

Научная статья / Original article

УДК 574.2:599.363:630*43

<https://doi.org/10.34130/2306-6229-2022-4-7>

Динамика населения симпатрических видов бурозубок в ходе ветровально-пирогенных сукцессий на охраняемой территории Среднего Урала

Лукьянова Лариса Ефимовна¹, Городилова Юлия Владимировна²

^{1,2} Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия, 620144, ул. 8 Марта, 202;
e-mail: ¹lukyanova@ipae.uran.ru; ²gorodilova@ipae.uran.ru

¹<https://orcid.org/0000-0001-8665-1047>; ²<https://orcid.org/0000-0002-4358-3969>

Аннотация. Изучали динамику численности населения обыкновенной (*Sorex araneus*) и средней (*Sorex caecutiens*) бурозубок, совместно обитающих на территории Висимского заповедника, нарушенной катастрофическим ветровалом и двумя пожарами. Реакция симпатрических видов на ветровальное нарушение отличается: доминирующая ранее обыкновенная бурозубка на начальных стадиях восстановительной сукцессии уступает по численности средней бурозубке. Сходство в реакции видов на пирогенное воздействие заключается в резком снижении их численности в первый год после воздействия каждого из двух пожаров. Отличительные видовые особенности проявляются в темпах восстановления населения в ходе ветровально-пирогенной сукцессии. Среда местообитаний на ветровальном участке для средней бурозубки более благоприятна по сравнению с обыкновенной бурозубкой, которая успешнее восстанавливает численность на пирогенном участке.

Ключевые слова: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, динамика численности, Висимский заповедник, пожар, ветровал, ветровально-пирогенная сукцессия

Для цитирования: Лукьянова Л. Е., Городилова Ю. В. Динамика населения симпатрических видов бурозубок в ходе ветровально-пирогенных сукцессий на охраняемой территории Среднего Урала // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология. 2022. № 4 (24). С. 7-17. <https://doi.org/10.34130/2306-6229-2022-4-7>

Population dynamics of sympatric shrew species during windfall-pyrogenic successions on the reserve territory of the Middle Urals

Larisa E. Lukyanova¹, Julija V. Gorodilova²

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia, 620144, 8 Marta, 202; ¹lukyanova@ipae.uran.ru; ²gorodilova@ipae.uran.ru

¹<https://orcid.org/0000-0001-8665-1047>; ²<https://orcid.org/0000-0002-4358-3969>

Abstract. Population dynamics of living together the common shrew (*Sorex araneus*) and masked shrew (*Sorex caecutiens*) in disturbed by catastrophic windfall and two fires on the territory Visim Reserve were studied. The response of sympatric species to windfall disturbance is different: the previously dominant common shrew is inferior in number to the masked shrew in the initial stages of progressive succession. The similarity in the reaction of species to pyrogenic impact is a sharp decrease in their abundance the next year after each of the two fires. Distinctive species features are expressed in the rate of population recovery during windfall-pyrogenic succession. The habitat environment in the windfall area is more favorable for the masked shrew compared to the common shrew, which more successfully restores abundance in the pyrogenic area.

Keywords: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, population dynamics, Visim reserve, fire, windfall, windfall-pyrogenic succession

For citation: Lukyanova L.E., Gorodilova Ju.V. Population dynamics of sympatric shrew species during windfall-pyrogenic successions on the reserve territory of the Middle Urals. *Vestnik Syktyvkarского университета. Seriya 2. Biologiya, geologiya, himiya, ekologiya = Syktyvkar University Bulletin. Series 2. Biology, geology, chemistry, ecology*, 2022. 4(24):7-17 (In Russ.). <https://doi.org/10.34130/2306-6229-2022-4-7>

Введение. Известно, что для оценки общей устойчивости экосистемы, подвергшейся воздействию мощных возмущающих факторов, необходимы знания о механизмах устойчивости отдельных звеньев ее сложной цепи, что возможно при исследовании более низких уровней – популяций и отдельных организмов, а также надсистемного уровня – абиотической среды [1]. Для выявления механизмов устойчивости отдельных видов крайне важным является изучение динамики экологической структуры их популяций в различных условиях среды – проблемы, которой в экологии придается особое значение [2]. Популяционные реакции вида могут отражать динамику экосистемы в целом, поэтому популяционный подход в случае, когда биология вида изучена достаточно полно, может быть успешно использован для исследования состояния природных экосистем [3; 4].

Существует мнение, что нарушение среды обитания наносит непоправимый ущерб стенобионтным видам, которые обладают консервативной популяционной структурой, и лишь частично отражается на численности всеядных широко распространенных и эврибионтных животных, обладающих лабильными пространственно-этологическими характеристиками [5]. К таким животным относятся широко распространенные виды мелких млекопитающих – грызуны и насекомоядные, которые, являясь важным звеном в трофической цепи природных экосистем, играют существенную биогеоэценологическую роль. Физиологические особенности мелких насекомоядных животных (землероек-бурозубок), которые отличают их от грызунов, заключаются в высоком уровне метаболизма, для поддержания которого зверьки вынуждены часто питаться, поскольку им необходимо огромное количество корма (в основном это беспозвоночные животные разных видов) [6; 7]. Отмеченные физиологические особенности этой группы мелких млекопитающих определяют высокую степень их зависимости от внешних факторов, в первую очередь погодных условий (температурных показателей и атмосферных осадков) [8]. Температура и осадки в разные сезоны влияют на жизнедеятельность бурозубок как непосредственно, так и косвенно, отражаясь на состоянии их кормовой базы.

Изучению популяционной динамики землероек-бурозубок посвящен большой объем работ, но подавляющее их число относится к исследованиям, проведенным в ненарушенной среде обитания. Отмечено, что в условиях естественно нарушенной среды могут проявиться потенциальные особенности видов, которые не наблюдаются в норме, а значит, можно ожидать, что видовые реакции мелких млекопитающих на такие нарушения будут особенно отчетливыми [5]. В настоящее время в научной литературе практически отсутствуют результаты исследований, полученные на основе непрерывных многолетних наблюдений (свыше 25 лет) динамики населения бурозубок в естественно нарушенных местообитаниях [9–12], что и определило цель настоящего исследования. Цель работы – на примере двух совместно обитающих видов бурозубок изучить многолетнюю динамику их населения в экологически нарушенной среде, сформированной последствиями локальных природных катастроф (ветровала и двух пожаров), и выявить особенности реакции симпатрических видов на естественную де-

стабилизацию среды местообитаний. Задачи исследования: 1) изучить динамику обилия обыкновенной и средней бурозубок на двух отличающихся по степени нарушения ветровалом и пожарами участках охраняемой территории в ходе посткатастрофических восстановительных сукцессий; 2) выявить особенности пространственного локального распределения численности землероек в естественно нарушенной среде.

Материал и методы. Материалом для исследования послужили представители рода *Sorex* (Бурозубки) двух видов – обыкновенная (*Sorex araneus* L., 1758) и средняя (*Sorex caecutiens*, Laxm., 1788), относящиеся к семейству *Soricidae* (Землеройки) отряда *Insectivora* (Насекомоядные). В наиболее поздней систематике ранг этого таксона повышен до когорты и валидным названием отряда считается *Eulipotyphla* [13]. Бурозубки были отловлены в лесных сообществах низкогорной части территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал, Свердловская обл., 57°19′–57°31′ с.ш. и 59°20′–59°50′ в.д.). В Свердловской области эти виды распространены повсеместно, обитают в сходных биотопах и являются наиболее многочисленными в населении землероек региона, но средняя бурозубка уступает по численности обыкновенной в 3–5 раз [14; 15]. Обыкновенная и средняя бурозубки имеют ряд биологических и экологических отличительных особенностей, что позволяет данным видам расходиться в пространстве местообитаний и успешно сосуществовать [16; 17].

Исследование проводили на территории Висимского заповедника, подвергшейся ветровальному и дважды пирогенному нарушениям. Изучаемая нами охраняемая территория, занятая в основном липняковым пихтово-еловым лесом, в июне 1995 г. была полностью разрушена катастрофическим ветровалом. После случившегося интенсивного пожара в июне 1998 г. ветровальная территория сгорела не полностью, только около половины ее площади представляло пожарище, в результате сформировались два относительно равных по протяженности граничащих участка, условно названные нами «ветровальным» и «пирогенным», отличающихся по состоянию среды местообитаний животных. Ветровальный участок не пострадал от первого пожара, а пирогенный в 1998 г. был полностью пройден огнем. В августе 2010 г. оба участка подверглись повторно случившемуся пожару: ветровальный участок горел впервые, а пирогенный – вторично. Таким образом, до первого пирогенного воздействия мы анализировали население мелких млекопитающих на единой ветровальной территории, а после пожара 1998 г. оценивали ситуацию на каждом из граничащих участков в отдельности. Описание природных катастрофических явлений, случившихся на территории Висимского заповедника, а также характеристика исследуемых участков приведены в наших предыдущих работах [18; 19]. Проведенный нами ранее количественный анализ микросредовых характеристик местообитаний бурозубок до и после природных нарушений выявил статистически значимые отличия практически по всем анализируемым параметрам, играющим важную роль в обеспечении кормовых и защитных условий местообитаний бурозубок [9].

Бурозубок отлавливали стандартным методом ловушко-линий [20]. Известно, что этот метод повсеместно и в частности на охраняемых территориях более эффективен при отлове и учете мелких грызунов, а для мелких насекомоядных животных наиболее показательным является метод ловчих канавок [21]. Тем не менее, землеройки-бурозубки охотно идут на приманку в давилках, что позволяет использовать метод ловушко-линий для отлова этих животных в разных биотопах в течение многолетнего периода исследований и проводить корректное сравнение полученных данных. На ветровальной территории до первого пожара расставляли 200 ловушек в линию на расстоянии 10 м друг от друга. После пирогенного воздействия, как было отмечено выше,

население бурозубок изучали на двух отличающихся по степени ветровально-пирогенного нарушения участках, на каждом из которых выставляли в линию 100 ловушек, не меняя их первоначальное местоположение и расстояние между ними. Проверку осуществляли ежедневно в утренние часы, время экспозиции линии ловушек составляло 5 суток. На основе данных отловов рассчитывали показатель относительного обилия – число особей на 100 ловушко-суток (ос./100 лов.-сут), значения которого соответствовали уровню численности населения обыкновенной и средней бурозубок. Изучена многолетняя динамика обилия двух видов в период 1995–2022 гг. Отдельно в работе приведены усредненные значения уровня относительной численности бурозубок на начальных стадиях восстановления лесных биоценозов после нарушения их ветровалом (I), первым (II) и повторным (III) пожарами (1996–1997 гг., 1999–2001 гг. и 2011–2013 гг. соответственно). Также проиллюстрированы значения численности двух видов на поздних стадиях ветровальной (IV) и пирогенной (V) сукцессий (2007–2009 гг. и 2020–2022 гг. соответственно). Статистическая обработка материала выполнена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

Результаты исследования и их обсуждение. Анализ многолетней динамики значений численности двух симпатрических видов выявил неоднозначный отклик их населения на ветровальное и пирогенное воздействия. В год ветровала (1995 г.) уровень обилия обыкновенной и средней бурозубок существенно отличался и составил 10.1 и 1.9 ос./100 лов.-сут. соответственно (рис. 1 и 2).

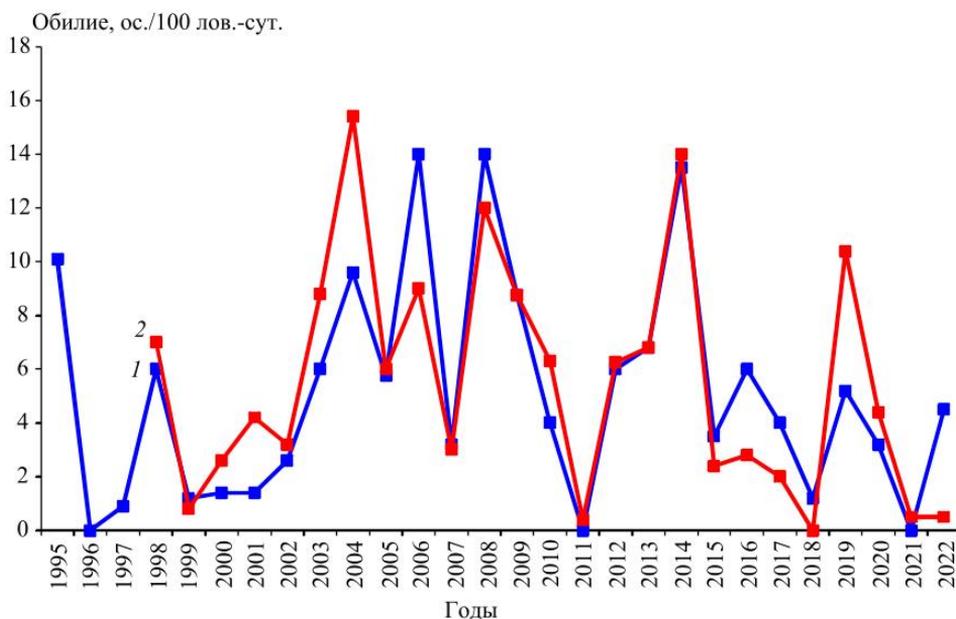


Рис. 1. Многолетнее изменение обилия обыкновенной бурозубки на ветровальном (1) и пирогенном (2) участках территории Висимского заповедника

Статус доминирующей на исследуемой территории до ветровального нарушения обыкновенной бурозубки [9; 11] в этот год не изменился. Смена в численном соотношении совместно обитающих видов произошла на начальных стадиях постветровального восстановления лесных биоценозов (1996–1997 гг.).

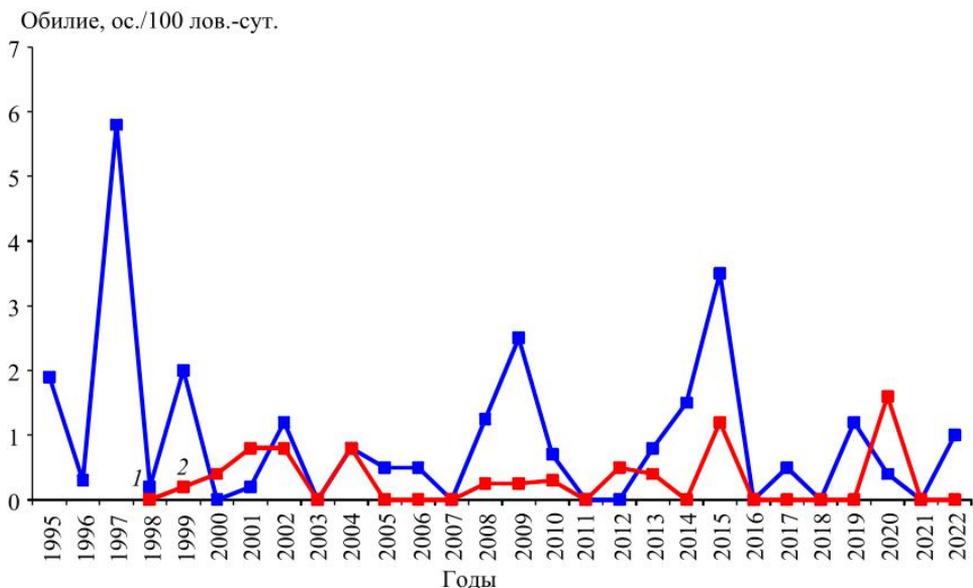


Рис. 2. Многолетнее изменение обилия средней бурозубки на ветровальном (1) и пирогенном (2) участках территории Висимского заповедника

В этот период на ветровальной территории доминирующее положение в группе землероек заняла *Sorex caecutiens*, ее обилие равнялось 3.05 ос./100 лов.-сут., численность населения *Sorex araneus* была невысокой и составила 0.45 ос./100 лов.-сут. (рис. 3). Доминирование средней бурозубки на нарушенной ветровалом территории на ранней стадии восстановления лесных биоценозов после случившегося природного явления дает основание полагать, что среда трансформированных местообитаний является более благоприятной для этого вида по сравнению с обыкновенной бурозубкой, на население которой последствия ветровального воздействия оказали негативное воздействие. В первый постветровальный год (1996 г.) обыкновенная бурозубка в отловах отсутствовала, в ее популяционной динамике наблюдалась фаза депрессии численности. В 1997 г. обилие вида отличалось невысоким уровнем значений, равным 0.45 ос./100 лов.-сут. (см. рис. 1). Наблюдаемое после ветровального нарушения соотношение показателей обилия симпатрических видов изменилось в год воздействия первого пожара в 1998 г., когда в населении средней бурозубки на ветровальном участке были зарегистрированы лишь единичные особи, а в нарушенных пожаром местообитаниях пирогенного участка животные отсутствовали (см. рис. 2). На начальных стадиях пирогенно-ветровальной восстановительной сукцессии на пирогенном участке отмечен рост численности обыкновенной бурозубки, достигший к 2004 г. максимальных значений (15.4 ос./100 лов.-сут., см. рис. 1). Этот вид вновь занял доминирующее положение в группе землероек, о чем свидетельствует уровень его обилия на сравниваемых участках, существенно превышающий уровень населения средней бурозубки не только на начальной стадии ветровально-пирогенной сукцессии, но и на поздних стадиях восстановления после природных катастрофических явлений (рис. 3).

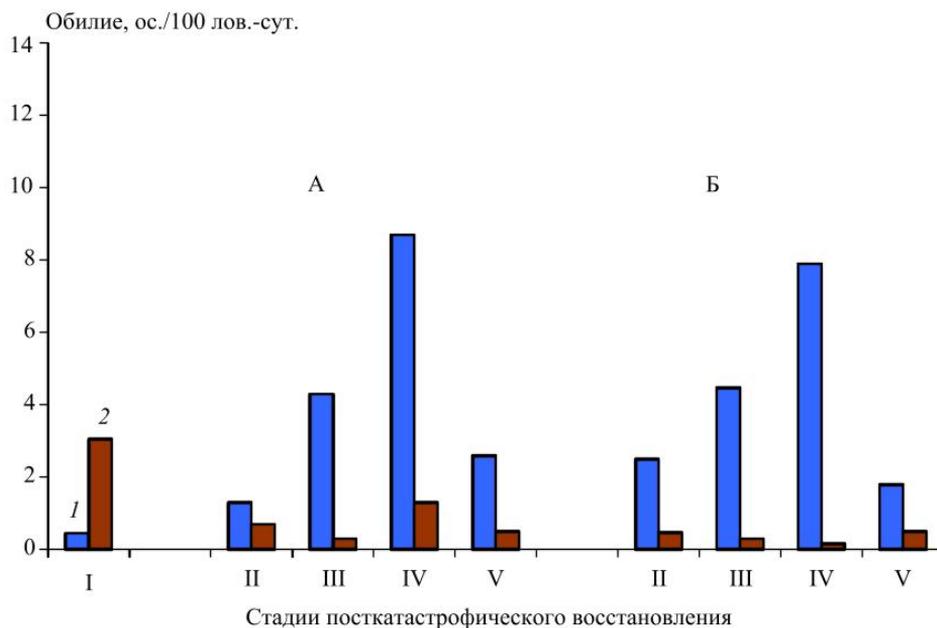


Рис. 3. Обилие обыкновенной (1) и средней (2) бурозубок на разных стадиях посткатастрофических восстановительных сукцессий (А – ветровальный участок, Б – пирогенный участок, описание стадий приведено в тексте)

Последствия трансформации среды местообитаний мелких насекомоядных животных после воздействия первого пожара отразились на значениях обилия обоих симпатрических видов в ходе их многолетней популяционной динамики. В целом уровень населения *Sorex araneus* был выше на пирогенном участке, а *Sorex caecutiens* преобладала по численности в ветровальных местообитаниях (см. рис. 1 и 2). В период до пирогенного нарушения ветровального участка лишь в 2006 и 2009 гг. население обыкновенной бурозубки отличалось высоким уровнем значений. После случившегося пожара в 2010 г., в период начальных стадий пирогенной сукцессии (2011–2014 гг.), обилие вида в ветровальных местообитаниях не отличалось от населения пирогенного участка, который дважды подвергся воздействию огнем (см. рис. 1). В год, предшествующий возникновению второго пожара (2009 г.), значения обилия обыкновенной бурозубки на сравниваемых участках не отличались (8.75 и 8.80 ос./100 лов.-сут., см. рис. 1). Это свидетельствует о сходных условиях среды местообитаний животных на участках, которые сформировались в ходе посткатастрофического восстановления лесных биоценозов. Отклик населения обыкновенной бурозубки на повторное пирогенное нарушение был подобен реакции вида на воздействие первого пожара. На второй год после возникших неблагоприятных явлений в обоих случаях в населении вида наблюдалась «депрессия» численности. На основании приведенных результатов можно сделать вывод о сходстве в реакции обыкновенной бурозубки на разные виды естественных нарушений в самый ранний период их воздействия. Как ветровальное, так и пирогенное нарушение негативно отразились на динамике обилия вида на начальных стадиях посткатастрофических сукцессий и, вероятно, стали причиной «депрессии» ее численности. Наряду с этим следует отметить, что условия местообитаний на более поздних стадиях восстановительных сукцессий (2000–2004 гг.) были экологически благоприят-

ными для этого вида на пироженном участке, что способствовало существенному росту численности обыкновенной бурозубки в этот период (см. рис. 1 и 3).

Динамика значений обилия населения средней бурозубки после повторного пожара была иной по сравнению с обыкновенной бурозубкой. Численность *Sorex caecutiens* на ветровальном участке превышала значения данного показателя на пироженном участке (см. рис. 2). Исключение составили периоды поздней стадии постветровального восстановления (2000–2001 гг.), а также ранней стадии пироженной сукцессии после пожара 2010 г. (2012 г.) и поздней стадии посткатастрофического демулационного процесса (2020 гг.), когда численность вида была выше на пироженном участке. Анализ динамики численности средней бурозубки на ветровальном участке и в нарушенных пожаром местообитаниях в ходе посткатастрофического восстановления подтверждает вывод о негативном отклике вида на пироженное воздействие. Судя по изменению направления кривых многолетних значений обилия двух видов бурозубок, периоды их высокой численности на сравниваемых участках не совпадают (см. рис. 1 и 2). Асинхронный характер изменения значений обилия симпатрических видов может косвенно указывать на наличие межвидовой конкуренции. Мы оценили взаимосвязанность численности их населения за весь многолетний период и на отдельных стадиях восстановления с помощью рангового коэффициента Спирмена. На начальных стадиях ветровальной сукцессии лесных биоценозов статистически значимая связь показателей обилия двух видов не обнаружена ($r_s=0.16$; $p > 0.05$). Связь между значениями численности обыкновенной и средней бурозубок на ветровальном ($r_s=0.35$; $p > 0.05$) и пироженном ($r_s=0.13$; $p > 0.05$) участках также не найдена. На основании полученных результатов можно вынести предположение об отсутствии выраженной межвидовой конкуренции двух симпатрических видов в нарушенных местообитаниях исследуемой территории Висимского заповедника.

Анализируя особенности реакции симпатрических видов на пироженные нарушения, случившиеся в разное время, выявили сходство, наблюдаемое в первый год после воздействия ветровала (1996 г.) и второго пожара (2011 г.). В обоих случаях в нарушенных ветровалом и повторным пожаром местообитаниях в населении симпатрических видов наблюдалось резкое падение их численности (см. рис. 1 и 2). Отличительные особенности отмечены нами в реакции видов на первое пироженное воздействие. Население обыкновенной и средней бурозубок в первый год после случившегося пожара (1999 г.) на пироженном участке характеризовалось близкими по уровню низкими значениями (0.8 и 0.2 ос./100 лов.-сут. соответственно). На ветровальном участке уровень обилия средней бурозубки был выше по сравнению с обыкновенной бурозубкой (2.0 и 1.2 ос./100 лов.-сут. соответственно, см. рис. 1 и 2).

Выявленные особенности в популяционной динамике симпатрических видов, обитающих в условиях естественно нарушенной среды на территории Висимского заповедника, могут быть объяснены как комплексом факторов экзогенного характера (погодные условия), так и эндогенными (внутрипопуляционными) причинами. Целью нашего исследования не являлся анализ влияния температурных показателей и влажности на численность населения сравниваемых видов в разные периоды наблюдений. Внутрипопуляционные показатели (демографический и половозрастной состав населения) мы также не рассматривали. Основная цель проведенного нами исследования заключалась в оценке состояния населения симпатрических видов бурозубок, обитающих в сходных условиях внешней среды (температурные показатели и состояние влажности), в местообитаниях, отличающихся по степени нарушения природными катастрофическими факторами. В комплексе возможных факторов, влияющих на популяционную динамику обыкновенной и средней бурозу-

бок, обитающих в естественно нарушенных лесных биоценозах, наиболее важным является состояние среды их местообитаний. Последствия природных катастрофических явлений приводят к изменению кормовых и защитных условий местообитаний мелких насекомоядных животных, которые не отвечают экологическим предпочтениям видов, что приводит к локальному перераспределению их численности на участках нарушенной охраняемой территории.

Заключение. Обобщая результаты данных, полученных в ходе проведенного исследования, можно сформулировать следующие выводы:

1. Реакция симпатрических видов на ветровальное нарушение отличается: доминирующая до природных катастрофических явлений в местообитаниях охраняемой территории обыкновенная бурозубка на начальных стадиях восстановительной сукцессии уступает по численности средней бурозубке.

2. Сходство в реакции видов на пирогенное воздействие заключается в резком снижении их численности в нарушенных огнем местообитаниях в первый год после воздействия каждого из двух пожаров.

3. Отличительные видовые особенности проявляются в темпах восстановления населения в ходе ветровально-пирогенной сукцессии.

4. Скорость восстановительных процессов симпатрических видов в нарушенных местообитаниях связана, в первую очередь, со степенью их экологической толерантности.

5. Население обыкновенной бурозубки более успешно восстанавливает численность в пирогенных местообитаниях, а население средней бурозубки – в условиях ветровально нарушенной среды.

6. Среда местообитаний на ветровальном участке для средней бурозубки является более благоприятной по сравнению с обыкновенной бурозубкой, которая экологически толерантна к условиям пирогенного участка.

7. По характеру восстановления численности симпатрических видов на нарушенных территориях после внешних неблагоприятных воздействий можно судить об их реакции на дестабилизирующие факторы различного генезиса.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Список источников

1. Экосистемы в критических состояниях / отв. ред. Ю. Г. Пузаченко. М.: Наука, 1989. 155 с.
2. Шварц С. С. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии : доклады V Всесоюз. конф. М., 1973. С. 21–31.
3. Шилов И. А. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1991. С. 151–172.
4. Шилова С. А. Состояние популяций млекопитающих в условиях критических антропогенных нагрузок // Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. С. 144–159.
5. Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
6. Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
7. Ochosińska D., Taylor J. R. E. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. 2005. Vol. 78. Pp. 808–818.
8. Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 770 с.

9. Лукьянова Л. Е., Лукьянов О. А. Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
10. Лукьянова Л. Е. Сопряженность симпатрических видов мелких млекопитающих в контрастных условиях среды // Экология. 2013. № 1. С. 65–72.
11. Лукьянова Л. Е. Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2013. 42 с.
12. Kelly L. T., Nimmo D. G., Spence-Bailey L. M., Haslem A., Watson S. J., Clarke M. F., Bennett A. F. Influence of fire history on small mammal distributions: insights from a 100-year post-fire chronosequence // Diversity Distrib. 2011. Vol. 17. Pp. 462–473.
13. Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 2006. 297 с.
14. Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Екатеринбург, 1996. 268 с.
15. Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Васильева И. А., Кузнецова И. А. Млекопитающие Свердловской области : справ.- определитель. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.
16. Шварц Е. А., Демин Д. В., Замолотчиков Д. Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.
17. Sheftel V. I. Spatial distribution of nine species of shrews in the central Siberian taiga // In Merritt J. F., Kirkland G. L. & Rose R. K. (Eds.), *Advances in the biology of shrews*. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History, Special publication 18. 1994. Pp. 45–55.
18. Лукьянова Л. Е. Динамика пространственного распределения численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в меняющихся биотопических условиях на охраняемой территории Среднего Урала // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина. 2020. Вып. 1 (13). С. 28–39.
19. Лукьянова Л. Е. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) и темная полевка (*Microtus agrestis* L.) в ветровально-пирогенных местообитаниях охраняемой территории Среднего Урала // Вестник Сыктывкарского университета. Серия 2. Биология, геология, химия, экология. Сыктывкар: Изд-во СГУ им. Питирима Сорокина. 2020. Вып. 4 (16). С. 5–19.
20. Карасева Е. В., Телицина А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых исследованиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука, 1996. 227 с.
21. Бобрецов А. В., Куприянова И. Ф., Калинин А. А., Купцов А. В., Лукьянова Л. Е., Щипанов Н. А. Методы учета мелких млекопитающих в заповедниках // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России : материалы науч.-практ. конф. Рязань, 2005. Вып. 24. С. 586–593.

References

1. *Ekosistemy v kriticheskikh sostoyaniyah* [Ecosystems in critical states] / Managing Editor YU. G. Puzachenko. Moscow: Nauka, 1989. 155 p. (In Russ.).
2. SHvarc S. S. Theoretical foundations and principles of ecology]. *Sovremennye problemy ekologii: doklady V Vsesoyuz. konf.* [Modern problems of ecology: reports of the V All-Union Conference]. Moscow, 1973. Pp. 21–31. (In Russ.).
3. SHilov I. A. Population dynamics and population cycles. *Struktura populyacij u mlekopitayushchih. Voprosy teriologii* [Structure of populations in mammals. Issues of theriology]. Moscow, 1991. Pp. 151–172. (In Russ.).
4. SHilova S. A. State of mammal populations under conditions of critical anthropogenic loads. *Ekologiya populyacij: struktura i dinamika* [Ecology of populations: structure and dynamics]. Moscow, 1995. Pp. 144–159. (In Russ.).
5. SHilova S. A. *Populyacionnaya ekologiya kak osnova kontrolya chislennosti melkih mlekopitayushchih* [Population ecology as the basis for the control of the number of small mammals]. Moscow: Nauka, 1993. 201 p. (In Russ.).

6. Dokuchaev N. E. *Ekologiya burozubok Severo-Vostochnoj Azii* [Ecology of shrews of Northeast Asia]. Moscow: Nauka, 1990. 160 p. (In Russ.).
7. Ochośnińska D., Taylor J. R. E. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 2005. Vol. 78. Pp. 808–818.
8. Ivanter E. V. *Ocherki populyacionnoj ekologii melkih mlekopitayushchih na severnoj periferii areala* [Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range]. Moscow: *Tovariščestvo nauchnyh izdanij KMK* [Association of Scientific Publications KMK], 2018. 770 p. (In Russ.).
9. Luk'yanova L. E., Luk'yanov O. A. Ecologically Destabilized Environments: Impact on Small Mammal Populations. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2004. No 3. Pp. 210–217. (In Russ.).
10. Luk'yanova L. E. Ecologically Destabilized Environments: Impact on Small Mammal Populations. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2013. No 1. Pp. 65–72. (In Russ.).
11. Luk'yanova L. E. *Melkie mlekopitayushchie v ekologicheski destabilizirovannoj srede: posledstviya lokal'nyh prirodnyh katastrof* [Small mammals in an ecologically destabilized environment: consequences of local natural disasters] : avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ekaterinburg, 2013. 42 p. (In Russ.).
12. Kelly L. T., Nimmo D. G., Spence-Bailey L. M., Haslem A., Watson S. J., Clarke M. F., Bennett A. F. Influence of fire history on small mammal distributions: insights from a 100-year post-fire chronosequence. *Diversity Distrib.* 2011. Vol. 17. Pp. 462–473.
13. Pavlinov I. Ya. *Sistematika sovremennyh mlekopitayushchih* [Systematics of modern mammals]. Moscow: Publishing house of the Moscow State University (MGU), 2006. 297 p. (In Russ.).
14. Bol'shakov V. N., Vasil'ev A. G., SHarova L. P. *Fauna i populyacionnaya ekologiya zemlerok Urala (Mammalia, Soricidae)* [Fauna and population ecology of Ural shrews (Mammalia, Soricidae)]. Ekaterinburg: Publishing house of the «Ekaterinburg», 1996. 268 p. (In Russ.).
15. Bol'shakov V. N., Berdyugin K. I., Vasil'eva I. A., Kuznecova I. A. *Mlekopitayushchie Sverdlovskoj oblasti: Sprav.–opredelitel'* [Mammals of the Sverdlovsk region: Reference book]. Ekaterinburg: Publishing house of the «Ekaterinburg», 2000. 240 p. (In Russ.).
16. SHvarc E. A., Demin D. V., Zamolodchikov D. G. *Ekologiya soobshchestv melkih mlekopitayushchih lesov umerennogo poyasa (na primere Valdajskoj vozvyshehnosti)* [Ecology of communities of small mammals in temperate forests (on the example of the Valdai Upland)]. Moscow: Nauka, 1992. 127 p. (In Russ.).
17. Sheftel B. I. Spatial distribution of nine species of shrews in the central Siberian taiga. In J. F. Merritt, G. L. Kirkland & R. K. Rose (Eds.), *Advances in the biology of shrews*. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History, Special publication 18. 1994. Pp. 45–55.
18. Luk'yanova L. E. Dynamics of the spatial distribution of the number of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in changing biotope conditions in the protected area of the Middle Urals. *Vestnik Syktyvkar'skogo universiteta. Seriya 2. Biologiya, geologiya, himiya, ekologiya* [Syktyvkar University Bulletin. Series 2. Biology, geology, chemistry, ecology. Syktyvkar: Publishing house of the Syktyvkar State University], 2020. Iss. 1(13). Pp. 28–39. (In Russ.).
19. Luk'yanova L. E. The root vole (*Microtus oeconomus* Pall.) and the field vole (*Microtus agrestis* L.) in windfall-pyrogenic habitats of the protected area of the Middle Urals. *Vestnik Syktyvkar'skogo universiteta. Seriya 2. Biologiya, geologiya, himiya, ekologiya* [Syktyvkar University Bulletin. Series 2. Biology, geology, chemistry, ecology. Syktyvkar: Publishing house of the Syktyvkar State University], 2020. Iss. 4(16). Pp. 5–19. (In Russ.).
20. Karaseva E. V., Telicina A. YU. *Metody izucheniya gryzunov v polevyh issledovaniyah: Uchety chislenosti i mechenie* [Methods for the study of rodents in field studies: Accounts of abundance and tagging]. Moscow: Nauka, 1996. 227 p. (In Russ.).
21. Bobrecov A. V., Kupriyanova I. F., Kalinin A. A., Kupcov A. V., Luk'yanova L. E., SHCHipanov N. A. Methods for counting small mammals in reserves. *Rol' zapovednikov lesnoj zony v sohranenii i izuchenii biologicheskogo raznoobraziya evropejskoj chasti Rossii: Materialy nauch.-prakt. konf.* [The role of forest zone reserves in the conservation and study of the biological diversity of the European part of Russia: Proceedings of scientific-practical. conf.]. Iss. 24. Ryazan', 2005. Pp. 586–593. (In Russ.).

Информация об авторе / Information about the author

Лукьянова Лариса Ефимовна

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной экологии,
Researcher ID: AAZ-9286-2020

ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия, 620144, ул. 8 Марта, 202

Lukyanova Larisa Ephimovna

Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher Laboratory of Evolutionary Ecology,
Researcher ID: AAZ-9286-2020

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch Russian Academy of Sciences (IPAE UB RAS), Ekaterinburg, Russia, 620144, 8 Marta, 202

Городилова Юлия Владимировна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории эволюционной экологии,
Researcher ID: A-5809-2017

ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия, 620144, ул. 8 Марта, 202

Gorodilova Julija Vladimirovna

Researcher Laboratory of Evolutionary Ecology, Researcher ID: A-5809-2017

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch Russian Academy of Sciences (IPAE UB RAS), Ekaterinburg, Russia, 620144, 8 Marta, 202

Статья поступила в редакцию / The article was submitted
Одобрена после рецензирования / Approved after reviewing
Принята к публикации / Accepted for publication

22.09.2022
26.09.2022
27.09.2022