2006–2010) с сообществами в период 2006–2010 оказались меньше, чем с сообществами, наблюдавшимися в период с 2011 по 2022 гг. Различия в матрице сообществ, наблюдавшихся с 2011 г. (2012–2023), напротив, меньше с сообществами в период 2012–2022. Сообщество в 2011 году, сильно отличается и от сообществ до 2010, и от сообществ после 2011 г (рис. 9 д, е). Таким образом, 2011 г. можно считать точкой перелома. Для оценки значимости изменений мы сравнили *BC* в матрице сообществ до 2010 г. (2006–2010) и в период 2012–2022 годы. То же самое сравнение провели и для матрицы *BC*-индексов сообществ после 2011 г. (2012–2022) с матрицей в периоды 2006–2010 годы. Различия *BC* индексов в обоих случаях оказались высокодостоверны ($p < 0.0001$). Таким образом, мы можем говорить о значимом изменении ресурсных потоков в экосистеме, резко произошедших в 2011 г. Триггером этого изменения

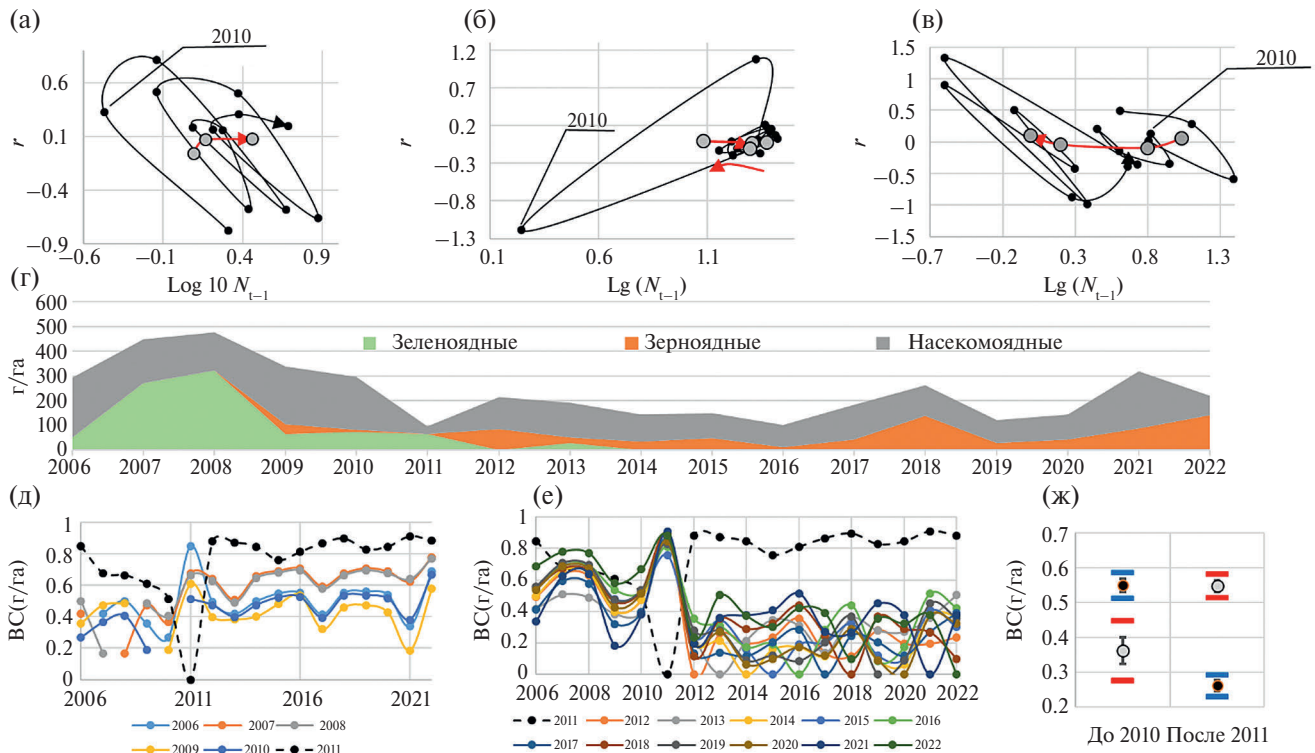


Рис. 9. Изменения в динамике видов и структуре сообщества на зарастающем лесом поле.

а, б, в-траектории популяционной динамики *M. glareolus* (а); *S. araneus* (б); *M. oeconomus* (в) в районе работ в целом. r – прирост популяции, рассчитанный как $\log_{10} (N_t/N_{t-1})$, где N_t плотность популяции в год t , а N_{t-1} – плотность популяции в предыдущем году; $г$ – структура основных потоков ресурсов, оцененная по биомассе оседлых особей с разной трофической стратегией на зарастающем поле; д, е – несходство сообществ на зарастающем поле, оцененное по биомассе оседлого населения (BC – несходство Брея-Кёртиса). Сообщества в период 2006–2011 (д) и в период 2011–2022 (е) с сообществами в другие годы; ж – средний уровень колебаний BC -индекса (усы – SE) в матрице сообществ 2006–2010 гг. (серый маркер, красные штрихи – границы 95% доверительного интервала) и сообществ 2012–2024 гг. (черный маркер, синие штрихи) с сообществами до 2010 и после 2011 г. Доверительный интервал получен в 100 итерациях методом “складного ножа”.

явилось “климатическое событие” 2010 г., которое вызвало смену режима популяции полевки-экономки. Важно подчеркнуть, что этот вид больше связан с другими местообитаниями. Таким образом, реорганизация сообщества на зарастающем поле была вызвана изменениями в популяционном режиме вида, в основном, обитающем за пределами рассматриваемого местообитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы переживаем период расцвета краткосрочных грантов, а долгосрочные исследовательские программы, при этом, остаются в тени. В частности, редки публикации о долгосрочных изменениях в состоянии наземных экосистем, основанные на анализе популяционных структур, входящих в них видов. Вместе с тем, как мы постарались показать в первом сообщении, ясное понимание состояния и динамики экосистем, оценка их реакции на управляющее или непреднамеренное

воздействие является основой для выработки решений по сохранению/созданию благоприятной среды обитания человека. В настоящее время в мире интенсивно разрабатывается теоретическая основа мониторинговых исследований. Однако публикации, посвященные оценкам устойчивости и динамики экосистем, в основном представлены теоретическими разработками. Эмпирические данные представлены краткосрочными оценками видового разнообразия богатых видами таксонов легко доступных для наблюдения. Исследования, основанные на долгосрочных наблюдениях динамики обилия и структуры популяций, являются единичными. Вместе с тем, в последнее время все большее внимание уделяется оценке функциональной значимости изменений разнообразия, и, с этой точки зрения привлекательны, довольно скромные по видовому богатству, сообщества мелких млекопитающих. Преимуществом этих животных является относительно короткий жизненный цикл и сравнительно небольшая площадь участка обитания особи, что

определяет их реактивность и тесную связь с конкретным местообитанием. При использовании методов индивидуального мечения может быть получена информация, позволяющая отдельно оценивать потоки ресурсов, связанных с локальным участком (оседлое население) и зависящие от состояния популяции в целом (нерезиденты). С учетом того, что питание многих видов довольно полно изучено, на основе оценок изменения биомассы, возможна обоснованная интерпретация изменений в структуре потоков трофических ресурсов — функциональном состоянии экосистемы. В данном сообщении мы попытались показать, что долгосрочные наблюдения за сообществом мелких млекопитающих с помощью индивидуального мечения дают возможность анализировать основные актуальные, теоретически разработанные, аспекты оценки динамики экосистем, рассмотренные нами в первом сообщении.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118042490060-1

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Е. А., Зуева Л. В., Богданова Л. А. Проблемы экологии и природопользования постагрогенные леса в ландшафтах Тверской области // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики: Материалы XVIII Международной научно-практической конференции. Тольятти, 23–24 апреля 2021 года. — Тольятти: Волжский ун-в. им. В. Н. Татищева, 2021. Т. 2. С. 228–231.
- Бобрецов А. В. Обыкновенная бурозубка // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми Книж. Изд-во, 2004. С. 46–64.
- Большаков В. Н., Бойков В. Н., Бойкова Ф. И., Гашиев Н. С., Евдокимов Н. Г., Шарова Л. П. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов // Экология. 1973. № 6. С. 57–65.
- Викторов Л. В., Истомин А. В. Млекопитающие — Mammalia // Красная Книга Тверской области. Тверь, 2002. С. 154–161.
- Емельянова А. А., Сидорова О. В. Сравнительная характеристика видового состава мелких млекопитающих естественных и антропогенно изменённых биотопов Дарвинского и Центрально-Лесного заповедников в период 2005–2009 гг. // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология, 2014. № 2. С. 48–62.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Лобкова М. П. Питание бурозубок в Карелии // Труды гос. Заповедника “Кивач”. Петрозаводск, 1973. Т. 2. С. 148–163.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: Петр.ГУ., 2001. 272 с.
- Истомин А. В. Сообщества мелких млекопитающих в биоиндикации экосистем Центрально-Лесного заповедника // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Государственный природный заповедник “Полистовский”, 2014. С. 215–222.
- Калинин А. А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 6. С. 759–768.
- Калинин А. А. Плотность оседлого и нерезидентного населения мелких лесных млекопитающих // Зоол. журн. 2023. Т. 102. № 1. С. 106–114. doi: 10.31857/S0044513422120054
- Калинин А. А. Последствия учетов мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 2019. № 3. С. 211–216. doi: 10.1134/S0367059719030053
- Калинин А. А., Куприянова И. Ф., Александров Д. Ю. Вклад плотности оседлого населения и нерезидентной активности мелких млекопитающих в результаты учетов методом безвозвратного изъятия // Сиб. экол. журн. 2020. № 2. С. 233–242. doi: 10.15372/SEJ20200209
- Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Купцов А. В., Александров Д. Ю., Демидова Т. Б. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 4. С. 474–485. doi: 10.7868/S0044513418040098
- Карасева Е. В., А. Ю. Телицына. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Кряжмский Ф. В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 5–33.
- Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР, 1952. С. 9–46.
- Кучерук В. В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: АН СССР, 1963. С. 159–184.
- Лукьянов О. А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. № 6. С. 36–47.
- Лукьянов О. А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в односторонние ловушки // Экология. 1989. № 2. С. 32–41.
- Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т., Бохнке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н.,

- Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: КМК, 2008. 556 с.
- Попов С. В., Чабовский А. В., Шилова С. А., Щипанов Н. А. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экол. Грызунов. М.: МГУ, 1989. Т. 17. С 5–58.
- Сидоренков Н. С., Сумерова К. А. Причины аномально жаркого лета 2010 года на европейской территории России // Тр. Гидрометцентра России. 2011. № 346. С. 191–205.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. // Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1964. Т. 39. 88 с.
- Хански И. Ускользящий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. Litres, 2022. 344 с.
- Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Rus. J. of Ecosyst. Ecol. 2018. Т. 3. № 3. С. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4
- Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Шмидт-Ниельсон К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Щипанов Н. А. Определение популяционной плотности мелких млекопитающих путем мечения на линиях живоловок // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 9. С. 1062–1076. doi: 10.31857/S0044513420090159
- Щипанов Н. А. К экологии малой белозубки (*Crociodura suaveolens*) // Зоол. журн. 1986. Т. 66. № 7. С. 1051–1060.
- Щипанов Н. А. Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*) // Зоол. журн. 2021. Т. 100. № 8. С. 938–946. doi: 10.31857/S0044513421080110
- Щипанов Н. А. Расселение обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* L. мечта и “несчастливая случайность” // Экология. 2023. № 2. С. 121–131. <https://doi.org/10.31857/S0367059723020117>
- Щипанов Н. А. Функциональная организация популяции-возможный подход к изучению популяционной устойчивости: прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н. А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие // Аспекты биоразнообразия: сб. тр. Зоол. муз. МГУ. М.: КМК, 2016. Т. 54. С. 478–513.
- Щипанов Н. А., Александров Д. Ю., Александрова А. В. Распространение спор микроскопических грибов мелкими млекопитающими // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 1. С. 101–113.
- Щипанов Н. А., Артамонов А. В., Титов С. В., Павлова С. В. Пространственно-генетическое структурирование популяции у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia): изменчивость микросателлитных маркеров // Генетика. 2020. Т. 56. № 8. С. 922–932. doi: 10.31857/S0016675820080135
- Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н. А., Касаткин М. В. Разногодичные изменения пространственной структуры популяции полевки-экономки в зоне тундры // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. № 4. С. 14–27.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи совр. биол. 2004. Т. 124. № 1. С. 28–43.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В., Демидова Т. Б., Калинин А. А., Александров Д. Ю., Павлова С. В. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. 2008а. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В., Калинин А. А., Демидова Т. Б., Олейниченко В. Ю., Ляпина М. Г., Александров Д. Ю., Распопова А. А., Павлова С. В., Тумасьян Ф. А. Мелкие млекопитающие юго-востока Тверской области. Сообщение 1. Фауна и биотопическое распределение // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 17. № 5. С. 799–806.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Щипанов Н. А., Литвинов Ю. Н., Шефтель Б. И. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сиб. экол. журн. 2008б. Т. 15. № 5. С. 783–791.
- Щипанов Н. А., Ляпина М. Г. Участок и проявление нерезидентности рыжими полевками (*Clethrionomys glareolus*), интерпретация данных мечения на линиях живоловок // Экология. 2008. № 5. С. 379–384.
- Щипанов Н. А., Шилова С. А., Смирин Ю. М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи совр. биол. 1997. Т. 117. № 5. С. 624–639.
- Abt K. F., Bock W. F. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriol. 1998. V. 43. № 4. P. 379–389.
- Anthony N. M., Ribic C. A., Bautz R., Garland Jr, T. Comparative effectiveness of Longworth and Sherman live traps // Wildlife Society Bull. 2005. V. 33. № 3. P. 1018–1026.

- [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2005\)33\[1018:CEOLAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[1018:CEOLAS]2.0.CO;2)
- Bekoff M., Mech L. D. Simulation analyses of space use: home range estimates, variability, and sample size // Behavior Research Methods, Instruments, and Computers. 1984. V. 16. P. 32–37.
<https://doi.org/10.3758/BF03201046>
- Burt W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. 1943. V. 24. № 3. P. 346–352.
<https://doi.org/10.2307/1374834>
- Calhoun J. B., Casby J. U. Calculation of home range and density of small mammals // Public Health Monograph. 1958. V. 55. P. 1–24.
- Cayuela H., Rougemont Q., Prunier J. G., Moore J. S., Clobert J., Besnard A., Bernatchez L. Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: A methodological review // Molecular ecol. 2018. V. 27. № 20. P. 3976–4010.
<https://doi.org/10.1111/mec.14848>
- Chao A., Colwell R. K., Lin C. W., Gotelli N. J. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators // Ecology. 2009. V. 90. № 4. P. 1125–1133.
<https://doi.org/10.1890/07-2147.1>
- Churchfield S. Foraging strategies of shrews and the evidence from field studies // Advances in the Biology of Shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History. Spec. Publ. 1994. V. 18. P. 77–88.
- Churchfield S. The Natural History of Shrews. London: Christopher Helm, 1990. 198 p.
- Churchfield S., Hollier J., Brown V. K. Population dynamics and survivorship patterns in the common shrew *Sorex araneus* in southern England // Acta Theriol. 1995. V. 40. P. 53–68
- Churchfield S., Sheftel B. I. Food niche overlap and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // J. Zool. 1994. V. 234. № 1. P. 105–124.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb06059.x>
- Churchfield S., Sheftel B. I., Moraleva N. V., Shvarts E. A. Habitat occurrence and prey distribution of a multi-species community of shrews in the Syberian taiga // J. Zool. 1997. V. 241. P. 55–71.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05499.x>
- Cramer M. J., Willig M. R. Habitat heterogeneity, species diversity and null models // Oikos. 2005. V. 108. № 2. P. 209–218.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.12944.x>
- Dickman C. R. Rodent-ecosystem relationships: a review. Ecologically-based Management of Rodent Pests // Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR). Canberra, 1999. V. 59. P. 113–133.
- Erlinge S., Hoogenboom J., Agrell J., Nelson J., Sandell M. Density-related home range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden // J. Mammal. 1990. V. 71. P. 597–603.
<https://doi.org/10.2307/1381799>
- Falk D. A. Restoration ecology, resilience, and the axes of change 1 // Ann. Missouri Bot. Gard. 2017. V. 102. № 2. P. 201–216.
<https://doi.org/10.3417/2017006>
- 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. Mechanisms of forest resilience // For. Ecol. Manag. 2022. V. 512. P. 120129.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120129>
- Falk D. A., Watts A. C., Thode A. E. Scaling ecological resilience // Front. Ecol. Evol. 2019. P. 275.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00275>
- Fleming C. H., Calabrese J. M., Mueller T., Olson K. A., Leimgruber P., Fagan W. F. From fine-scale foraging to home range doi.org/10.1007/978-94-009-5772-5_1 es: a semi-variance approach to identifying movement modes across spatiotemporal scales // Am. Nat. 2014. V. 183. P. 154–167.
- Fleming C. H., Fagan W. F., Mueller T., Olson K. A., Leimgruber P., Calabrese J. M. Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator // Ecology. 2015. V. 96. № 5. P. 1182–1188. <https://doi.org/10.1890/14-2010.1>
- Fleming T. H. Life-history strategies // Ecology of small mammals / Eds Stoddart D. M. London: Chapman and Hall, 1979. P. 1–61.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-5772-5_1
- Flowerdew J. R., Shore R. F., Poulton S. M., Sparks T. H. Live trapping to monitor small mammals in Britain // Mammal rev. 2004. V. 34. № 1–2. P. 31–50.
<https://doi.org/10.1046/j.0305-1838.2003.00025.x>
- Fontúrbel F. E. A methodological approach to assess the small mammal community diversity in the temperate rainforest of Patagonia // Mammal. Biology. 2010. V. 75 № 4. P. 294–301.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.012>
- Gębsiński M. Oxygen consumption in starving shrews // Acta Theriol. 1971. V. 16. P. 288–292.
- Gurnell J., Flowerdew J. R. Live trapping small mammals. Mammal Society. London. UK, 2006. 48 p.
- Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford University Press, 1999. 313 p.
- Hanski I. Population biological consequence of body size in *Sorex* // Advances in the Biology of Shrews. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History. Spec. Publ. 1994. V. 18. P. 15–26.
- Hansson L. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice // Symp Zool Soc London, 1985. V. 55. 41–168.
- Hansson L., Larsson T. B. Vole diet on experimentally managed reforestation areas in northern Sweden. Ecography, 1978. V. 1. № 1. P. 16–26.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1978.tb00934.x>
- Hobbs R. J., Higgs E., Hall C. M., Bridgewater P., Chapin III F. S., Ellis E. C., Ewe J. J., Hallett L. M., Harris J., Hulvey K. B., Jackson S. T., Kennedy P. L., Kueffer C., Lach L., Lantz T. C., Lugo A. E., Mascaro J., Murphy S. D., Nelson C. R., Perring M. P., Richardson D. M., Seastedt T. R., Standish R. J., Starzomski B. M.,

- Suding K. N., Tognetti P. M., Yakob L., Yung L.* Managing the whole landscape: historical, hybrid, and novel ecosystems // *Front. Ecol. Environ.* 2014. V. 12. № 10. P. 557–564.
<https://doi.org/10.1890/130300>
- Hobbs R. J., Higgs E., Harris J. A.* Novel ecosystems: implications for conservation and restoration // *Trends Ecol. Evol.* 2009. V. 24. № 11. P. 599–605.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- Hobbs R. J., Higgs E. S., Hall C.* (eds.). *Novel ecosystems: intervening in the new ecological world order.* Oxford, UK: Wiley-Blackwell, 2013. 368 p.
- Hopkins H. L., Kennedy M. L.* An assessment of indices of relative and absolute abundance for monitoring populations of small mammals // *Wildlife Society Bul.* 2004. V. 32. № 4. P. 1289–1296.
[https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[1289:AAOIOR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[1289:AAOIOR]2.0.CO;2)
- Howard W. E.* Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // *Am. Midland Nat.* 1960. V. 63. P. 152–161.
<https://doi.org/10.2307/2422936>
- Ims R. A., Henden J. A., Killengreen S. T.* Collapsing population cycles // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.010>
- Jackson S. T., Hobbs R. J.* Ecological restoration in the light of ecological history // *Science.* 2009. V. 325. № 5940. P. 567–569.
<https://doi.org/10.1126/science.1172977>
- Jennrich R. L., Turner F. B.* Measurement of noncircular home range // *J. Theoretical Biol.* 1969. V. 22. P. 227–237.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(69\)90002-2](https://doi.org/10.1016/0022-5193(69)90002-2)
- Kelt D. A., Van Vuren D.* The ecology and macroecology of mammalian home range area // *Am. Nat.* 2001. V. 157. P. 637–635.
- Kirkland G. L. Jr.* Competition and coexistence in shrews (Insectivora, Soricidae). Eds. Findley J. S., Yates. *The biology of soricinae.* Special Publication. Albuquerque: The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, 1991. P. 15–22.
- Klenovšek T., Novak T., Čas M., Trilar T., Janžekovič F.* Feeding ecology of three sympatric *Sorex* shrew species in montane forests of Slovenia // *Folia Zool.* 2013. V. 62. № 3. P. 193–199.
<https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i3.a4.2013>
- Koepfel J. W., Slade N. A., Hofman R. S.* A bivariate home range model with possible application to ethological data analyses // *J. Mammal.* 1975. V. 56. P. 81–90.
<https://doi.org/10.2307/1379608>
- Koshev Y., Atanassov N., Kocheva M.* Relation between body mass and home range size of small mammals // *Proceedings of the Balkan Scientific Conference of Biology in Plovdiv (Bulgaria),* 2005. P. 437–444.
- Kueffer C., Kaiser-Bunbury C. N.* Reconciling conflicting perspectives for biodiversity conservation in the Anthropocene // *Frontiers in Ecology and the Environment.* 2014. V. 12. № 2. P. 131–137.
<https://doi.org/10.1890/120201>
- Le Borgne H., Hébert C., Dupuch A., Bichet O., Pinaud D., Fortin D.* Temporal dynamics in animal community assembly during post-logging succession in boreal forest. *PloS one*, 2018. V. 13 № 9. P. e0204445.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204445>
- Leslie P. H., Davis D. H. S.* An attempt to determine the absolute number of rats on a given area // *J. Anim. Ecol.* 1939. № 8. P. 94–113.
- Lidicker W. Z.* Dispersal // *The American Society of Mammalogists. Special publication,* 1985. № 8. P. 420–454.
- Lidicker W. Z., Stenseth N. C.* To disperse or not to disperse: who does it and why? // *Animal dispersal: small mammals as a model* / eds Stenseth N. C., Lidicker W. Z.; London: Chapman & Hall, 1992. P. 21–36.
- Lukyanov O.* Analysis of dispersal in small mammal population // *Polish Ecological Studies.* 1994. V. 20. № 3–4. P. 237–242.
- Lukyanov O., Walkowa W., Adamczyk K.* Analysis of mortality and emigration in a house mouse population // *Pol. Ecol. Stud.* 1994. V. 20. № 3–4. P. 243–247.
- Mohr C. O.* Table of equivalent populations North American small mammal populations // *Am. Midland Nat.* 1947. V. 37. P. 223–249.
- Moran P. A. P.* A mathematical theory of animal trapping // *Biometrika.* 1951. V. 38. № 3/4. P. 307–311.
<https://doi.org/10.2307/2332576>
- Mori A. S., Lertzman K. P., Gustafsson L.* Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology // *J. App. Ecol.* 2017. V. 54. № 1. P. 12–27.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12669>
- Nichols H. J., Jordan N. R., Jamie G. A., Cant M. A., Hoffman J. I.* Fine-scale spatiotemporal patterns of genetic variation reflect budding dispersal coupled with strong natal philopatry in a cooperatively breeding mammal // *Molecular ecology.* 2012. V. 21. № 21. P. 5348–5362.
<https://doi.org/10.1111/mec.12015>
- Ochośńska D., Taylor J. R. E.* Living at the physiological limits: Field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Physiol. Biochem. Zool.* 2005. V. 78. P. 808–818.
- Ostfeld R. S., Canham C. D.* Density-dependent process in meadow voles: an experimental approach // *Ecology.* 1995. V. 76. № 2. P. 521–532.
<https://doi.org/10.2307/1941210>
- Peakall R., Ruibal M., Lindenmayer D. B.* Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes* // *Evolution.* 2003. V. 57. № 5. P. 1182–1195.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00327.x>
- Pearce J., Venier L.* Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management // *For. Ecol. Manag.* 2005. V. 208. № 1–3. P. 153–175.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.024>
- Pinotti B. T., Pagotto C. P., Pardini R.* Wildlife recovery during tropical forest succession: assessing ecological drivers of community change // *Biotropica.* 2015. V. 47. № 6. P. 765–774.
<https://doi.org/10.1111/btp.12255>

- Ribble D. O., Stainely S. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boytii* and *P. truei* // J. Mammal. 1998. V. 79. P. 932–941.
<https://doi.org/10.2307/1383101>
- Ronce O. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2007. V. 38. P. 231–253.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Ruthrof K. X., Breshears D. D., Fontaine J. B., Froend R. H., Matusick G., Kala J., Miller B. P., Mitchell P. J., Wilson S. K., van Keulen M. Subcontinental heat wave triggers terrestrial and marine, multi-taxa responses // Sci. Rep. 2018. V. 8. № 1. P. 13094.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-31236-5>
- Schoener T. W. An empirically based estimate of home range // Theoretical Population Biol. 1981. V. 20. P. 281–325.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(81\)90049-6](https://doi.org/10.1016/0040-5809(81)90049-6)
- Shchipanov N. A. Population resilience of small mammals. Why it is important and what it depends // Povolzh. J. Ecol. 2019. № 4. P. 503–523.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-4-503-523>
- Shchipanov N. A., Artamonov A. V., Titov S. V., Pavlova, S. V. Fluctuating fine-scale spatial genetic structure in the common shrews (Eulipotyphla, Mammalia) // Integrative Zool. 2023. V. 88. № 3. P. 469–492.
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12681>
- Shchipanov N. A., Demidova T. B., Artamonov A. V., Pavlova S. V. Seasonal and interannual survivorship in the common shrew: the early bird catches the worm // Mammalian Biology. 2022. V. 102. P. 73–85.
<https://doi.org/10.1007/s42991-021-00200-8>
- Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Demidova T. B., Oleinichenko V. Yu., Aleksandrov D. Yu., Kouptzov A. V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // Merrit J., Curchfield S., Hutterer R., Sheftel B. (eds) Advances in the biology of shrews II. Special publication of the international society of shrew biologists, New York, 2005. P. 201–216.
- Shilova S. A., Tchabovsky A. V. Population response of rodents to control with rodenticides // Current Zool. 2009. V. 55. № 2. P. 81–91.
<https://doi.org/10.1093/czoolo/55.2.81>
- Sikes R. S. Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education // J. Mammal. 2016. V. 97. № 3. P. 663–688.
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>
- Slade N. A., Swihart R. K. Home range indices for the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) in Northern Kansas // J. Mammal. 1983. V. 64. P. 580–590.
<https://doi.org/10.2307/1380513>
- Stenseth N. C., Lidicker W. Z. The study of dispersal: a conceptual guide. // Animal dispersal: small mammals as a model / eds Stenseth N. C., Lidicker W. Z.; London: Chapman & Hall, 1992. P. 5–20.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-2338-9_1
- Swihart R. K. Homerange attributes and spatial structure of woodchuck populations // J. Mammal. 1992. V. 73. P. 604–618.
doi.org/10.2307/1382032
- Taitt M. J. The effect of extra food on small rodent population. I. Deermouse (*Peromyscus maniculatus*) // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. P. 111–124.
<https://doi.org/10.2307/4035>
- Taitt M. J., Krebs C. J. The effect of extra food on small rodent population. II. Voles // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. P. 125–137.
<https://doi.org/10.2307/4036>
- Taylor J. R. E. Evolution of energetic strategies in shrews // Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Res. Inst., 1998. P. 309–346.
- Torre I., Arrizabalaga A., Flaquer C. Three methods for assessing richness and composition of small mammal communities // J. Mammal. 2004. V. 85. № 3. P. 524–530.
<https://doi.org/10.1644/BJK-112>
- Torre I., Freixas L., Arrizabalaga A., Díaz M. The efficiency of two widely used commercial live-traps to develop monitoring protocols for small mammal biodiversity // Ecol. Indic. 2016. V. 66. P. 481–487.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.02.017>
- Torre I., Ribas A., Puig-Gironès R. Effects of Post-Fire Management on a Mediterranean Small Mammal Community // Fire. 2023. V. 6. № 1. P. 34.
<https://doi.org/10.3390/fire6010034>
- Wieczorek M., Zub K., Szafrńska P. A., Książek A., Konarzewski M. Plant–herbivore interactions: silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles // Functional Ecology. 2015. V. 29. № 2. P. 187–194.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12327>
- Worton B. J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies // Ecology. 1989. V. 70. № 1. P. 164–168.
<https://doi.org/10.2307/1938423>
- Zipin C. An evaluation of the removal method of estimating animal populations // Biometrics. 1956. V. 12 № 2. P. 163–189.
<https://doi.org/10.2307/3001759>

The role of biodiversity in ensuring the functioning of ecosystems.

Message2. Small mammals in the ecological monitoring system: data obtaining, assessment of diversity, state and dynamics of ecosystems

© 2024 N. A. Shchipanov[#], A. A. Kalinin

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia*

[#]E-mail: shchipa@mail.ru

We consider the possibility of assay biodiversity and functional diversity of the ecosystem, as well as interpretation of the results obtained based on our work experience and previously obtained data. The prospects for studying of small mammals without removal from wild is discussed. We discuss distinguishing in a sample the resident component, which makes it possible to characterize local resource flows, and non-resident component, dependent on the state of the territory as a whole. A description of the capture-mark-recapture protocol, methods for assessing spatial activity, calculating density of resident population, and the completeness of species richness estimate is provided. The estimates of animal number per unit of trapping effort in pooled sample, the population density of residents, and the index of the non-residents flow are compared. The possibility of analysing of the resource flows in “historical”, “novel” and “hybrid” ecosystems, as well as using data to analyse the resilience of the ecosystem and detect the threshold point is considered.

Key words: small mammals, capture-mark-recapture, spatial activity, residents' density, resource flows, ecosystem resilience