

УДК 599.3:577.486

## ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГРАДИЕНТЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

© 2008 г. А. В. Бобрецов<sup>1</sup>, И. Ф. Куприянова<sup>1</sup>, А. А. Калинин<sup>2</sup>,  
Л. Е. Лукьянова<sup>3</sup>, Н. А. Щипанов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Печоро-Ильчский государственный природный заповедник, пос. Якшиа

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

<sup>3</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Проанализированы данные по отловам мелких млекопитающих в канавки, полученные на пяти стационарах, расположенных в пределах одного градуса широты в зоне тайги на Европейской части России от Вельска до гор Урала. При продвижении на восток увеличивается неблагоприятность климатических условий: понижается среднегодовая температура и средняя температура июля, сокращается сумма эффективных температур, продолжительность безморозного периода и повышается амплитуда годовых колебаний температуры. Вместе с тем в том же направлении возрастает сложность и разнообразие растительности, причем наибольшее разнообразие приходится на горные районы, где климатические условия наиболее суровы. Биологическое разнообразие мелких млекопитающих возрастает по градиенту разнообразия растительности и против климатического градиента. Одновременно с возрастанием биологического разнообразия к востоку возрастает и суммарная биомасса мелких млекопитающих. Поскольку в расчеты была взята августовская численность, биомассу можно рассматривать как показатель урожайности экосистемы. Это позволяет заключить, что продуктивность экосистем положительно связана с их разнообразием, которое в данной ситуации оказывается более значимым, чем климатические факторы.

Видовое разнообразие отражает сложность строения и структуру сообщества и может быть охарактеризовано числом видов (видовым богатством) и выравненностью, основанной на показателях значимости вида (численности, биомассы, продуктивности), его положении в структуре доминирования [26, 28, 29, 42]. Оно положительно связано с продуктивностью экосистем, их пространственной неоднородностью, эволюционным возрастом и отрицательно – с суровостью среды [4, 10, 30]. Вместе с тем конкретное проявление этих взаимосвязей может носить различный характер [34, 36]. При этом представляет интерес выяснение относительной значимости климатических и биотических факторов. Известно, что при продвижении в одном направлении факторы среды могут изменяться по-разному. Например, в горных ландшафтах по сравнению с равнинными в значительной степени возрастает пространственная мозаичность местообитаний [6], усложняется структура растительных сообществ, но вместе с тем увеличивается и суровость климата. При этом в одних случаях в горной тайге происходит увеличение показателей видового разнообразия мелких млекопитающих [7, 22], а в других – их уменьшение [8, 32].

Мы полагаем, что исследование изменения разнообразия в условиях противопоставленных

градиентов может внести вклад в понимание общих закономерностей функционирования биоты. Такую ситуацию можно наблюдать на Европейском Севере. Здесь в долготном направлении отчетливо выражены противопоставленные градиенты климатических и биотических условий. Они проявляются в увеличении суровости климата к Уральским горам, и одновременно в этом же направлении меняется структура растительного покрова, происходит усложнение ее состава. Модельной группой послужили мелкие млекопитающие. Эти животные имеют относительно высокий уровень обмена и высокозависимы как от кормовых, так и от температурных характеристик среды [39, 46]. Кроме того, известно, что в населении мелких млекопитающих на этом отрезке происходят качественные и количественные изменения [19], что соответственно должно отражаться и на показателях разнообразия.

Несмотря на то что оценка биомассы во многих случаях не является одновременно и оценкой продуктивности экосистемы [28], мы сочли целесообразным использовать в анализе и эту характеристику. В случае мелких млекопитающих оценка биомассы во время максимума сезонной численности отражает то, что Одум [28] называет “валовой продукцией экосистемы”.

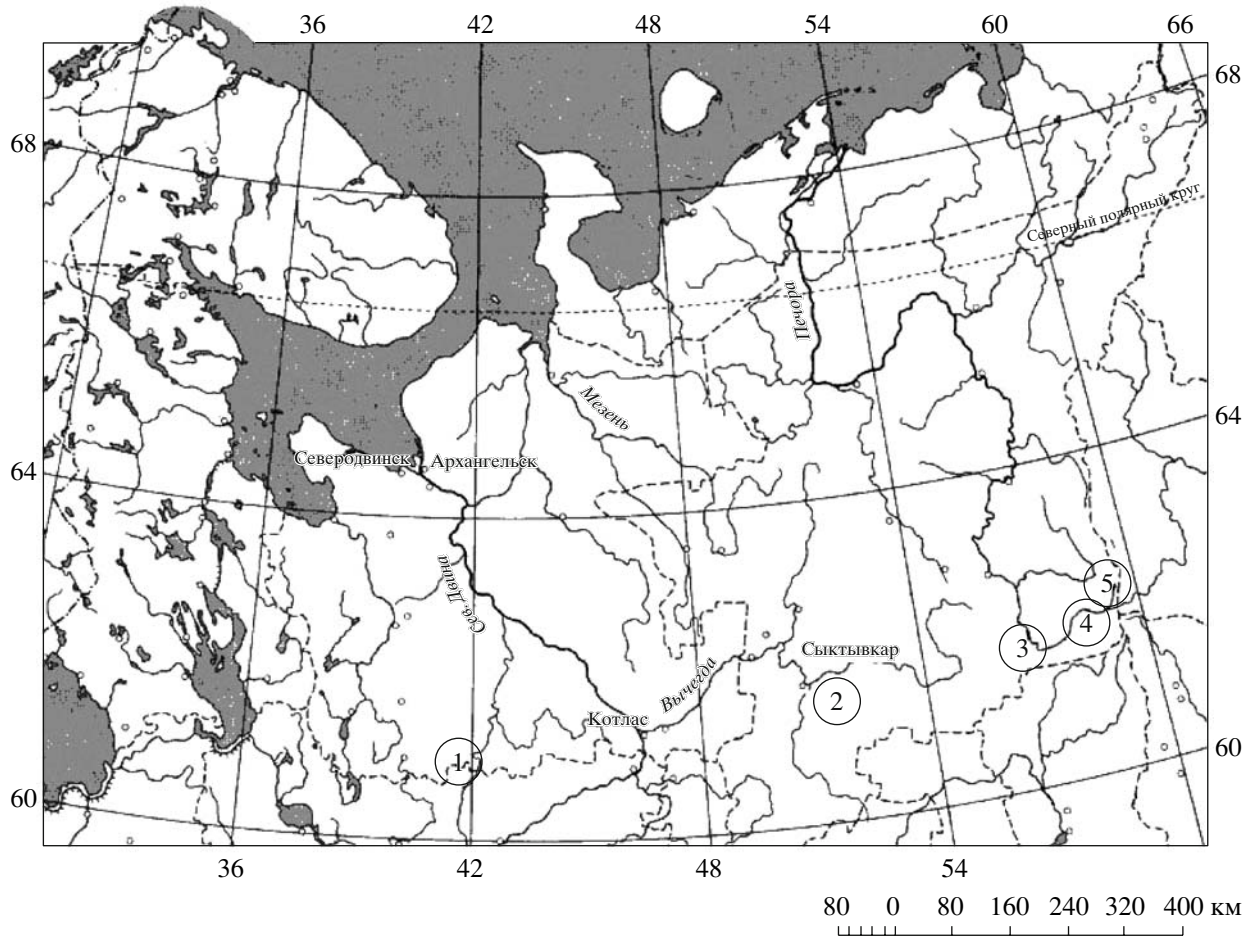


Рис. 1. Схема размещения стационаров.

1 – Раменье, 2 – Дань, 3 – Якша, 4 – Гаревка, 5 – Яныпунер.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы для публикации собраны в ходе многолетних (больше 8 лет на каждом стационаре) исследований по мелким млекопитающим на севере Русской равнины и Северном Урале. В результате анализ видового разнообразия этой группы животных удалось провести по пяти стационарам, расположенным примерно (меньше одного градуса различий) на одной широте (рис. 1). Расстояние между крайними пунктами составило 850 км. Три стационара (Раменье, Дань, Якша) находятся в пределах Русской равнины, два других – в пределах Уральской горной страны (Гаревка, Яныпунер). Из них Раменье, Дань и Якша расположены в подзоне средней, а Яныпунер – в подзоне северной тайги.

Обилие животных оценивали при помощи ловчих канавок длиной 50 м с пятью цилиндрами каждая. Всего поймано 35 тыс. экземпляров разных видов. За единицу учета принималось число зверьков, отловленных за 10 сут учета (экз. на 10 канавко-сут). Этот показатель можно легко

перевести в другой, также широко применявшийся в практике полевых исследований – на 100 конусо-сут, для чего достаточно первый из них лишь удвоить. Поскольку абсолютные учеты животных не проводились, то для оценки биомассы мелких млекопитающих использовали относительные показатели: среднюю массу каждого вида умножали на его относительную численность. Аналогичный показатель применяли Максимов и Ермаков [24] для расчетов продуктивности сообществ *Micro mammalia*.

В работе использовано два индекса разнообразия – показатель Симпсона и показатель среднего числа морф Животовского [12]. Первый рассчитывается по формуле  $D = 1/\sum p_i^2$ , второй –  $\mu = (\sum \sqrt{p_i})^2$ , где  $p_i$  – доля вида в выборке. Показатель Симпсона в данной форме нередко называют еще индексом полидоминантности. Он широко применяется в экологических работах и, по мнению Песенко [29], является более предпочтительным по сравнению с другими индексами.

**Таблица 1.** Климатические и биотические показатели разных ландшафтных районов Европейского Севера

Показатель	Раменьё (Вельск)	Дань	Якша	Гаревка	Яньпупунер
Среднегодовая температура воздуха, °С	1	0	-0.8	-1.5	-2.0
Января	-12.7	-16	-17.9	-19	-21
Июля	17	17.5	16.3	16.0	15
Сумма температур свыше 10°	1600	1500	1400	1100	900
Годовая амплитуда	29.7	33.5	34.2	35.0	36.0
Сумма осадков за год, мм	514	540	627	710	900
Гидротермический индекс	1.2	1.4	1.5	2.3	3.0
Безморозный период, сут	105	100	80	70	60

Этот индекс чувствителен к обилию обычных видов и поэтому, как правило, реагирует на перестройку в структуре доминирования сообществ мелких млекопитающих [23]. Показатель Животовского сильнее зависит от изменения в обилии редких видов, что при одинаковом видовом богатстве имеет определенные преимущества. Кроме этих показателей, рассчитывался индекс редких морф Животовского  $h = 1 - \mu/m$ , отражающий выравненность сообщества. Однако в такой форме увеличение значений этого индекса свидетельствуют о неравномерности распределения видов в сообществе и для того, чтобы его величина увеличивалась при возрастании выравненности, данная формула была модифицирована  $h_m = \mu/m$ . Показатели разнообразия рассчитывались с учетом относительной численности.

Для характеристики климата использовали данные по температуре воздуха, сумме осадков, гидротермическому коэффициенту (отношение тепла и влаги за период с температурой свыше 10°C) и безморозному периоду [1–3, 15, 16].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Климатические и биотические градиенты.* Изменение средней температуры воздуха имеет четко выраженный градиент – понижение с запада на восток (табл. 1). Континентальность климата (годовая амплитуда температуры) в этом направлении возрастает, в результате чего количество тепла уменьшается. Сумма эффективных температур (свыше 10°) в горах Северного Урала по сравнению с западными районами меньше на 700°. Безморозный период короче на 25 сут. Количество осадков, наоборот, к Северному Уралу увеличивается и достигает максимального значения на его западных склонах.

С запада на восток изменяется и структура лесных экосистем. Стационар Раменьё расположен в зоне ладожско-северодвинских среднетаежных лесов, Дань – в зоне вычегодских лесов, а Якша – на западной окраине полидоминантной темно-

хвойной тайги Урала [31]. Первый характеризуется монодоминантной структурой древостоев, преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе черники и брусники и сплошным покровом из зеленых мхов, который представлен небольшим числом видов. Флора трав и кустарничков немногочисленна, эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса упрощена [9]. На втором стационаре появляются отдельные сибирские виды растений, однако структура лесного сообщества все еще сохраняет типичные черты монодоминантной тайги. Территория третьего стационара характеризуется значительным участием сибирских видов в кустарничковом и травяно-кустарничковом ярусах. Структура леса здесь больше соответствует полидоминантной тайге. Стационары в предгорьях (Гаревка) и горах (Яньпупунер) Северного Урала покрывает полидоминантная тайга в наиболее богатом варианте. Доля сибирских видов в травяно-кустарничковых ярусах возрастает. Для лесов предгорий характерно развитие мощного мохового покрова и повышенная роль трав в наземных ярусах, для горно-таежных экосистем – преобладание трав над кустарничками и широкое распространение травянистых, особенно папоротниковых, типов леса [31]. При продвижении на восток общее число видов сосудистых растений возрастает от 162 видов в темнохвойных лесах в Раменьё, до 270 видов в горной тайге. В еловых лесах в среднем на один тип леса в Дани приходится 22.2 вида сосудистых растений [17], в Якше – 32.7 видов, а в полидоминантных горных лесах – 66.2 вида [35]. Таким образом, суровость климата в целом повышается при продвижении на восток, а в растительных сообществах, напротив, наблюдается переход от более простых вариантов монодоминантной тайги к более сложным вариантам полидоминантной тайги. Это сопровождается увеличением видового богатства. Максимальная сложность и видовое богатство растительных сообществ достигается в горах.

**Таблица 2.** Структура сообществ (%) и численность мелких млекопитающих в различных районах Европейского Севера

Вид	Раменьё	Дань	Якша	Гаревка	Яньпупунер
<i>Sorex araneus</i>	39.6	26.4	24.7	23.1	22.8
<i>Sorex isodon</i>	1.3	4.8	0.8	2.9	10.5
<i>Sorex tundrensis</i>	0.0	0.1	0.5	0.5	1.6
<i>Sorex caecutiens</i>	28.0	35.2	20.8	21.3	7.7
<i>Sorex minutus</i>	7.3	6.0	7.2	2.0	2.6
<i>Sorex minutissimus</i>	1.3	1.7	0.6	0.1	0.2
<i>Neomys fodiens</i>	2.2	1.1	0.4	0.2	0.5
<i>Talpa europaea</i>	0.3	0.1	0.9	0.9	3.6
<i>Clethrionomys rutilus</i>	3.5	7.0	17.0	15.2	9.2
<i>Clethrionomys glareolus</i>	7.1	4.5	7.4	10.2	6.4
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	0.0	0.0	0.08	0.9	1.3
<i>Microtus agrestis</i>	2.6	9.7	11.9	4.4	7.9
<i>Microtus oeconomus</i>	0.8	1.4	0.8	3.5	6.0
<i>Microtus arvalis</i>	0.01	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Arvicola terrestris</i>	0.6	0.4	0.0	0.1	6.3
<i>Myopus schisticolor</i>	0.1	1.0	6.1	13.2	4.9
<i>Sicista betulina</i>	5.2	0.7	0.8	1.5	8.5
<i>Micromys minutus</i>	0.1	0.1	0.02	0.01	0.00
Число зверьков	14340	3840	4463	8348	4073
Число канавко-суток	4940	1139	1083	673	283
Численность, экз. на 10 канавко-сут	29.0	33.7	41.2	124.1	144.1

*Особенности населения мелких млекопитающих разных районов.* Население мелких млекопитающих разных районов Европейского Севера представлено в основном одними и теми же видами, их число варьирует от 16 до 17. Небольшие различия в видовом составе заключаются в том, что в самом западном районе (Раменьё) обнаружена обыкновенная полевка, отсутствующая на других стационарах, а в восточных районах отмечены красно-серая полевка и тундрная бурозубка. В горном районе из общего списка выпадает мышшь-малютка. Однако удельный вес этих видов в уловах незначителен.

Обилие мелких млекопитающих нарастает с запада на восток и особенно возрастает в горах Северного Урала (табл. 2). Доля сибирских видов мелких млекопитающих увеличивается от 35% в Рамени до 57.7% на Гаревке, однако в горах удельный вес этого фауно-генетического комплекса вновь понижается до 41.2%.

В западных районах в населении *Micromammalia* существенно преобладают насекомоядные. Их доля в Вельске составляет 80.0%, в Дани – 75.4%, в Якше – 55.9%, а в горах Северного Урала соотношение насекомоядных и грызунов выравнивается (49.5%).

Практически повсеместно в уловах доминирует обыкновенная бурозубка, ее доля с запада на восток изменяется от 39.6 до 22.8%. Вторым по значимости видом на всех стационарах, за исключением горного (Яньпупунер), выступает средняя бурозубка. Ее удельный вес варьирует вне зависимости от каких-либо градиентов среды. Минимальная доля этого вида отмечена в горном районе (7.7%). Среди доминирующих видов на юге Архангельской области первое место в уловах занимает рыжая полевка, а в восточных районах – красная полевка, о чем уже упоминалось в литературе [19].

Помимо численности и структуры доминирования, различия заключаются также в увеличении доли серых полевок и ряда редких видов. Доля таких видов, как лесной лемминг, водяная полевка, равнозубая и тундрная бурозубки и европейский крот, в равнинных районах не превышает 4%, в предгорьях Урала – 17.6%, а в горах – 26.9%.

*Биомасса мелких млекопитающих разных районов.* Суммарная биомасса мелких млекопитающих увеличивается с запада на восток (табл. 3) параллельно росту общего обилия. Изменение суммарной биомассы происходит также и за счет

**Таблица 3.** Суммарная биомасса и индексы разнообразия мелких млекопитающих в различных районах Европейского Севера

Показатель	Раменьё	Дань	Якша	Гаревка	Яныпунер
Биомасса, кг/10 сут	0.318	0.375	0.580	1.832	3.324
Индекс Симпсона (D)	3.99	4.62	6.17	6.67	9.27
Индекс Животовского ( $\mu$ )	8.62	9.31	9.69	10.34	13.16
Индекс выравненности ( $h_m$ )	0.54	0.55	0.57	0.63	0.82

увеличения численности грызунов (больших по массе по сравнению с землеройками). На их долю в Раменьё приходится всего лишь 43.2%, в Дани – 58.9, в Якше – 69.9, а на Урале – более 72%. В соответствии с этим изменяется доминантная структура сообществ животных. В Раменьё и Дани основной вклад в суммарную биомассу дает обыкновенная бурозубка. В Якше общую продуктивность определяют красная и темная полевки. На Гаревке второе место после красной полевки занимает лесной лемминг. В горном районе основной вклад в суммарную биомассу вносит водяная полевка, на долю которой приходится 31%.

Урожайность сообщества в целом зависит от его первичной продуктивности, которая в свою очередь связана с суммой эффективных температур (свыше 10°). Можно было бы ожидать, что общая биомасса мелких млекопитающих будет убывать параллельно с уменьшением этой величины. В действительности мы обнаружили достоверную отрицательную корреляцию ( $r = -0.92$ ;  $P = 0.006$ ). Также отрицательные корреляции выявлены и с другими климатическими характеристиками, значимыми для продуктивности растительности: среднегодовой температурой ( $r = -0.85$ ;  $P = 0.65$ ), средними температурами июля ( $r = -0.92$ ;  $P = 0.03$ ), продолжительностью безморозного периода ( $r = -0.88$ ;  $P = 0.04$ ). Таким образом, в рассмотренном случае климатические характеристики не могут объяснить наблюдаемый эффект увеличения биомассы.

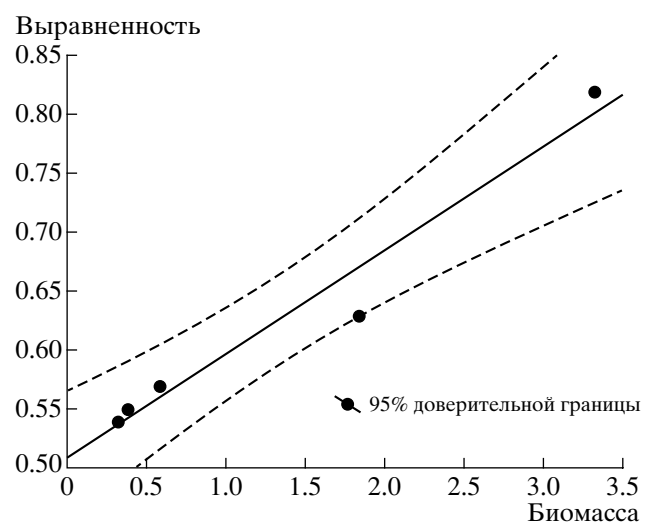
**Индексы видового разнообразия.** Показатели видового разнообразия являются интегральными оценками структуры сообществ. Их значения нарастают при продвижении с запада на восток (см. табл. 3). Перестройки в сообществах животных затрагивают, прежде всего, их доминантную структуру. Следует отметить, что в пределах равнинных лесных экосистем индексы разнообразия увеличиваются постепенно и на незначительную величину. Переход от Русской равнины к Уральской горной стране сопровождается существенным их возрастанием.

Для всех стационаров отмечена достоверная корреляция индексов разнообразия и биомассы, однако наиболее высока связь с индексом выравненности (рис. 2). Коэффициенты корреляции ( $r$ ) биомассы составили: с индексом Симпсона +0.94

( $p < 0.015$ ), с индексом Животовского +0.97 ( $p < 0.007$ ) и +0.98 ( $p < 0.003$ ) с индексом выравненности. В результате, общая биомасса мелких млекопитающих оказалась положительно связана с разнообразием сообществ, которое возрастает к востоку вопреки уменьшению благоприятности условий.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические и биотические показатели меняются при перемещении с запада на восток, но градиенты этих изменений противоположны. К востоку падает благоприятность климата, но растет разнообразие биоты в целом. Таким образом, температурный фактор не является в данном случае определяющим. По-видимому, усложнение структуры растительного покрова в долготном направлении является ключевым для нарастания разнообразия сообществ животных. В частности, у мелких млекопитающих, несмотря на увеличение суровости климата к востоку, значения показателей разнообразия возрастают. Тесная связь разных видов мелких млекопитающих с определенными типами экосистем известна.

**Рис. 2.** Корреляция биомассы с индексом выравненности.

Связь мелких млекопитающих с определенными растительными сообществами обусловлена не только экологическими и физиологическими особенностями видов [11], но и условиями самих биотопов, среди которых решающее значение имеет кормовая база [13, 41]. Обилие и многообразие кормов, их доступность определяют высокое видовое разнообразие и численность животных. Так, суммарная плотность населения грызунов тесно связана с доступностью семян, биомассой травянистого покрова и суммарной эффективной биомассой [25, 44], а обилие насекомых – с запасами беспозвоночных животных в подстилке и почве [13, 38, 40]. В Карелии установлена достоверная корреляционная связь между обилием темной полевки и фитомассой травяно-кустарничкового яруса растительности [20].

На зависимость числа видов и видового разнообразия в сообществах от количества и разнообразия ресурсов указывали многие авторы [33, 37]. Запасы кормовых ресурсов в одних и тех же биотопах могут сильно различаться по районам, но в целом они значительно выше в сходных местообитаниях Северного Урала. Например, высокая влажность на востоке региона обусловила в предгорных ельниках зеленомошных “гипертрофию” мохового покрова [18]. Высота мохового покрова достигает здесь 30–40 см и соответственно увеличивается биомасса мхов, составляющих основу пищевого рациона лесного лемминга [13, 27, 43].

Большое влияние на разнообразие мелких млекопитающих оказывает вертикальная и горизонтальная мозаичность местообитаний. Чем сложнее структура биотопов, тем выше численность животных и их видовое разнообразие. В частности, известна зависимость разнообразия грызунов от разнообразия растительности и ее вертикальной структуры [45]. Самые богатые местообитания – ельники травянистые – присутствуют во всех районах Европейского Севера. Однако обилие грызунов и насекомых в них существенно различается. Максимальные показатели отмечены для горных папоротниковых лесов [5], для которых характерна высокая гетерогенность местообитаний. Они представляют собой комплекс микростаций, среди которых 40% площади занимают папоротниковые ассоциации, 30% – таежное разнотравье с моховым покровом, приуроченное к деревьям, 20% – аконитово-разнотравные ассоциации, формирующиеся в многочисленных ложбинках стока и 10% – заросли кустарников (в основном малины). Разнообразие и запасы ресурсов в таких местообитаниях значительно возрастают, что позволяет успешно сосуществовать разным видам землероек и грызунов. Доля лесных полевок в них составляет 22.4%, серых полевок – 7.4%. Довольно многочисленна лесная мышовка (9.7%). Обычны и такие

разные в экологическом отношении виды как водяная полевка (4.8%) и лесной лемминг (6.0%). Среди землероек велика доля наиболее требовательной к среде равнозубой бурозубки (9.9%). Такая структура населения мелких млекопитающих несвойственна равнинным травянистым лесам.

Таким образом, ведущее значение для видового разнообразия мелких млекопитающих имеет структура растительного покрова, которая меняется с запада на восток. В этом направлении увеличивается не только площадь наиболее благоприятных для животных местообитаний, но растет и их структурная сложность. Такое увеличение сложности экосистемы, по-видимому, отражает и ее больший возраст. Так, анализ истории лесов на Европейском Севере позволяет предположить, что наиболее древние лесные сообщества могли сохраниться до настоящего времени на возвышенностях Южного и Среднего Тимана и на западных склонах Северного Урала. Большинство видов эндемиков сосудистых растений, свидетельствующих о возрасте экосистем, произрастает на Урале [21]. Равнинные таежные леса, сформировавшиеся в бореальную эпоху голоцена, характеризуются упрощенным видовым составом. Это позволяет рассматривать северо-уральские лесные экосистемы как наиболее полно сформировавшиеся в ходе длительного исторического развития. Такие экосистемы наиболее полно представлены в горной части региона.

По-видимому, именно уровень сформированности экосистем имеет ведущее значение для увеличения индексов разнообразия вопреки негативному климатическому градиенту. В числе прочего можно предполагать, что более сложная и разнообразная экосистема имеет и большую эффективность функционирования, в частности, способна обеспечить и большую ассимиляцию, и большую “валовую продукцию”. Во всяком случае, в наших исследованиях рост биомассы мелких млекопитающих наблюдался параллельно нарастанию биологического разнообразия вопреки негативным факторам климата.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 08-04-00440, 06-04-48359 и программой “Биоразнообразие и динамика генофондов”, п. 3.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Коми АССР. М.: УГК, 1964. 112 с.
2. Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.
3. Атлас сельского хозяйства СССР. М.: ГУГК, 1960.
4. Бигон М., Харпер Д., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

5. Бобрецов А.В., Лукьянова Л.Е., Порошин Е.А. // Экология. 2005. № 2. С. 138.
6. Большаков В.Н. // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.–СПб.: Т-во научных изданий КМК, 2004. С. 51.
7. Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. 268 с.
8. Вольперт Я.Л. Сообщества мелких млекопитающих природных и техногенных ландшафтов Северо-Востока Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1999. 47 с.
9. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. Смирнова О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
10. Гиляров А.М. // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30. № 6. С. 652.
11. Громов Н.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Т. 3. Вып. 8).
12. Животовский Л.А. Показатели внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 6. С. 828.
13. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
14. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
15. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
16. Климатический атлас СССР. Ч. 1, 2. – М.: ГУГК, 1960, 1962.
17. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
18. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печоро-Блычского заповедника // (Тр. Печоро-Блычского гос. заповедника). М., 1940. Вып. 2. 416 с.
19. Курпиянова И.Ф., Наумов С.П. // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 11. С. 1682.
20. Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
21. Леса Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
22. Литвинов Ю.Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.
23. Литвинов Ю.Н., Панов В.В. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. Вып. 1. С. 101.
24. Максимов А.А., Ердаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука, 1985. 236 с.
25. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1991. 204 с.
26. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
27. Новиков Г.А. // Зоол. журн. 1978. Т. 57. Вып. 11. С. 1720.
28. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
29. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
30. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
31. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
32. Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л., Хмелева А.С. // Распространение и экология млекопитающих Якутии. Якутск, 1982. С. 5.
33. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
34. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
35. Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. 385 с.
36. Чернов Ю.И. // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111. Вып. 4. С. 499.
37. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113. Вып. 5. С. 515.
38. 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.
39. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
40. Юдин Б.С. // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск, 1962. С. 33. (Тр. Биол. ин-та. Вып. 8).
41. Getz L. // J. Mammal. 1968. V. 49. № 3. P. 565.
42. Hurlbert S.H. // Ecology. 1971. V. 52. № 4. P. 577.
43. Ilmen M., Lahfi S. // Ann. Zool. Fennici. 1968. V. 5. P. 207.
44. Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. // Acta theriologica. 1996. V. 41. № 1. P. 1.
45. Rosenzweig M.L., Smigel B., Kraft A. // Monogr. Biol. 1975. V. 28. P. 241.
46. Stoddart D. Michael. Ecology of Small Mammals. L.: Chapman & Hall, 1979. 270 p.

## Species Diversity of Small Mammal Communities under Changes in Climatic and Biotic Conditions

A. V. Bobretsov<sup>1</sup>, I. F. Kupriyanova<sup>1</sup>, A. A. Kalinin<sup>2</sup>, L. E. Luk'yanova<sup>3</sup>, N. A. Shchipanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Pechoro-Ilychskii State Nature Reserve, Yaksha, Russia*

<sup>2</sup> *Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>3</sup> *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

The data on small mammals obtained using pitfall trapping in five field stations located in the taiga zone (European Russia) from the west to the east within an area corresponding to one latitudinal degree are analyzed. In going to the east, climatic conditions become more unfavorable: the mean annual and July air temperatures are lowered; the sum of effective temperatures above 10°C and the duration of the frost-free period decreases; the amplitude of annual temperature fluctuations becomes higher. The complexity and diversity of vegetation increase in the same direction, the diversity being highest in mountain regions with more severe climatic conditions. The biodiversity of small mammals increases as vegetation becomes more diverse and the climate conditions less unfavorable. Along with increasing the biodiversity to the east, the total biomass of small mammals also increases. Since the number of small mammals in August was the basis for the calculations, its value can be assumed as an indicator for the productivity of the ecosystem. This fact allows suggesting that the productivity of ecosystems is positively related to biotic diversity. Under the particular situation, this relation is more significant than to climatic factors.