

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: СООБЩЕСТВО

УДК 591.553:599.3/.8(571.65/.66)

### ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКИХ ШИРОТ

© 2023 г. Я. Л. Вольперт\*, @, Е. Г. Шадрина\*, @@

\*Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Якутский научный центр СО РАН”, пр. Ленина, 41, Якутск, 677000 Россия

@E-mail: ylv52@mail.ru

@@E-mail: e-shadrina@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Исследования сообществ мелких млекопитающих проводились в Якутии в период 1979–2017 гг. Установлено, что сообщества мелких млекопитающих северного редколесья и особенно лесотундры, где большинство видов обитает на пределе своей экологической валентности, обладают рядом особенностей. На фоне уменьшения видового богатства в северных таежных сообществах в условиях дефицита ресурсов прослеживается тенденция к монодоминантности, при этом наблюдается периодическая смена видов-доминантов, что, на наш взгляд является свидетельством адаптаций, которые, в определенной мере, обеспечивают устойчивость сообществ.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, сообщество, биоразнообразие, адаптация, устойчивость, Север, тайга, северное редколесье, лесотундра

DOI: 10.31857/S1026347023600255, EDN: VHRVNH

Устойчивость экосистем — одно из самых сложных понятий в экологии (Свирижев, Логофет, 1972). Большинство исследователей устойчивость определяют как способность системы пребывать в состоянии, близком к равновесию и возвращаться к нему после различных нарушений. Существует несколько механизмов обеспечения экологической устойчивости: Прежде всего, она может достигаться благодаря действию отрицательных обратных связей, сохраняющих экосистему в устойчивом состоянии. В этом случае действует принцип Ле Шателье-Брауна: при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Помимо отрицательной обратной связи, устойчивость экосистемы может быть обеспечена разнообразием (избыточностью) функциональных элементов, кроме того, возможна адаптация — перестройка структурных элементов системы. Многие авторы отмечают наличие противоречивых данных, но в целом, функциональная сложность экосистемы увеличивает ее стабильность (Одум, 1986). Согласно гипотезе, выдвинутой МакАртуром, стабильность может быть достигнута либо большим числом видов, каждый из которых имеет довольно ограниченный рацион, либо меньшим числом видов, каждый из которых

характеризуется широким спектром питания (MacArthur, 1955). При этом широко известен факт снижения видового разнообразия от низких широт к высоким, и хотя ведущие причины этого явления до сих пор являются предметом дискуссий, многие авторы в качестве ведущего фактора называют климатический (Pianka, 1966; Одум, 1986; Andrews, O'Brien, 2000; Willig *et al.*, 2003; Qian *et al.*, 2009; Brodie, 2019), причем это явление более ярко выражено для внетропических широт (Qian *et al.*, 2009).

Современный интерес к проблеме видового разнообразия, не в последнюю очередь, связан с принципиальной важностью исследования устойчивости экосистем к глобальным изменениям климата (Ives, Carpenter, 2007; Auffrey *et al.*, 2009; Lekevičius, Loreau, 2012; Hope *et al.*, 2015; Krebs *et al.*, 2019). Изменения климата, повышающие возможности проникновения таежных видов на север и ведущие к изменению биоразнообразия, могут негативно сказаться на устойчивости северных экосистем (Murphy, Weiss, 1992; Kerr, Packer, 1998; Hope *et al.*, 2015). Другим экологическим фактором, способным нарушить устойчивое состояние экосистемы, является антропогенный, что особенно актуально для высоких широт Северо-Восточной Сибири, на территории которой наблюдается масштабный рост горнодобывающей промышлен-

ленности, который, согласно планам развития РФ, будет с течением времени только усиливаться. Было показано, что сообщества мелких млекопитающих высоких широт очень резко реагируют на техногенные воздействия (Вольперт, Сапожников, 1998; Вольперт, Шадрина, 2020).

В связи с этим возрастает не только значение данных по исходному природному состоянию компонентов экосистем, но и исследования, позволяющие оценить их экологическую устойчивость. Одной из наиболее удобных модельных групп для исследования экологии сообществ являются мелкие млекопитающие, относящиеся к отрядам грызунов (*Rodentia*) и насекомоядных (*Eulipotyphla*). Именно эти группы составляют основу биомассы млекопитающих в высоких широтах (в фауне Якутии они составляют 38.6% от общего числа видов).

В литературе многовидовые ассоциации близкородственных видов или определенных систематических групп принято называть “таксоценозом”, (Hutchinson, 1957; Chodorowski, 1959), рассматривая насекомоядных и грызунов отдельно, что не всегда уместно при описании экологических группировок. С нашей точки зрения, популяции мелких млекопитающих в конкретном географическом регионе существуют в составе единого сообщества. Нами под сообществом понимается совокупность сходных по экологическим характеристикам популяций (Энциклопедический биологический словарь, 1987). При этом сообщество не является простой совокупностью видов (популяций), а характеризуется как система разнообразно взаимодействующих дифференцированных по нишам популяций (Уиттекер, 1980). Соответственно, биоразнообразие мелких млекопитающих в регионе определяется составом сообществ.

Мы объединяем представителей двух отрядов в одно сообщество, так как, по нашему мнению, бурозубки и мышевидные грызуны находятся в определенном взаимодействии, в условиях северной тайги, так подъемы численности одних видов, сопровождаются депрессией других (Вольперт, Шадрина, 1990, 2001, 2002; Вольперт, Данилов, 2017; Чевычелов и др., 2010). Кроме того, в рассматриваемом регионе, представители обоих отрядов испытывают дефицит гнездозащитных условий (Вольперт, Шадрина, 2002) и в меньшей степени – трофических ресурсов. Известно, что бурозубки, в определенной ситуации, активно поедают семена хвойных (Докучаев, 1990), а различные виды грызунов, обычно специализированных по питанию, в условиях Севера переходят на питание широко распространенными кормами (Вольперт, Шадрина, 2002). Как следствие, в отдельные периоды спектры питания этих групп могут перекрываться.

Поскольку сообщество представляет собой надпопуляционный уровень организации живой материи, согласно принципу эмерджентности, на этом уровне проявляются новые качества. В первую очередь, это видовое разнообразие. Хотя изучению сообществ мелких млекопитающих посвящено большое число работ, в географическом плане исследования распределены крайне неравномерно. Наибольшее число исследований посвящено средней полосе европейской части России и Западной Сибири, тогда как сообщества высоких широт изучены в значительно меньшей степени. Имеются обширные многолетние данные, собранные в европейской части России (на территории Лапландского заповедника (Катаев, 2021), на северном Урале (Бобрецов, Семакин, 2015), в Западной Сибири (Левых и др., 2020), на Таймыре (Литвинов, 2001). Публикации, посвященные сообществам мелких млекопитающих природных ландшафтов северо-таежной подзоны, имеются по Северо-Западной Якутии (Шадрина и др., 2020; Вольперт, Данилов, 2017) и Северо-Восточной Якутии (Кривошеев, 1964; Вольперт и др., 1990; Вольперт, Шадрина, 2001). К сожалению, трудности в сборе материала определяют фрагментарность данных, что не позволяет проследить динамику сообщества во времени, хотя это представляет большой интерес. Кроме того, различия в понятиях сообщества, а также отсутствие единого подхода к методам учета затрудняют сопоставление данных (многие авторы ограничиваются констатацией данных без анализа структуры сообщества).

Таким образом, сообщества мелких млекопитающих высоких широт бореальной зоны изучены явно недостаточно. В то же время, изучение животных на пределе их экологической валентности представляет большой интерес, и если на популяционном уровне имеется большое количество работ, посвященных адаптациям популяций к условиям Севера, то на ценотическом уровне таких работ очень мало, хотя они представляют интерес, как в плане развития теории (Васильев, 2019), так и в практическом отношении, для построения прогнозов трансформации окружающей среды в результате изменения климата и усиливающегося антропогенного воздействия

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования природных ландшафтных сообществ мелких млекопитающих проводили в летний период 1979–2017 гг. Места проведения работ показаны на рис. 1. В границах средней тайги ледником охвачены южная граница в верхнем течении р. Лены (Вольперт и др., 2000; Вольперт и др., 2003; Шадрина, Шадрин, 2006) центральная часть: в среднем течении р. Лены (Ревин и др., 1982; Шадрина и др., 2018), северное редколесье:



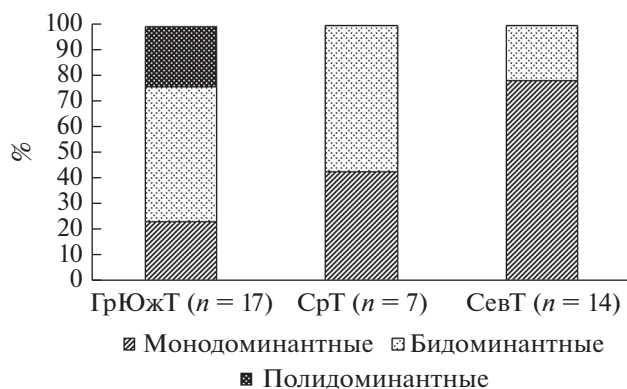
Рис. 1. Пункты отлова мелких млекопитающих.

в среднем течении р. Яны (Ревин, Вольперт, 1985), в долине р. Колымы (Вольперт и др., 1990) в бассейне р. Анабар (Вольперт, Данилов, 2017), в нижнем течении р. Лены (Вольперт и др., 1988), в верхнем течении р. Муны (Шадрина и др., 2020), кроме того имеются разовые наблюдения в долине р. Индигирки: в районе Момского хребта и 25 км ниже п. Белая гора. Сообщества лесотундры изучались в нижнем течении р. Яны (Вольперт, Сапожников, 1998) и Индигирки (Шадрина, Вольперт, 2001), население тундры в дельте р. Лены (Вольперт, Сапожников, 1996). Результаты исследований состава и структуры сообществ в указанных точках отлова и некоторых других подробно изложены нами ранее (Вольперт, 1999).

Основные материалы по динамике структуры сообществ, используемые в данной статье, собраны нами в 1987–1990 гг. в нижнем течении р. Индигирки (Шадрина и др., 2001), в средней тайге в районе устья р. Вилюй 1979–1980 и 1984 гг. (Ревин и др., 1982), и в окрестностях г. Якутска 1994–1997, 2016–2018 гг. (Вольперт и др., 1997; Шадрина и др., 2018). Всего за указанный период отработано 4000 конусо-суток, 60000 давилко-суток и отловлено более 20000 представителей мелких млекопитающих. В местах исследований отлов проводился параллельно во всех доступных ландшафтах, в которых выделялись биотопы. Мы придержива-

емся точки зрения Н.Г. Соломонова (1973), что чрезмерное дробление ландшафтов при зоологических исследованиях нецелесообразно. Как показал демографический анализ распределения видов по биотопам (Вольперт, Шадрина, 2002), специальный интерес представляет исследование сообществ мелких млекопитающих на ландшафтном уровне. Ландшафты выделяли, руководствуясь работами М.Н. Караваева (1965), А.Г. Исаченко (1985), А.Н. Федорова с соавторами (1989) и Ю.Г. Данилова с соавторами (2016).

Мелкие млекопитающие отлавливались ловчими канавками с двумя конусами. Длина канавок составляла 20 м, глубина 0.15 м, конуса наполовину заполнялись водой (Шефтель, 2018). Указанный способ позволяет отлавливать наиболее широкий круг мелких млекопитающих (Карасева, Телицына, 1996). Давилки в количестве 50 штук устанавливали в пределах одного биотопа в линию с интервалом 5 м, на трое суток, приманкой служили кусочки хлеба, смоченные растительным маслом (Кучерук, 1963). Данные отлова давилками использовались для анализа популяционных показателей отдельных видов и не рассматривались при рассмотрении структуры сообществ из-за высокой избирательности отлова данным способом. Доминантными считали виды, доля которых в сообществе превышала 20%, что является более строгим



**Рис. 2.** Встречаемость моно- и бидоминантных ландшафтных сообществ в разных географических зонах (ГрЮжТ – граница средней и южной тайги; СрТ – средняя тайга; СевТ – северная тайга).

требованием, чем у А.П. Кузякина (1962), который предложил считать доминантами виды составляющие более 10% населения.

Показатели видового разнообразия и доли редких видов рассчитывали по Л.А. Животовскому (1980), сходство сообществ – с применением коэффициентов сходства Жаккара–Наумова (Наумов, 1963) и Животовского (1979). Для оценки выровненности сообщества вычисляли индекс Пиелу (Одум, 1986).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ изменения фауны мелких млекопитающих вне географических преград распространения проведен нами по коридору между 112° и 116° в.д. от границ южной тайги до северных лесов. Наиболее высокое видовое богатство мелких млекопитающих отмечено на границе южной и средней тайги (17–18 видов). В северной тайге фауна мелких млекопитающих представлена 8–9 видами. Установлено, что даже в отсутствие географических преград, обеднение фауны в направлении с юга на север в Якутии происходит неравномерно, резкий скачок наблюдается в интервале 62–66° с.ш. Среди климатических факторов на распространение мелких млекопитающих было выявлено влияние количества зимних осадков, длительности зимнего периода, средней температуры июля и среднегодовой температуры (Vол'перт, Shadrina, 2019).

В долготном направлении на территории Якутии отмечается снижение видового богатства в бассейнах рр. Яна, Индигирка и Колыма, относительно бассейна р. Лена, причем границей распространения видов является осевой Верхоянский хребт (Кривошеев, 1973; Вольперт, Юдин, 1986; Вольперт, Шадрина, 2002; Вольперт и др., 2022). Обеднение видового богатства в высоких широтах – широко известный факт (Pianka, 1966;

Одум, 1986; Willing *et al.*, 2003; Lamanna *et al.*, 2014). Необходимо отметить, что отличия видового состава, касаются, как правило, малочисленных видов, не играющих определяющей роли в сообществах.

Для оценки широтных изменений структуры таежных ландшафтных сообществ рассмотрено 38 вариантов (выявленных при исследовании материала, собранного в разное время в разных точках). В 76% вариантов наблюдалось монодоминантное сообщество, в 24% – бидоминантное. Преобладание монодоминантных сообществ наблюдается также на Таймыре (Литвинов, 1987) тогда как для южной тайги характерны полидоминантные сообщества (Юдин и др., 1979). Преобладание монодоминантных сообществ является характерной чертой северных ландшафтов. В среднетаежной подзоне долины реки Лены (Ревин и др., 1982) монодоминантные сообщества встречались в 57% вариантов, тогда как в лесотундре 78.6% проанализированных ландшафтных сообществ были монодоминантными (Вольперт, Шадрина, 2001) (рис. 2). Известно, что экологически оптимальные биотопы населены большим числом видов, из которых каждый представлен небольшим числом особей, и, наоборот, – местообитания резко отличающиеся от оптимальных, заселены лишь немногими видами, представленными большим числом особей (Юдин и др., 1979).

Известно, что тундровые сообщества мелких млекопитающих строго монодоминантны и складываются из узкоспециализированных видов (Чернов, 1978). На наш взгляд, монодоминантность северных таежных сообществ детерминирована, в первую очередь, низкой продуктивностью северных ценозов, которая находится в зависимости от климатических условий. В пользу данного предположения указывает тот факт, что при глубоких депрессиях численности мелких млекопитающих, сообщество становится полидоминантным, как это наблюдалось в долине реки Индигирки (рис. 3). С ростом численности полидоминантные сообщества заменяются на би- или монодоминантные, причем это явление ярче проявляется в лесотундре и в подзоне северного редколесья.

Помимо монодоминантности, для северных сообществ характерна сменяемость доминантов, которую обеспечивает асинхронность изменения численности видов в пределах ландшафта (Вольперт, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002). Асинхронность изменения обилия членов сообщества наблюдалась нами в северной тайге в Северо-Восточной и Северо-Западной Якутии (рис. 4–5).

Определенная асинхронность динамики численности наблюдается у мелких млекопитающих и в более мягких климатических условиях, в частности в Кузнецком Алатау (Окулова, 1986) и в Ивановской области (Окулова, 1989). По данным



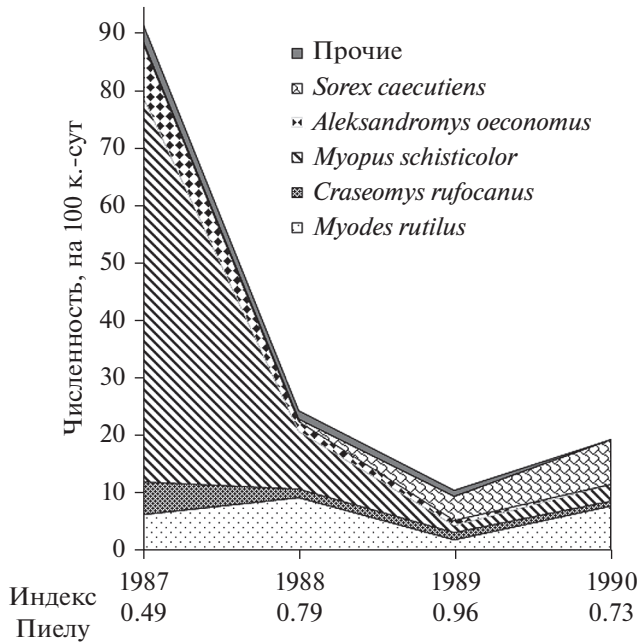


Рис. 3. Динамика соотношения численности видов в сообществе мелких млекопитающих равнинно-таежного ландшафта в долине р. Индигирки при разных уровнях численности.

многих исследований, в Южной Сибири в целом не наблюдается выраженной смены доминантов (Литвинов, 2001; Виноградов, 2007), тогда как в северной тайге это широко распространенное явление (Вольперт, Шадрина, 2001), которое реги-

стрировалось нами как в северо-восточной, так и в северо-западной Якутии.

Высокую изменчивость ландшафтного сообщества во времени в лесотундровой зоне демонстрируют изменения величины индекса Пиелу (рис. 3) и показатели сходства сообществ по годам (табл. 1). Минимальное сходство структуры зафиксировано между 1987 и 1990 гг., по обоим примененным индексам, разброс значений показателей во времени превосходил различия, отмеченные для ландшафтных сообществ в период исследований (Вольперт, 1999; Вольперт, Шадрина, 2001). В лесотундре Лапландского заповедника, также наблюдается чередование доминантов, но оно выражено в значительно меньшей степени (Катаев, 2016).

Известно, что у популяций мелких млекопитающих, обитающих в северной тайге и лесотундре не всегда обнаруживается цикличность (Шварц, 1963). Как отмечалось ранее (Вольперт, Шадрина, 2002), популяции мышевидных грызунов и насекомоядных в условиях северной тайги и лесотундре Якутии ациклически. Необходимо отметить, что даже в центральной части среднетаежной подзоны Якутии цикличность выражена достаточно слабо (Ревин и др., 1988), тогда как примерно на той же широте в долине р. Енисей, популяции мелких млекопитающих, по крайней мере в 20 в., были циклически (Шефтель, Якушов, 2022). С нашей точки зрения, чем дальше находится популяция от оптимума ареала, тем менее выражена у нее цикличность, т.к. значение кли-

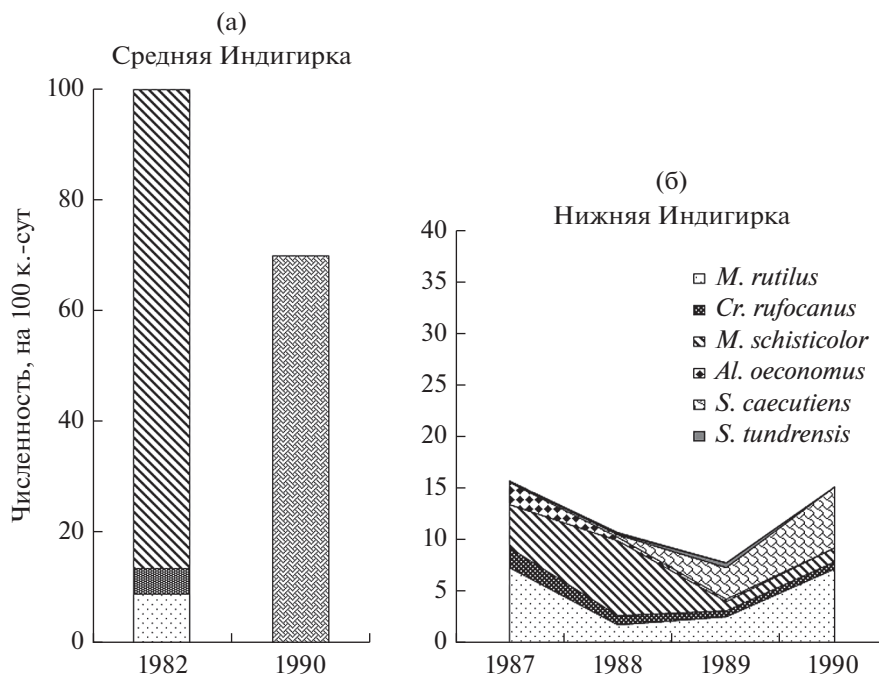


Рис. 4. Структура сообществ мелких млекопитающих в горно-таежном ландшафте в долине р. Индигирки.

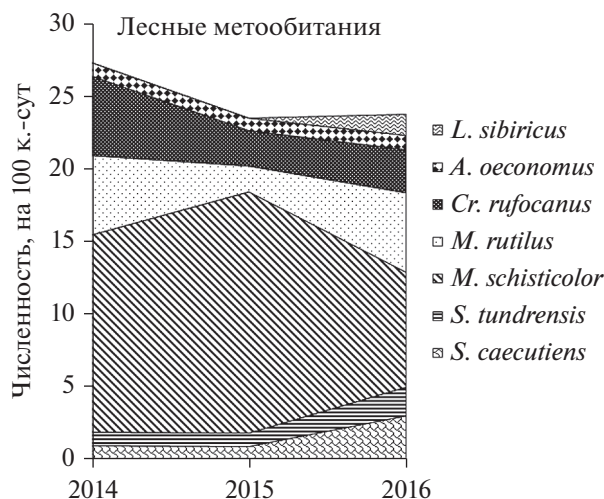


Рис. 5. Изменение структуры сообщества мелких млекопитающих на Оленек-Анабарском междуречье (Западная Якутия).

мата в регуляции численности по мере удаления от оптимума возрастает и снижается роль внутрипопуляционных факторов.

Отмеченная асинхронность динамики численности мелких млекопитающих и, соответственно, смена доминантов сообщества, обеспечивается, по-видимому, двумя основными механизмами. С одной стороны, это особенность реакции конкретного вида на изменения климатических параметров, с другой стороны – межвидовые отношения. В период подъемов численности доминант способен оказывать влияние на репродукцию других членов сообщества, как было показано на примере лесного лемминга *Myopus schisticolor* и красной полевки *Myodes rutilus* (Вольперт, Шадрина, 2002). Причем асинхронность в колебаниях численности наблюдается не только в пределах отряда, но и между представителями насекомоядных и грызунов. Так, при значительном подъеме численности средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) в среднем течении реки Индигирки (северная тайга), на-

Таблица 1. Показатели сходства структуры сообществ в горно-таежном ландшафте в лесотундровой зоне в нижнем течении р. Индигирка по годам

Коэффициент Жаккара–Наумова (Наумов, 1964)				
Годы	1987	1988	1989	1990
1987		23	19	11
1988	0.82		39	33
1989	0.43	0.79		24
1990	0.40	0.69	0.84	
Коэффициент сходства (Животовский, 1979)				

блюдалась глубокая депрессия всех остальных видов млекопитающих (рис. 4). Та же картина наблюдалась в горно-таежном ландшафте в долине реки Колымы, где на фоне очень высокой численности лесного лемминга, остальные виды были представлены в незначительных количествах (Вольперт и др., 1990). Такая тенденция ярко выражена в северной тайге, в частности, в долине Средней Колымы, тогда как в верхнем течении реки Колымы динамика численности насекомоядных и грызунов оказывается сходной (Ямборко, Киселев, 2009).

Периодическая смена доминанта позволяет, по нашему мнению, снизить интенсивность возможных конкурентных отношений и обеспечивает в отдельные отрезки времени достижение высокой численности отдельных видов (Вольперт, 1999).

Известно, что в экстремальных условиях, ограничивающих видовое разнообразие, в сообществах наблюдаются определенные компенсационные явления (Чернов, 2005). В условиях лесотундры и северной тайги, многие члены сообщества находятся на пределе своего распространения, который определяется условиями окружающей среды, то есть виды существуют на пределе своей экологической валентности. Существование в таких специфических условиях обеспечивается целым рядом популяционных адаптаций (Шварц, 1963; Башенина, 1977; Соломонов, 1973; Шадрина, Вольперт, 2004; Вольперт, Шадрина, 2002).

Степень экстремальности условий существования не всегда находится в прямой зависимости от широты, показателем жестких условий обитания таежных видов мелких млекопитающих в высоких широтах Якутии является значительно меньшее их проникновение в северном направлении, по сравнению с соседними регионами (Vol'pert, Shadrina, 2019).

В настоящее время, в ключе развития эволюционной экологии, предполагается исследование эволюции надпопуляционных образований (Чернов, 1996; Васильев, 2019). Представляется перспективным изучение особенностей, обеспечивающих устойчивость сообществ по отношению к внешним факторам, при этом целесообразно использовать термин “адаптация сообществ” (Вольперт, 1999), хотя до настоящего времени термин “адаптация” используется, в основном, по отношению к популяциям.

Таким образом, проведенное исследование позволяет выделить ряд особенности сообществ мелких млекопитающих высоких широт лесной зоны: 1) обедненность видового состава, по сравнению с ландшафтами южной тайги; 2) тренд к монодоминантной структуре, который усиливается по мере продвижения на Север; 3) периодическая смена доминантов.

На наш взгляд, монодоминантная структура в сочетании с периодической сменой доминантов, является адаптацией северных таежных сообществ к обитанию на пределе распространения видов, обеспечивающих как динамичность, так и в определенной степени устойчивость сообщества в условиях дефицита ресурсов и под жестким прессом климатических факторов.

**Благодарности.** В исследованиях в разные годы принимали участие наши ученики и коллеги: к. б. н. Вит.А. Данилов, к. б. н. М.М. Сидоров, к. б. н. Д.Я. Шадрин, к.б.н. В.А. Однокурцев, к. б. н. Ю.С. Луковцев, к. б. н. З.З. Борисов, Ф.Г. Яковлев, А.Л. Попов, Г.В. Сапожников, А.А. Сосин, Вас.А. Данилов. Всем перечисленным лицам выражаем свою искреннюю благодарность.

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту “Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий (номер темы: FWRS-2021-0044; номер гос. регистрации в ЕГИСУ: 121020500194-9).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. Л.: Наука, 1993. 293 с.
- Башенина Н.В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Бобрецов А.В., Симакин Л.В.* Особенности структуры населения мелких млекопитающих разных макросклонов северного Урала // *Экология*. 2015. № 5. С. 381–386.
- Васильев А.Г.* Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // *Экология*. 2019. № 2. С. 88–100. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020100>
- Виноградов В.С.* Мелкие млекопитающие Кузнецкого Алатау. Красноярск: изд-во Красноярского гос. пед. ун-та им. В.П. Астафьева, 2007. 212 с.
- Вольперт Я.Л.* Сообщества мелких млекопитающих природных и техногенных ландшафтов северо-востока Сибири: Автореф. дис. докт. биол. наук. Якутск, 1999. 48 с.
- Вольперт Я.Л., Данилов В.А.* Население мелких млекопитающих Анабар-Оленекского междуречья // *Вестник ИрГСХА*. 2017. № 83. С. 17–24.
- Вольперт Я.Л., Луковцев Ю.С., Яковлев Ф.Г.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих долины р. Колымы // *История фауны и экология млекопитающих Якутии*. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. С. 40–61.
- Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Население наземных млекопитающих дельты р. Лены // *Почвы, растительный, и животный мир арктических районов Якутии*. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1996. С. 65–76.
- Вольперт Я.Л., Сапожников Г.В.* Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты // *Экология*. 1998. № 2. С. 133–138.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих лесотундровой зоны низовьев р. Индигирки // *Вопросы экологии и экологического образования в Якутии*. Якутск, 2001. С. 77–93.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Трансформация населения млекопитающих при техногенном преобразовании природных ландшафтов Арктики и Субарктики // *Изв. РАН. Сер. Биол.* 2020. № 2. С. 213–223. <https://doi.org/10.31857/S0002332920020101>
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г.* Экология лесного лемминга на северо-востоке Якутии // *Экология*. 1990. № 4. С. 42–50.
- Вольперт Я.Л., Шадрин Е.Г., Охлопков И.М.* Млекопитающие Якутии: изменения представлений о составе териофауны за последние 50 лет и аннотированный список. Ч. 1. Насекомоядные, Рукокрылые, Зайцеобразные, Грызуны // *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2022. V. 27(3). P. 393–404. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2022-27-3-393-404>
- Вольперт Я.Л., Юдин Б.С.* Пространственные изменения фаунистических комплексов мелких млекопитающих Якутии // *Охотничье-промысловые ресурсы Сибири*. Новосибирск. Наука, 1986. С. 198–202.
- Данилов Ю.Г., Федоров А.Н., Дегтева Ж.Ф., Горюхов А.Н., Варламов С.П., Мурзин Ю.А.* Ландшафты Якутии. Якутск: Изд. дом Северо-Восточного федерального ун-та, 2016. 75 с.
- Докучаев Н.Е.* Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Животовский Л.А.* Показатели сходства популяций по полиморфным признакам // *Журн. общей биологии*. 1979. Т. 40. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // *Журн. общ. биол.* 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Исаченко А.Г.* Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1985. 320 с.
- Караваяев М.Н.* Растительный покров Якутии // *Якутия*. М.: Наука, 1965. С. 247–284.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Катаев Г.Д.* Долговременный (1936–2016 гг.) мониторинг видового состава и численности населения мелких млекопитающих северо-таежной Лапландии // *Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Биол.* 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 3–17.
- Катаев Г.Д.* Фауна и экология млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Лапландии. СПб.: изд-во ВВМ, 2021. 437 с.
- Кривошеев В.Г.* Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности // *Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии*. М.: Наука, 1964. С. 175–236.

- Кривошеев В.Г.* Зоогеографический очерк фауны млекопитающих Якутии // Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 338–371.
- Кузякин А.П.* Зоогеография СССР Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. 1962. Т. 109. Вып. 1. 182 с.
- Кучерук В.В.* Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: изд-во АН СССР, 1963. С. 159–183.
- Левых А.Ю., Супнес Н.Е., Вилков В.С., Трушников А.С.* К характеристике фауны и населения мелких млекопитающих Государственного заповедника “Малая Сосьва” // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9. № 3. С. 86–92.  
<https://doi.org/10.17816/snv202093115>
- Литвинов Ю.Н.* Население мелких млекопитающих у северной границы их ареала на Таймыре // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 11–16.
- Литвинов Ю.Н.* Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высш. школа, 1963. 618 с.
- Одум Ю.* Экология. Т. 1. Под ред. В.Е. Соколова. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Окулова Н.М.* Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Окулова Н.М., Хелевина С.А.* Мелкие млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей. Иваново: изд-во ИВГУ, 1989. 99 с.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Хмелева А.С.* Ландшафтные группировки мелких млекопитающих долины Средней Лены // Распространение и экология млекопитающих Якутии. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1982. С. 5–18.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Сафронов В.М., Попов А.Л.* Плотность населения мелких млекопитающих в долине Средней Лены (по данным абсолютных учетов) Вид и его продуктив. в ареале. Мат-лы V Всес. совещ., Тбилиси 10–12 ноября 1988, Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛССР, Вильнюс, 1988а. С. 57–58.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л.* Экология и динамика численности млекопитающих Западного Предверхоянья. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1988б. 200 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических систем. М.: Наука, 1978. 362 с.
- Соломонов Н.Г.* Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Якутск: кн. Изд-во, 1973. 247 с.
- Уиттекер Р.Х.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Федоров А.Н., Ботулу Т.А., Варламов С.П.* Мерзлотные ландшафты Якутии (пояснительная записка к мерзлотно-ландшафтной карте Якутской АССР масштаба 1 : 2 500 000). Новосибирск. Изд-во: Новосибирская картографическая фабрика ГУГК СССР, 1989. 170 с.
- Чевычелов А.П.; Кузнецова Л.В., Исаев Ал.П., Винокуров Н.Н., Исаев Ар.П., Вольперт Я.Л. и др.* Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хр. Токинский становак. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 284 с.
- Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоологический журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.
- Чернов Ю.И.* Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116. Вып. 3. С. 277–291.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л.* Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // Наука и образование. 2004. № 2. С. 38–46.
- Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Охлопков И.М., Сидоров М.М., Данилов В.А.* Население млекопитающих бассейна Верхней Муны (Арктическая зона Западной Якутии) современное состояние и прогноз // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25. № 3. С. 74–88.  
[https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-3-7\(RSCI\)](https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-3-7(RSCI))
- Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. 1. Млекопитающие. Тр. Ин-та биологии. Вып. 33. Свердловск: изд-ние УФ АН СССР, 1963. 130 с.
- Шефтель Б.И., Якушов В.Д.* Влияние потепления климата на наземные виды средней енисейской тайги // Сибирский экологический журн. 2022. Т. 29. № 1. С. 1–12.
- Шефтель Б.И.* Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21.  
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф.* Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.
- Ямборко А.В., Киселев С.В.* О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, *Rodentia*) и землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) // Вестник Северо-Восточного Государственного Университета. 2009. № 11. С. 94–95.
- Andrews P., O'Brien E.M.* Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa // J. Zoology. 2000. V. 251. P. 205–231.
- Auffray J.-C., Renaud S., Claude J.* Rodent Biodiversity in Changing Environments. Rodent Biodiversity, Human Health and Pest Control in a Changing Environments // Kasetsart J.: Nat. Sci. 2009. V. 43. P. 83–93.
- Brodie J.F.* Environmental limits to mammal diversity vary with latitude and global temperature // Ecology Letters. 2019. V. 22(3). <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/30609192>.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13206>
- Chodorowski A.* Ecological differentiation of turbellarians in Harsz Lake // Pol. Arch. Hydrobiol. 1959. № 6. P. 33–73.
- Hope A.G., Waltari E., Malaney J.L., Payer D.C., Cook J.A., and Talbot S.L.* Arctic biodiversity: increasing richness accompanies shrinking refugia for a cold-associated



- tundra fauna // *Ecosphere*. 2015. № 6(9). P. 159.  
<https://doi.org/10.1890/ES15-00104.1>
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 1957. V. 22. P. 415–427.
- Ives A.R., Carpenter S.R.* Stability and diversity of ecosystems // *Science*. 2007. V. 317. № 6(5834). P. 58–62.  
<https://doi.org/10.1126/science.1133258>
- Kerr J., Packer L.* The Impact Of Climate Change On Mammal Diversity In Canada // *Environmental Monitoring and Assessment*. 1998. V. 49. P. 263–270.
- Krebs Ch.J., Boonstra R., Gilbert B.S., Kenney A.J., Boutin S.* Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // *Integrative Zoology*. 2019. V. 14. P. 528–541.  
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12397>
- Lamanna C., Blonder B., Violle C., Kraft N.J., Sandel B., Simova I. et al.* Functional trait space and the latitudinal diversity gradient // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. V. 111. P. 13745–13750.
- Lekevičius E., Loreau M.* Adaptability and functional stability in forest ecosystems: a hierarchical conceptual framework // *EKOLOGIJA*. 2012. V. 58. № 4. P. 391–404.
- MacArthur R.* Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability // *Ecology*. 1955. V. 36. № 3. P. 533–536.
- Murphy, D.D., Weiss S.B.* Effects of climate change on biological diversity in Western North America: Species losses and mechanisms / Chapter 26 in *Global Warming and biological diversity*, *R.L. Peters and T.E. Lovejoy* (eds.). Castleton, N.Y.: Hamilton Printing. 1992. URL: <http://ciesin.org/docs/002-262/002-262.html>.
- Pianka E.R.* Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*. 1966. V. 100. P. 33–46.
- Qian H., Badgley C., Fox D.L.* The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America // *Global Ecology and Biogeography*. 2009. V. 18. Iss. 1. P. 111–122.
- Volpert Y.L., Shadrina E.G.* Latitude- and climate-associated patterns in small mammal fauna changes of the West Yakutia // *Russian J. Theriol.* 2019. V. 18. № 2. P. 33–40.  
<https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.18.2.04>
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D.* Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 2003. V. 20(34). P. 273–309.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>

## Peculiarities of Dynamics and Structure of Communities of Small Mammals at High Latitudes

Ya. L. Volpert<sup>1, #</sup> and E. G. Shadrina<sup>1, ##</sup>

<sup>1</sup> *Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch Russian Academy of Sciences, pr. Lenina, 41, Yakutsk, 677000 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: ylv52@mail.ru*

<sup>##</sup>*e-mail: e-shadrina@yandex.ru*

The studies of communities of small mammals were conducted in Yakutia from 1979 to 2017. It was established that communities of small mammals of the northern sparse forest and especially forest-tundra, where community members are at the limit of their ecological tolerance, have a number of features. Against the background of a decrease in species richness, there is an increasing tendency to monodominance, with periodically alternating dominant species, which, in our opinion, is evidence of adaptations that, to a certain extent, ensure the sustainability of communities.

*Keywords:* small mammals, community, biodiversity, adaptation, stability, North, taiga, north sparse forest, forest tundra