

Сообщества мелких млекопитающих Надымских сопок и их изменения вдоль ландшафтной катены

А. Ю. ЛЕВЫХ¹, Д. В. ЧЕРНЫХ², Д. В. ЗОЛОТОВ², Р. Ю. БИРЮКОВ²

¹Научный центр изучения Арктики
629007, Салехард, ул. Республики, 20
E-mail: aljurlev@mail.ru

²Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038, Барнаул, ул. Молодежная, 1
E-mail: chernykh@mail.ru

Статья поступила 06.02.2023

После доработки 24.03.2023

Принята к печати 27.03.2023

АННОТАЦИЯ

Изучены видовой состав и структура населения мелких млекопитающих северотаежного ландшафта Надымских сопок с акцентом на катенарные закономерности внутриландшафтной дифференциации. В разных частях ландшафтной катены северо-западной экспозиции (на плакоре, в седловине, на склоне, в пойме) выявлено пять видов мелких млекопитающих (*Cl. rutilus*, *S. caecutiens*, *S. araneus*, *A. oeconotus*, *E. sibiricus*), типичных для подзоны северной тайги Западной Сибири. Абсолютным численным доминантом во всех местоположениях катены и в ландшафте в целом является вид лесных полевков *Cl. rutilus*, остальные виды содоминируют в отдельных местоположениях, кроме *S. araneus*, которая обычна только на плакоре. В целом по району исследования и в местоположениях верхней части катены ядро сообществ мелких млекопитающих образуют *Cl. rutilus* и *S. caecutiens*. Вдоль вектора склона – от плакора к пойме, постепенно снижается общее обилие мелких млекопитающих и обилие доминирующего вида. Во всех позициях ландшафтной катены присутствует оседлое размножающееся население мелких млекопитающих. Состав, структура и параметры сообществ мелких млекопитающих меняются вдоль склона в соответствии с изменениями в характере залесения территории, характере увлажнения, в видовом богатстве растений, структуре растительности, микрорельефе. Сообщества мелких млекопитающих всех местоположений катены и всего района исследования характеризуются невысокими показателями разнообразия, выравненности и устойчивости, высоким показателем доминирования, обусловленными суровыми природно-климатическими условиями, но в целом имеют ненарушенную структуру, характерную для естественных сообществ субарктических ландшафтов, что служит признаком их стабильности.

Ключевые слова: грызуны, насекомоядные, ландшафтная катена, разнообразие, устойчивость.

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивое природопользование и сохранение биологического разнообразия в северных регионах России в настоящее время не возможны без знаний о влиянии на природные

комплексы этой территории современных глобальных изменений природной среды и климата, которые наиболее выражены именно в высоких широтах [Павлов, Малкова, 2010; Москаленко, 2012; Тишков, 2012; Феррон-

ский, 2013; Мохов и др., 2020]. В связи с этим остро стоят вопросы оценки состояния и динамики биоразнообразия на разных уровнях организации живых систем, поиска биологических индикаторов происходящих изменений в региональной ландшафтной обстановке. В качестве региональных моделей для оценки состояния биоразнообразия в современных условиях могут служить “ландшафтные катены – цепочки сменяющих друг друга от водораздела к подножию склона морфологических единиц ландшафта” [Чибилев и др., 1999; Черных и др., 2022]. Катенарный подход исходит из того, что изменение параметров геосистем происходит в результате перераспределения влаги, рыхлого материала, химических элементов и их соединений по элементам рельефа – вдоль вектора склона. Так как большая часть суши состоит из склонов различной крутизны, то катена – самая распространенная форма организации земных ландшафтов [Мордкович и др., 1985]. Это определило цель данной работы – исследование видового состава и структуры населения мелких млекопитающих как одного из компонентов и индикаторов состояния типичного северотаежного ландшафта с учетом изменения условий вдоль вектора катены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в подзоне северной тайги, к северо-западу от г. Надьма (Ямало-Ненецкий автономный округ, Западная Сибирь), в пределах так называемых Надымских сопок. Надымские сопки являются удобным полигоном для выявления катенарных закономерностей в ландшафтной дифференциации. Часть их в зоне контакта с долиной р. Надым сложена легкосуглинистыми отложениями, что позволяет рассматривать вершины сопки как плакоры, где условия максимально соответствуют зональным. Для полигона характерны значительные перепады высот, достигающие 40 м [Гатауллин, 1991; Государственная геологическая карта..., 2015; Черных и др., 2022].

Полевые ландшафтные исследования проводили в период с 13 по 17 июля 2021 г. Вдоль склона северо-западной экспозиции от вершины одной из сопки в направлении р. Нгарка-Вэлояха (приток р. Надым) было выделено

шесть местоположений, в пределах которых проводились ландшафтные описания (табл. 1). Каждое местоположение было охарактеризовано по общепринятой в ландшафтоведении методике [Беручашвили, Жучкова, 1997], включая характеристику микрорельефа, заложение и описание полнопрофильного почвенного разреза и ботанической площадки 10×10 м.

Мелких млекопитающих отлавливали на пробных площадях в пределах четырех из шести позиций катены (см. табл. 1): на плакоре (НД-02-21), в седловине (НД-05-21), в верхней части склона (НД-06-2) и в пойме (НД-03-21), в периоды с 13 по 17 июля 2021 г. и с 9 по 14 июля 2022 г. методами давилко-линий и ловчих канавок [Карасева и др., 2008; Равкин, Ливанов, 2008]. Всего отработано 1075 давилко-суток (ловушко-суток, далее – лов.-сут.), 250 цилиндрико-суток (далее – цил.-сут.) и добыто 82 зверька. Сведения о количестве отработанных ловушек разного типа и о количестве собранного материала по отдельным местообитаниям и годам представлены в табл. 2. Видовую принадлежность зверьков устанавливали по совокупности морфологических признаков [Виноградов, Громов, 1952; Юдин, 1989].

Обилие оценивали в количестве особей (экземпляров) на 100 лов.-сут. или 100 цил.-сут. Для сопоставимости оценок обилия с данными других авторов показатели, полученные в учетных давилками, пересчитали в экз./100 цил.-суток [Равкин, Ливанов, 2008]. Проводили полное морфофизиологическое обследование отловленных животных [Шварц и др., 1968]. Относительный возраст определяли по состоянию тимуса, зубов, структуре черепа. Пространственное распределение видов количественно оценивали с помощью показателя биотопической приуроченности (F_{ij}) [Песенко, 1982].

Структуру сообществ анализировали методом индексов разнообразия, основанных на них информационных пиктографиков [Бигон и др., 1989; Литвинов, 2004, 2008], показателей устойчивости и интегральных показателей сообществ [Гашев, 2000]. Согласно рекомендациям М. Бигона с соавт. [1989] для расчета индексов разнообразия помимо показателей обилия использовали показатели плотности (экз./км²) и биомассы (г/км²), которые опре-

Т а б л и ц а 1
Основные характеристики геосистем на **Надымской катене**

№	Позиция, координаты	Микрорельеф	Почва	Растительность	Количество видов высших сосудистых растений
НД-02-21	Плоская вершина (плакор) 65°33'49,17" с. ш., 72°23'24,52" в. д.	Бугры у основания деревьев высотой до 50 см, диаметром 50–80 см	Подзолистая криометаморфизированная, суглинистая	Елово-березово-лиственнично-кедровый (4К3Л2Е1Б) кустарничково-багульниково-зеленомошный лес. СК – 40 %. ОПП ТКЯ – 90 %	12/4/0/8
НД-05-21	Седловина 65°33'54,40" с. ш., 72°23'10,72" в. д.	Бугристый: бугры высотой 50 см неправильной формы диаметром 1–1,5 м	Глеезем криометаморфический, перегнойный, суглинистый	Кедрово-елово-лиственничный (4Л3Е 3К+Б) хвощово-кустарничково-сфагновый лес. СК – 20 %. ОПП ТКЯ – 60 %	16/4/2/10
НД-06-21	Верхняя часть склона; угол наклона 5°, 65°33'59,17" с. ш. 72°23'3,46" в. д.	Редкие кочки у основания деревьев высотой 30–40 см, диаметром до 1 м	Палево-подзолистая на средних суглинках	Елово-березово-кедрово-лиственничный (4Л3К2Б1Е) мохово-кустарничково-хвощовый лес. СК – 70 %. ОПП ТКЯ – 98 %	12/4/0/8
НД-07-21	Средняя часть склона; угол наклона 8°, 65°34'2,07" с. ш., 72°22'56,13" в. д.	Слабо выраженная террасированность: изометричные террасы (напльвины) диаметром до 1 м	Светлозем на суглинистых с песчаными прослойками отложениях	Березово-елово-кедрово-лиственничный (4Л3К2Е1Б) кустарничково-моховый лес. СК – 70 %. ОПП ТКЯ – 70 %	15/4/2/9
НД-04-21	Шлейф; угол наклона 5°, 65°34'4,27" с. ш., 72°22'51,75" в. д.	Слабоволнистый	Дерново-палево-подзолистая грубогумусовая на суглинистых с песчаными прослойками отложениях	Лиственнично-елово-березовый (5Б4Е1Л+К) кустарничково-хвощовый лес. СК – 70 %. ОПП ТКЯ – 90 %	28/5/3/20
НД-03-21	Пойма 65°34'5,37" с. ш., 72°22'49,38" в. д.	Кочкарный	Аллювиальная слоистая на оглеенных тонкозернистых песках, подстилаемых суглинками	Березово-еловый (6Е4Б+Л) разнотравно-хвощово-кустарничково-злаковый пойменный лес. СК – 80 %. ОПП ТКЯ – 98 %	32/3/5/24

Примечание. Количество видов высших сосудистых растений приведено через косую черту в следующем порядке: общее количество, количество видов древесного, кустарничкового и травяно-кустарничкового ярусов; СК – сомкнутость крон; ОПП ТКЯ – общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса.

деляли по методикам Ю. С. Равкина, И. В. Лукьяновой [1976]. Плотность бурундука сибирского (*Eutamias (=Tamias) sibiricus* Laxmann, 1769), в связи с его полудревесным образом жизни, определяли на основе поймаемости вида в ловушки Геро по формулам для расчета плотности птиц [Равкин, Ливанов, 2008], исходя из того, что расстояние надежного обнаружения вида не превышает 25 м. Сообщество мелких млекопитающих

рассматривали как “территориальную группировку филогенетически близких видов, относящихся к одному или к смежным трофическим уровням” [Brown, 1995; Литвинов, 2004, 2008]. В сравнительном анализе структуры сообществ использовали материал, собранный нами в других субарктических районах Западной Сибири в 2019, 2021–2022 гг.

Общее выборочное усилие составило 5875 лов.-сут., 860 цил.-сут., общее количе-

Характеристика исследованных сообществ мелких млекопитающих

Показатель	Год	Местообитание				По району исследования в целом
		Плакор	Седловина	Склон	Пойма	
Количество, лов.-сут.	2021	$\frac{75}{48}$	$\frac{75}{30}$	$\frac{50}{20}$	$\frac{25}{10}$	$\frac{225}{108}$
	2022	200	$\frac{200}{122}$	350	100	$\frac{850}{122}$
Количество видов	2021	3	3	1	3	5
	2022	0	1	2	2	2
Количество особей	2021	39	18	4	3	64
	2022	0	9	7	2	18
Количество самок	2021	18	10	2	2	32
	2022	-	4	5	1	10
Количество беременных самок	2021	6	3	1	2	11
	2022	-	1	4	1	5
Количество эмбрионов	2021	44	19	7	8	78
	2022	-	7	29	7	43
Количество резорбирующихся эмбрионов	2021	0	0	0	0	0
	2022	-	0	0	0	0
Количество зимовавших особей	2021	18	7	3	1	30
	2022	-	3	6	1	10

П р и м е ч а н и е. В числителе дроби приведено количество ловушко-суток; в знаменателе – цилиндро-суток.

ство отловленных животных – 441 особь, 12 видов.

Статистическую обработку материала проводили с использованием компьютерных программ Statan [Гашев, 2011], “Рабочее место териолога” [Гашев и др., 2012], Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характерные особенности Надымской катены

Рассмотрим особенности геосистем Надымских сопок в разрезе факторов среды, оказывающих значимое влияние на пространственную структуру населения мелких млекопитающих [Равкин, Лукьянова, 1976] и проявляющихся дифференцированно в пределах изучаемой катены (см. табл. 1).

Рельеф. Вдоль вектора склона изменяется микрорельеф. На плакоре и в верхней части склона формируются бугры у основания деревьев, в седловине выражено криогенное пучение, в средней и нижней частях склона – террасированность, в пойме – заочкаренность.

Почвы. Для всех звеньев катены характерна растянутость почвенного профиля, низкое положение верхней границы многолетне-

мерзлых и почвообразующей пород, глубокая прогумусированность верхних горизонтов, высокое содержание органического углерода. Исключение составляет местоположение в седловине, где многолетнемерзлые породы располагаются близко к поверхности, почвообразующая порода залегает на глубине менее 1 м. Все дренируемые местоположения изучаемой катены за исключением седловины, характеризуются наличием текстурной дифференциации почвенного профиля и отсутствием выраженных следов оглеения.

Антропогенное влияние. Выявленное в ходе ландшафтных исследований отсутствие в пределах почвенного профиля многолетней мерзлоты и высокое содержание органического углерода могут быть обусловлены частыми пожарами (раз в 30–50 лет) [Mergelov, 2015], о которых свидетельствуют многочисленные угольки в профиле почв [Черных и др., 2022].

Растительность. Видовое богатство растений постепенно увеличивается от плакора к пойме. В то же время локально на участках с застойным и натечным увлажнением – в седловине и средней части склона соответственно, вследствие большего разнообразия микробиотопов видовое богатство растений

несколько выше, чем на смежных местоположениях. Древесный ярус в верхних и средних звеньях катены образован четырьмя видами: *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Betula subarctica* Orlova. В нижней части склона добавляется *Salix caprea* L., а в пойме резко снижается ценообразующая роль вида *L. sibirica*, предпочитающего более постоянные условия увлажнения. Сомкнутость крон деревьев на плакоре принимает среднее значение, в седловине снижается в 2 раза, затем резко возрастает и принимает максимальное значение в пойме (см. табл. 1). Кустарниковый ярус отсутствует на плакоре и в верхней части склона, но развит в местоположениях с повышенным увлажнением. Так, в седловине произрастают *Betula nana* L. s.str. и *B. czerepanovii* Orlova. Ниже по катене в кустарниковом ярусе появляются *Salix glauca* L., *S. phylicifolia* L. s. str., *Rosa acicularis* Lindl., *Lonicera pallasii* Ledeb., *Juniperus communis* L.

Наиболее значительные изменения вдоль вектора катены претерпевает травяно-кустарниковый ярус (см. табл. 1). Среди восьми видов, выявленных на плакоре и в верхней части склона, доминируют кустарнички *Ledum palustre* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L. В седловине и средней части склона разнообразие яруса повышается за счет болотных видов *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Petasites frigidus* (L.) Fries и др. В нижней части склона и в пойме по мере изменения условий увлажнения, почвенного питания и микробиотического разнообразия видовое богатство возрастает за счет представителей высокотравья – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Cacalia hastata* L., *Senecio nemorensis* L., *Thalictrum minus* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. и др., злаков – *Calamagrostis* spp., *Poa* sp., таежного мелкотравья *Trientalis europaea* L., *Lycopodium annotinum* L. и др., болотного и лугового разнотравья *Equisetum pratense* Ehrh., *Galium boreale* L., *G. uliginosum* L., *Rubus arcticus* L. и др. Общее проективное покрытие травяно-кустарникового яруса максимально в верхней части склона и в пойме, понижено в наиболее увлажненных местоположениях – в седловине и средней части склона (см. табл. 1).

Состав и структура населения мелких млекопитающих

Во всем районе исследования выявлено пять видов мелких млекопитающих из отрядов Насекомоядные (Eulipotyphla) (бурозубка средняя *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788, бурозубка обыкновенная *Sorex araneus* L., 1758) и Грызуны (Rodentia) (полевка красная *Clethrionomys* (= *Myodes*) *rutilus* Pallas, 1779, полевка-экономка *Alexandromys oeconomus* Pallas, 1776, бурундук сибирский или азиатский *Eutamias* (= *Tamias*) *sibiricus* Laxmann, 1769). Название *Clethrionomys* в качестве основного родового синонима красной полевки приводим с учетом работы Б. Криштуфeka с соавторами, обосновавших его валидность [Kryštufek et al., 2019], названия остальных видов – в соответствии с систематическими сводками [Павлинов, Лисовский, 2012; Лисовский и др., 2019].

По принадлежности к типу фауны виды *S. caecutiens* и *A. oeconomus* – транспалеарктические, *S. araneus* – западный палеаркт (европейский), *Cl. rutilus* и *E. sibiricus* – восточные палеаркты (сибирские) [Юдин, 1989; Вольперт, Шадрина, 2002; Бобрецов, 2016].

Основной вклад в общее обилие мелких млекопитающих вносит типичный лесной вид – *Cl. rutilus*, который в районе исследования проявляет широкую экологическую валентность, не отдавая предпочтение ни одному из местоположений катены, лишь несколько избегая поймы в 2021 г. ($F_{ij} = -0,44$) (табл. 3). Максимальное обилие вида отмечено на плакоре и в седловине, затем постепенно понижается вдоль вектора склона. Сходным образом изменяется индекс доминирования *Cl. rutilus* – от 100 % в седловине (2022 г.) и в верхней части склона (2021 г.) до 33–50 % в пойме. Обилие остальных видов в целом по району исследования на порядок ниже, чем *Cl. rutilus*, но сопоставимо между собой. В отдельных местоположениях катены содоминируют разные виды: на плакоре – *S. caecutiens* (индекс доминирования 12,8 %), в седловине – *S. caecutiens* и *E. sibiricus* (11,1 и 5,6 % соответственно), в верхней части склона – *E. sibiricus* (14,3 %), в пойме – *A. oeconomus* и *E. sibiricus* (33,3; 33,3–50 %). В пределах анализируемой выборки можно отметить стенотопность *A. oeconomus*,

Количественные характеристики участия разных видов в сообществе мелких млекопитающих Надымских сопок

Вид	Показатель	Местообитание				По показателям обитания в районе исследования в целом
		Плакор	Седловина	Склон	Пойма	
1	2	3	4	5	6	7
2021 г.						
<i>Cl. rutilus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут/экз./100 цил.-сут	<u>44,0</u> 71,4*	<u>20,0</u> 32,5*	<u>8,0</u> 13,0*	<u>4,0</u> 6,5*	<u>23,6</u> 38,2*
	Плотность, экз./км ²	17600	8000	3200	1600	9440
	Масса тела, г	24,54±1,77	20,82±2,17	28,04±4,99	26,76	23,79±0,06
	Биомасса, г/км ²	431904,0	166560,0	89728,0	42816,0	224577,6
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	0,03	-0,004	0,10	-0,44	-
	Индекс доминирования, %	84,6	83,3	100,0	33,3	82,8
<i>A. oesonomus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут. /экз./100 цил.-сут.	0	0	0	<u>4,0</u> 6,5*	<u>0,44</u> 0,72*
	Плотность, экз./км ²	0	0	0	1600	176
	Масса тела, г	-	-	-	52,38	52,38
	Биомасса	-	-	-	83808,0	9218,9
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	-1,0	-1,0	-1,0	1,0	-
	Индекс доминирования, %	0	0	0	33,3	1,6
<i>E. sibiricus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут	0	1,33	0	4,0	0,88
	Плотность, экз./км ²	0	53	0	160	35
	Масса тела, г	-	78,91±3,30	-	78,91±3,30	78,91±3,30
	Биомасса	-	4182,2	-	12625,6	2761,9
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	-1,0	0,44	-1,0	0,91	-
	Индекс доминирования, %	0	5,56	0	33,3	3,1
<i>S. araneus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут/экз./100 цил.-сут	<u>1,33</u> 2,73*	0	0	0	<u>0,44</u> 0,90*
	Плотность, экз./км ²	259	0	0	0	86
	Масса тела, г	5,26	-	-	-	5,26
	Биомасса, г/км ²	1362,3	-	-	-	452,4
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-
	Индекс доминирования, %	2,6	0	0	0	1,6
<i>S. caecutiens</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут/экз./100 цил.-сут	<u>1,33</u> 8,33	<u>1,33</u> 33,33	0	0	<u>0,89</u> 4,63
	Плотность, экз./км ²	<u>259</u> 1624	<u>259</u> 6499	0	0	<u>174</u> 903
	Масса тела, г	4,99±0,34	4,99±0,34	-	-	4,99±0,34

1	2	3	4	5	6	7
		<u>1292,4</u>	<u>1292,4</u>	–	–	<u>868,3</u>
	Биомасса, г/км ²	8103,8	32430,0			4506,0
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	0,23	0,01	–1,0	–1,0	–
	Индекс доминирования, %	12,8	11,1	0	0	10,9
	Суммарное обилие всех видов (экз./100 лов.-сут/ экз./100 цил.-сут)	<u>47,7</u>	<u>22,7</u>	<u>8,0</u>	<u>12,0</u>	<u>26,2</u>
		8,33	33,33	12,98*	19,47*	4,63/43,12*
	Суммарная плотность особей всех видов, экз./км ²	19742	14811	3200	3360	10814
	Суммарная биомасса особей всех видов, г/км ²	442662,5	204464,6	89728,0	139249,6	242385,1
2022 г.						
<i>Cl. rutilus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут/экз./100 цил.-сут	–	<u>4,5</u>	<u>1,7</u>	<u>1,0</u>	<u>1,88</u>
			7,3*	2,8*	1,62*	3,05*
	Плотность, экз./км	–	1800	680	400	752
	Масса тела, г	–	20,33±1,77	25,52±1,44	34,5	23,16±1,47
	Биомасса, г/км ²	–	36594,0	17353,6	13800,0	17416,3
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	–	0,13	0,03	0,15	–
	Индекс доминирования, %	–	100,0	85,7	50,0	88,9
<i>E. sibiricus</i>	Относительная численность, экз./100 лов.-сут/экз./100 цил.-сут	–	0	0,29	1,0	0,24
	Плотность, экз./км ²	–	–	12	40	10
	Масса тела, г	–	–	83,23±4,55	83,23±4,55	83,23±4,55
	Биомасса, г/км ²	–	–	998,8	3329,2	832,3
	Коэффициент биотопической приуроченности (F_{ij})	–	–1,0	0,78	0,78	–
	Индекс доминирования, %	–	–	14,3	50,0	11,1
	Суммарное обилие (экз./100 лов.-сут/ экз./100 цил.-сут)	–	<u>4,5</u>	<u>2,0</u>	<u>2,0</u>	<u>2,12</u>
			7,3*	2,78*	1,62*	3,05*
	Суммарная плотность особей всех видов, экз./км ²	–	1800	692	440	762
	Суммарная биомасса особей всех видов, г/км ²	–	36594,0	18352,4	17129,2	18248,6

П р и м е ч а н и е. В числителе приведены показатели обилия в экз./100 лов.-сут, в знаменателе – в экз./100 цил.-сут; * – показатели обилия, полученные с помощью пересчетных коэффициентов на основе учета ловушками Геро, без звездочки – показатели обилия, полученные эмпирически в результате учета канавкой; при пересчете обилия в экз./100 цил.-сут *E. sibiricus* не учитывался, так как методика пересчета ориентирована на наземных грызунов и насекомых [Равкин, Ливанов, 2008, с. 84]; F_{ij} – показатель биотопической приуроченности.

встречающегося только в пойме, и явное биотопическое предпочтение *E. sibiricus* этого же местообитания ($F_{ij} > 0,7$). Это вполне объясняется эколого-биологическими особенностями обоих видов – предпочтением влажных пойменных биотопов *A. oecopotus* и наличием в пойме более разнообразных источников семенных кормов для *E. sibiricus*. Вид *S. caescutiens*, не проявляя биотопических предпочтений в местоположениях верхней части ка-

тены, отсутствует в выборках со склона и из поймы. Вид *S. araneus* (2,6 %) отловлен только на плакоре. В целом по району исследования и в верхней части катены (на плакоре и в седловине, откуда имеются более многочисленны сборы) ядро сообщества мелких млекопитающих образуют *Cl. rutilus* и *S. caescutiens*, суммарная доля которых от общего количества особей составляет соответственно 92,7, 97,4, 96,3 %.

Суммарное общее обилие мелких млекопитающих во всех исследованных местоположениях Надымской катены в 2021 г. на порядок выше, чем в 2022 г., что объясняется главным образом разными фазами популяционного цикла доминирующего вида (*Cl. rutilus*), обилие которого изменяется сходным образом (см. табл. 3). Очевидно, что другие виды претерпевают сходную популяционную динамику, так как в 2022 г. их численность настолько низка, что при достаточном выборочном усилии они отсутствуют в уловах.

Балльная оценка обилия отдельных видов [Равкин, Лукьянова, 1976] различается по годам и по местообитаниям. Так, в 2021 г. вид *Cl. rutilus* многочислен в целом по району исследования и в верхних участках катены (на плакоре и в седловине), обычен – на склоне и в пойме. Остальные виды редки для района исследования в целом, но обычны в отдельных местообитаниях: *S. caecutiens* – на плакоре и в седловине (по результатам учета канавкой – многочислен в седловине), *S. araneus* – на плакоре, *E. sibiricus* – в седловине и пойме, *A. oeconomus* – в пойме. В 2022 г. при большем количестве отработанных ловушко-суток грызуны не отловлены на плакоре, а насекомоядные ни в одном местообитании, что можно объяснить крайне низким уровнем их численности. При этом *Cl. rutilus* остается обычным видом как в целом по району исследования, так и во всех остальных частях катены. *E. sibiricus* обычен в пойме, но редок в верхней части склона и в целом по району исследования. В оба года в учетах отсутствуют очень редкие виды с обилием меньше 0,1 экз./100 лов.-сут. (цил.-сут.).

Неравномерность пространственного распределения мелких млекопитающих (скученность) увеличивается вдоль вектора склона по мере снижения общего обилия, изменения микрорельефа, повышения видового богатства нижних ярусов растительности, о чем свидетельствует ряд возрастающих значений показателя плохой агрегированности от верхних к нижним местоположениям катены (табл. 4). Высокие значения во всех местообитаниях индекса консервативности, отражающего суммарную долю самок и зимовавших зверьков [Гашев, 2000], указывают на наличие везде оседлого размножающегося населения мелких млекопитающих. В оба года на-

блюдается постепенное увеличение показателя успешности размножения вдоль вектора склона, что вполне объяснимо компенсаторными популяционными процессами в условиях более низкой плотности населения как мелких млекопитающих в целом, так и доминирующего вида в нижних звеньях катены.

По степени антропофобии виды *Cl. rutilus*, *A. oeconomus*, *S. caecutiens*, *E. sibiricus* относятся к экологической группе нейтралов, *S. araneus* – синантропов [Гашев, 2000]. Значения интегрального показателя антропогенной адаптированности, характеризующего удельный вклад в сообщество представителей разных экологических групп с учетом их ранжированных эколого-биологических особенностей (*K-r*-ориентированности, степени антропофобии, степени консументии, предпочитаемой влажности, степени закрытости местообитания) [Гашев, 2000], одинаковы для сообществ мелких млекопитающих всех местоположений катены и района исследования в целом ($A = 1,11$) и идентичны таковым исследованным нами сообществам мелких млекопитающих естественных местообитаний северной тайги Западной Сибири (окрестности кордона “Шухтунгорт, Государственный заповедник “Малая Сосьва”, Березовский район ХМАО; окрестности стационара “Стерх”, государственный природный заказник регионального значения “Куноватский”, Шурышкарский район ЯНАО).

По значению обобщенного показателя благополучия выделяются сообщества седловины (местоположения с застойным увлажнением) – наименьшим значением, и поймы – наибольшим значением. Для района в целом этот показатель характеризуется средним значением в 2022 г. и ниже среднего – в 2021 г. Это объяснимо суровыми природно-климатическими условиями района исследований.

В качестве эмерджентных свойств сообществ рассмотрим биомассу и как меру видового разнообразия – индексы разнообразия и информационные пиктографики, построенные по индексам видового разнообразия Шеннона (H) и Симпсона (D), выравненности Шеннона (J) и Симпсона (E) [Мэгарран, 1992; Литвинов, 2004, 2008].

Для всех видов мелких млекопитающих и сообществ в целом тенденции изменения биомассы по годам и местообитаниям сходны

**Индексы разнообразия, устойчивости и интегральные показатели состояния сообществ мелких млекопитающих
Надымской катены (2021–2022 гг.)**

Показатель	Год	Местообитание				По району исследования в целом
		Плакор	Седловина	Склон	Пойма	
Интегральные показатели						
Показатель успешности размножения (URZ)	2021	3333,33	3000,00	4999,99	9999,99	3437,50
	2022	–	2499,99	7999,99	9999,99	5000,00
Индекс консервативности (IKV)	2021	0,92	0,94	1,25	1,00	0,97
	2022	–	0,78	1,57	1,00	1,11
Показатель плохой агрегированности (B)	2021	0,002	0,009	0,063	0,333	0,70
	2022	–	0,037	0,020	0,250	0,120
Обобщенный показатель благополучия (SSS)	2021	85,50	42,23	–	104,49	35,82
	2022	–	–	86,36	102,72	52,28
Индексы разнообразия и показатели устойчивости						
Индекс видового богатства Маргалефа (R)	2021	<u>1,26</u>	<u>1,59</u>	–	<u>4,19</u>	<u>2,22</u>
		0,47/0,35	0,48/0,38		0,57/0,39	0,99/0,74
	2022	–	0	1,18	3,32	0,80
				0,35/0,24	0,38/0,24	0,35/0,24
Индекс видового разнообразия Шеннона (H)	2021	<u>0,22</u>	<u>0,24</u>	–	<u>0,48</u>	<u>0,28</u>
		0,17/0,05	0,31/0,24		0,37/0,39	0,21/0,15
	2022	–	0	0,18	0,30	0,15
				0,04/0,09	0,13/0,21	0,03/0,08
Индекс выравненности Шеннона (J)	2021	<u>0,20</u>	<u>0,22</u>	–	<u>0,44</u>	<u>0,17</u>
		0,15/0,05	0,28/0,22		0,34/0,35	0,13/0,09
	2022	–	–	0,26	0,43	0,22
				0,06/0,13	0,19/0,30	0,04/0,12
Индекс видового разнообразия Симпсона (D)	2021	<u>0,27</u>	<u>0,29</u>	–	<u>0,67</u>	<u>0,30</u>
		0,20/0,05	0,50/0,31		0,54/0,54	0,23/0,14
	2022	–	0	0,25	0,50	0,20
				0,03/0,10	0,17/0,31	0,03/0,09
Индекс выравненности Симпсона (E)	2021	<u>0,09</u>	<u>0,10</u>	–	<u>0,22</u>	<u>0,16</u>
		0,07/0,02	0,17/0,10		0,18/0,18	0,05/0,03
	2022	–	–	0,13	0,25	0,10
				0,02/0,05	0,09/0,16	0,02/0,05
Индекс доминирования Симпсона (C)	2021	<u>0,73</u>	<u>0,71</u>	<u>1,0</u>	<u>0,33</u>	<u>0,70</u>
		0,80/0,95	0,50/0,69	1,0/1,0	0,46/0,47	0,77/0,86
	2022	–	1,0	0,76	0,50	0,80
				0,97/0,90	0,84/0,69	0,97/0,91
Показатель упругой устойчивости (UU)	2021	<u>0,36</u>	<u>0,41</u>	–	<u>2,91</u>	<u>0,43</u>
		0,25/0,12	1,22/0,45		1,54/1,47	0,30/0,19
	2022	–	0,09	0,32	1,22	0,25
				0,11/0,15	0,21/0,46	0,10/0,14
Показатель резистентной устойчивости (UR)	2021	<u>1,01</u>	<u>0,92</u>	–	<u>1,17</u>	<u>0,76</u>
		1,69/0,53	4,20/3,23		3,94/5,44	1,03/0,80
	2022	–	–	0,97	0,99	1,07
				0,38/1,67	1,72/5,06	0,29/1,42
Показатель общей устойчивости (U)	2021	<u>1,37</u>	<u>1,33</u>	–	<u>4,08</u>	<u>1,19</u>
		1,94/0,65	5,43/3,68		5,48/6,90	1,33/0,99
	2022	–	–	1,29	2,21	1,32
				0,49/1,83	1,94/5,52	0,40/1,56

П р и м е ч а н и е. В числителе приведены значения индексов, рассчитанных по показателям численности; в знаменателе – по показателям плотности и после косой черты – биомассы.

с таковыми для обилия, поскольку плотность видов, значимо отличающихся от доминанта по массе тела, незначительна (см. табл. 3).

Сообщества мелких млекопитающих отдельных местообитаний и района исследования в целом отличаются очень низкими значениями индексов видового богатства, видового разнообразия, выравнинности, показателей устойчивости, высокими значениями индекса доминирования (см. табл. 4). Это характерно для сообществ высоких широт и обусловлено суровыми природно-климатическими условиями. В то же время значения всех показателей разнообразия и устойчивости сообществ повышаются от плакора к пойме, за исключением индекса доминирования, изменения которого обратны вектору склона и согласуются с изменениями разнообразия. Величина индексов разнообразия между сообществами плакора и поймы отличается в 1,7–3,3 раза, индекса доминирования – в 1,5–2,2 раза, показателей устойчивости – в 1,2–13,6 раза. Заслуживает внимания превышение показателя резистентной устойчивости над упругой в сообществах всех местоположений катены (в 2,2–3,0 раза), за исключением поймы, характерное для сообществ трансформированных ландшафтов и местообитаний на ранних стадиях сукцессии (молодых сообществ) [Гашев, 2000]. В сообществе поймы, наоборот, вклад в общую устойчивость упругой составляющей в 2,5 раза выше, чем резистентной, что свойственно для ненарушенных местообитаний.

Согласно методическому подходу, обоснованному Ю. Н. Литвиновым [2004, 2008], качественной характеристикой информационной структуры и устойчивости сообществ (выборок), а также изучаемых ландшафтов (участков) служит форма пиктограмм [Литвинов, 2004, 2008]. Для исследуемых сообществ пиктограммы, построенные на основе индексов, рассчитанных по численности, плотности и биомассе, имеют разный масштаб, но сходную форму, что указывает на правомерность оценок разнообразия на имеющемся материале по первичным данным о количестве особей разных видов. Для сообществ седловины, склона и поймы с участием *E. sibiricus* это, помимо прочего, свидетельствует об адекватности примененного нами подхода к оценке плотности данного вида (рис. 1).

Пиктограммы сообществ плакора, седловины и поймы уплощены в горизонтальном направлении, что отражает превышение значений индексов разнообразия над индексами выравнинности. Форма пиктограмм этих сообществ сходна с таковой усредненных пиктограмм субарктических ландшафтов севера Средней Сибири [Литвинов, 2004] и открытых ландшафтов Западной Сибири [Литвинов, 2008], но отличается от последних большей вытянутостью в направлении индекса видового разнообразия Симпсона, придающего больший вес обычным видам.

Отмеченное сходство с сообществами открытых ландшафтов отчасти объясняется особенностями залесения исследуемых участков – низкой сомкнутостью крон деревьев на плакоре, в седловине, а также полукрытостью местообитания в пойме.

Пиктограммы сообщества склона вытянуты по вертикальной оси в направлении индекса выравнинности Симпсона и по форме сходны с усредненными пиктограммами лесных сообществ Западной Сибири [Литвинов, 2008], горно-таежных сообществ Алтая [Литвинов, 2004]. Это вполне согласуется со структурой лесной растительности на склоне, где сомкнутость крон деревьев составляет 70 % (см. табл. 1).

Форма усредненного пиктограммы соответствует таковой ряда субарктических сообществ севера Средней Сибири [Литвинов, 2004], в общих чертах сходна с очертаниями усредненных пиктограмм изученных нами сообществ мелких млекопитающих западной части северной тайги Западной Сибири (заповедник “Малая Сосьва”, Куноватский заказник), горной тундры Полярного Урала (побережье оз. Хада-таеанлор), но более гармонична и по разнообразию, и по выравнинности (рис. 2).

От сообществ мелких млекопитающих лесотундрового ландшафта в районе пос. Тазовский (верховья р. Сямбота-Яха) и северо-таежного ландшафта в предгорьях Полярного Урала (пойма руч. Нырдовмэншор, бассейн р. Сось) усредненный пиктограмм сообщества мелких млекопитающих Надымских сопкок отличается меньшей вытянутостью по оси индекса выравнинности Шеннона (J), отражающей выравнинность малочисленных видов, но большей сбалансированностью по всем остальным осям (E, H, D).

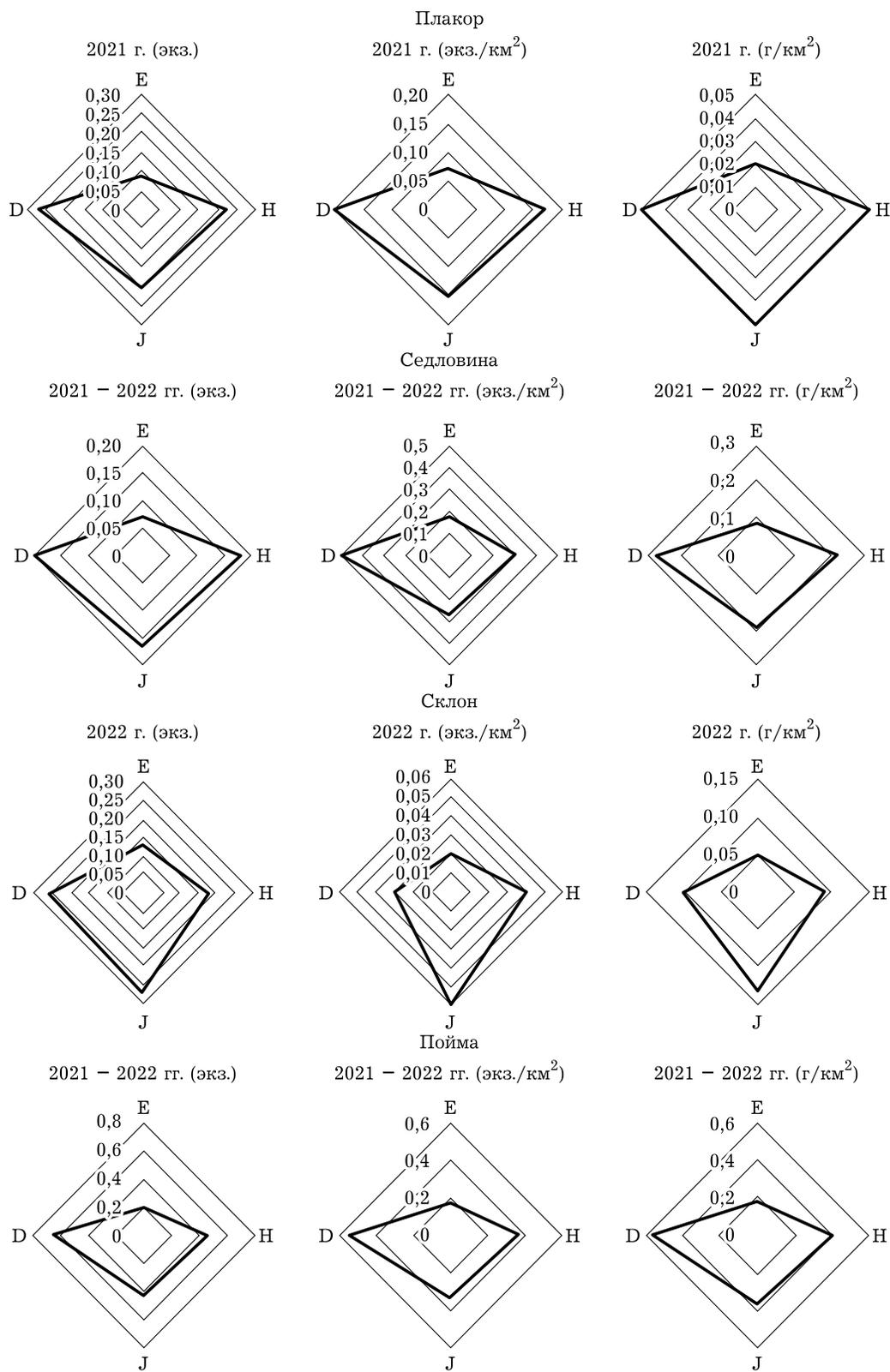


Рис. 1. Пиктограммы информационных индексов разнообразия сообществ мелких млекопитающих разных местоположений Надымской катены (левый ряд пиктограмм построен по индексам, рассчитанным по показателям численности (экз.), центральный ряд – плотности (экз./км²); правый ряд – биомассы (г/км²))

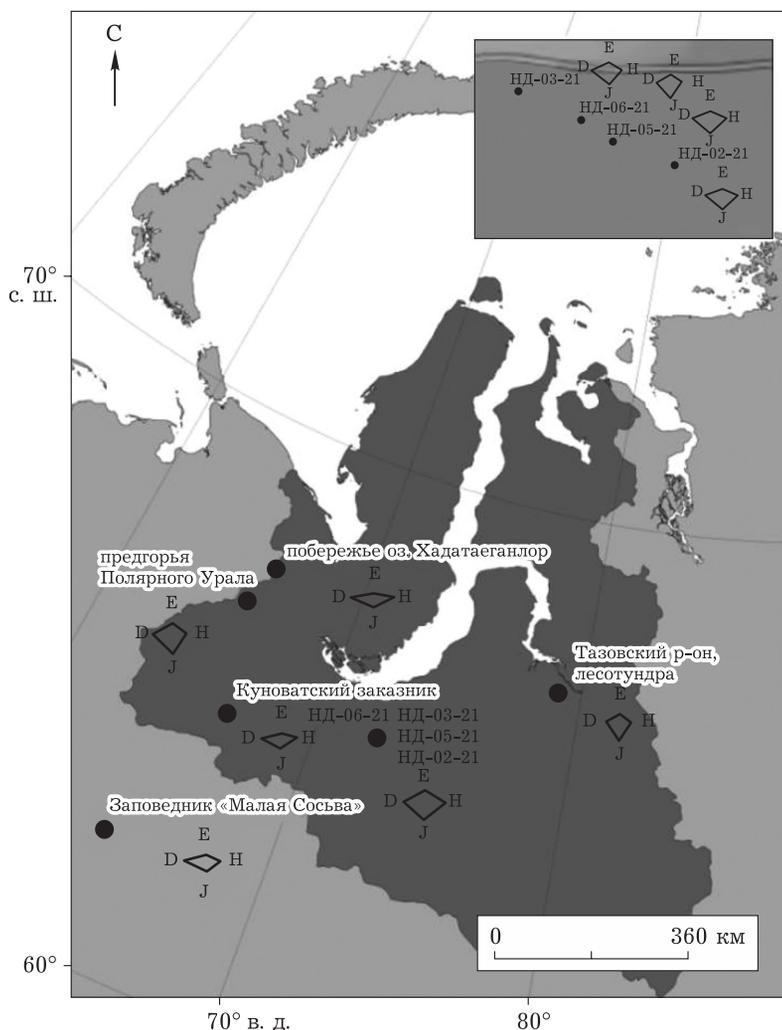


Рис. 2. Карта-схема пиктографиков сообществ мелких млекопитающих высоких широт Западной Сибири

Пиктографики всех сообществ мелких млекопитающих Надымских сопок симметричны по одной или обеим осям. Это наряду с их сходством с таковыми сообществ естественных высокоширотных и высокогорных ландшафтов Западной Сибири и сопредельных территорий свидетельствует о ненарушенной структуре доминирования, определяющем влиянии на население мелких млекопитающих изучаемых биогеоценозов природных факторов и относительной стабильности изучаемых сообществ.

ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе учетов мелких млекопитающих в июле 2021–2022 гг. на территории Надымских сопок отловлено 5 из 16 видов (с учетом *E. sibiricus* – 17 видов), встречающихся

в центральной части подзоны северной тайги Западной Сибири, в том числе 4 из 9 видов (*Cl. rutilus*, *S. caecutiens*, *S. araneus*, *A. oecopotus*), формирующих ядро сообществ мелких млекопитающих всей подзоны северной тайги [Стариков, Вартапетов, 2021]. Отсутствие в уловах остальных 12 видов мелких млекопитающих объясняется наличием у них экологических и/или биотопических предпочтений и, вследствие этого, неоднородностью их пространственного распределения в пределах подзоны, для некоторых видов – неравномерным численным распределением в широтном и долготном направлениях, а также фазой низкой численности популяции на фоне и без того повсеместно незначительного обилия вида.

Все выявленные виды полевков и землероек-бурозубок описаны в составе плейстоценовых

фаун севера Западной Сибири [Смирнов и др., 1986]. *E. sibiricus* – типичный обитатель современных северотаежных кедровников и сосняков [Равкин и др., 1980; Млекопитающие Полярного Урала, 2007], вероятно, проник в северные районы Западно-Сибирской равнины позднее, по мере становления во второй половине голоцена таежно-лесного териокомплекса, производного от тундростепного и лесостепного фаунистических комплексов [Смирнов и др., 1986]. Среди выявленных видов преобладают сибирские и транспалеарктические, что соответствует географическому положению района исследования и истории фауны.

Полученные нами оценки доминирования согласуются со сведениями [Стариков, Вартапетов, 2021] о постоянном и совместном доминировании *Cl. rutilus*, *S. caecutiens* для всей подзоны северной тайги Западной Сибири, с максимальным участием *Cl. rutilus* в центре подзоны. Но в отличие от данных Б. П. Старикова и Л. Г. Вартапетова [2021], *S. araneus*, отмеченный нами как обычный вид только на плакоре, не входит в число доминантов.

Наблюдаемые пространственно-биотопическое и численное распределения отдельных видов мелких млекопитающих по местоположениям Надымской катены соответствуют их видоспецифическим эколого-биологическим особенностям. Состав, структура и параметры сообществ мелких млекопитающих изменяются вдоль катены во взаимосвязи с изменением характеристик геосистем: характера залесения территории, характера увлажнения, видового богатства растений, структуры растительности, микрорельефа.

Низкие показатели разнообразия и устойчивости сообществ мелких млекопитающих Надымских сопков обусловлены суровыми природно-климатическими условиями, что подтверждается результатами ландшафтно-экологических исследований (наличие участков с близким к поверхности залеганием многолетнемерзлых пород, криогенное пучение, наличие участков с избыточным увлажнением, невысокое видовое разнообразие высших сосудистых растений, численное доминирование немногих видов растений и др.). Относительно более высокие показатели разнообразия и обобщенный показатель благополучия сообщества мелких млекопитающих поймы соотносятся с большим видовым и структурным

разнообразием растительности и более мягким микроклиматом в этой части ландшафта. Сравнительно более высокие показатели резистентной устойчивости и, наоборот, более низкие показатели упругой и общей устойчивости сообществ в местообитаниях верхних звеньев катены отчасти можно объяснить влиянием на них пожаров.

Усредненный пиктографик объединенного сообщества мелких млекопитающих всех местоположений Надымской катены симметричен по обеим осям и более гармоничен по разнообразию и выравненности, чем пиктографики сообществ отдельных местоположений, что объясняется большей сбалансированностью ландшафта как целостной системы по сравнению с локальными геосистемами внутриландшафтного уровня. Пиктографик сообщества мелких млекопитающих Надымских сопков более симметричен и сбалансирован по разнообразию и выравненности, чем таковые сообществ из западной части северной тайги, лесотундры, горной тундры. Это согласуется с известными зональными и провинциальными закономерностями распределения теплообеспеченности, увлажнения, биологического разнообразия в пределах Западной Сибири [Парфенова и др., 2004; Равкин, Богомолова, 2016, 2018].

ВЫВОДЫ

Видовой состав, структура населения мелких млекопитающих Надымских сопков соответствуют их зонально-подзональному и провинциальному расположению, истории формирования таежного фаунистического комплекса, составу и соотношению биотопов в пределах района исследования.

Закономерности изменения состава, структуры населения и параметров сообществ мелких млекопитающих Надымских сопков по вектору склона – от плакора к пойме согласуются с изменениями ряда других характеристик геосистем.

Сообщества мелких млекопитающих всех местоположений катены и района исследования в целом имеют ненарушенную информационную структуру, характерную для субарктических ландшафтов, что служит признаком их стабильности.

Преобладание в изучаемых сообществах видов, нейтральных по отношению к челове-

ку, и низкая антропогенная адаптированность исследованных сообществ, несмотря на отмеченные следы пожаров в структуре почв и их вероятное влияние на устойчивость сообществ мелких млекопитающих в верхних местоположениях катены, свидетельствуют об отсутствии значимого влияния на изучаемый ландшафт хозяйственной деятельности человека.

Работа выполнена при поддержке правительства Ямало-Ненецкого автономного округа в рамках проекта “Современные климатические изменения и их влияние на ландшафтную структуру Ямало-Ненецкого автономного округа. Разработка оригинальной модели катенарной дифференциации ландшафтов проведена в рамках Государственного задания Института водных и экологических проблем СО РАН (номер проекта FUFZ-2021-0007).

ЛИТЕРАТУРА

- Беручашвили Н. Л., Жучкова В. К. Методы комплексных физико-географических исследований. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1997. 320 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
- Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 298 с.
- Вольперт Я. Л., Шадрин Е. Г. Мелкие млекопитающие Северо-Востока Сибири. Новосибирск: Наука, 2002. 246 с.
- Гатауллин В. Н. Марресальская свита западного Ямала – отложения дельты Пра-Оби // Бюл. комиссии по изучению четвертич. периода. 1991. № 60. С. 53–61.
- Гашев С. Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2000. 220 с.
- Гашев С. Н. Программа для ЭВМ “Statan-2011” / Патент на изобретение RU2011615336. Заявка № 2011612935 от 26.04.2011.
- Гашев С. Н., Сорочкина Н. В., Хританько О. А. База данных “Рабочее место териолога” // Патент на изобретение RU2013620056. Заявка № 2012621042 от 05.10.2012.
- Государственная геологическая карта Российской Федерации. Третье поколение. Q-43 (Новый Уренгой) 1 : 1 000 000. Карта плиоцен-четвертичных образований. М.: ФГБУ “ВСЕГЕИ”, 2015.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Лисовский А. А., Шефтель Б. И., Савельев А. П., Ермаков О. А., Козлов Ю. А., Смирнов Д. Г., Стахеев В. В., Глазов Д. М. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 56. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2019. 191 с.
- Литвинов Ю. Н. Влияние факторов различной природы на показатели разнообразия сообществ мелких млекопитающих // Успехи соврем. биологии. 2004. Т. 124, № 6. С. 612–621.
- Литвинов Ю. Н. Микропроцессы эволюции сообществ (на примере сообществ мелких млекопитающих) // Вестн. Иркут. гос. с.-х. академии. 2008. Вып. 30. С. 29–46.
- Млекопитающие Полярного Урала / под науч. ред. К. И. Бердюгина. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 384 с.
- Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 118 с.
- Москаленко Н. Г. Изменения криогенных ландшафтов северной тайги Западной Сибири в условиях меняющегося климата и техногенеза // Криосфера Земли. 2012. Т. XVI, № 2. С. 38–42.
- Мохов И. И., Елисеев А. В., Гурьянов В. В. Модельные оценки глобальных и региональных изменений климата в голоцене // Докл. РАН. Науки о Земле. 2020. Т. 490, № 1. С. 27–32.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Павлинов И. Я., Лисовский А. А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 604 с.
- Павлов А. В., Малкова Г. В. Динамика криолитозоны России в условиях современных изменений климата XX–XXI веков // Природные процессы и динамика геосистем. 2010. № 5. С. 44–51.
- Парфенова Е. И., Чебакова Н. М., Власенко В. И. Зависимости биоразнообразия растительного покрова разных уровней организации от климатических факторов (на примере Средней Сибири) // Сиб. экол. журн. 2004. Т. 11, № 5. С. 725–734. [Parfenova E. I., Chebakova N. M., Vlasenko V. I. Relationships Between Climatic Factors and Biodiversity of Vegetation Cover in Central Siberia at Different Levels of Organization // Contemporary Problems of Ecology. 2004. V. 11, № 5. 725–734.]
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия орнитокомплексов Западно-Сибирской равнины // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2016. № 4 (36). С. 147–163.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н. Экологическая организация пространственно-типологического разнообразия населения наземных позвоночных Западно-Сибирской равнины // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2018. Т. 123, № 1. С. 3–14.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 360 с.
- Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г., Фомин Б. Н., Равкин Е. С. Особенности распределения бурундука в лесной зоне Западной и Средней Сибири // Фауна Сибири / отв. ред. Б. С. Юдин. Новосибирск, 1980. С. 148–157.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Стариков В. П., Вартапетов Л. Г. Географо-экологический анализ мелких млекопитающих северной тайги За-

- падной Сибири // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 1. С. 61–74. [Starikov V. P., Vartapetov L. G. Geographic ecological analysis of small mammals of the northern taiga of Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 1. С. 49–61.]
- Тишков А. А. “Арктический вектор” в сохранении наземных экосистем и биоразнообразия // Арктика: экология и экономика. 2012. № 2 (6). С. 028–043.
- Ферронский И. В. О сборнике “Современные глобальные изменения природной среды” // Вод. ресурсы. 2013. Т. 40, № 6. С. 633.
- Черных Д. В., Золотов Д. В., Бирюков Р. Ю., Колесников Р. А., Печкин А. С. Катенарная дифференциация геосистем Надымских сопок (Ямало-Ненецкий автономный округ) // Науч. вестн. Ямало-Ненец. автоном. округа. 2022. № 3 (116). С. 80–96.
- Чибилев А. А., Паршина В. П., Павлейчик В. М. Ландшафтные катены как региональные модели для изучения биоразнообразия // Генетические растительные ресурсы России и сопредельных государств: материалы к 110-летию со дня рождения академика Н. И. Вавилова. Оренбург: Изд-во Печатный дом “Димур”, 1999. С. 59.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных. Вып. 58. Свердловск: АН СССР, Урал. филиал, 1968. 387 с.
- Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 360 с.
- Brown J. H. Macroecology. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1995. 269 p.
- Kryštufek B., Tesakov A. S., Lebedev V. S., Bannikova A. A., Abramson N. I., Shenbrot G. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas* // Mammalia. 2019. Vol. 84 (2). P. 214–217.
- Mergelov N. S. Post-pirogenic Transformation of Soils and Soil Carbon Stocks in Sub-Tundra Woodlands of Kolyma Lowland: a Cascading Effect and Feedbacks // Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya. 2015. N 3. P. 129–140.

Small Mammal Communities inhabiting Nadym Hills and their Change along Landscape Catena

A. Yu. LEVYKH¹, D. V. CHERNYKH², D. V. ZOLOTOV², R. Yu. BIRIUKOV²

¹Arctic Research Center
629007, Salekhard, Respubliki str., 20
E-mail: aljurlev@mail.ru

²Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
656038, Barnaul, Molodezhnaya str., 1
E-mail: chernykh@mail.ru

In the current article, the authors study small mammal species composition and population structure of the northern taiga landscape of the Nadym Hills (Yamal Nenets Autonomous Okrug, Russia). Special attention is given to catenae regularities of the intralandscape differentiation. Five micromammal species (*Cl. rutilus*, *S. caecutiens*, *S. araneus*, *A. oeconomus*, *E. sibiricus*), typical for the Western Siberia northern taiga subzone, were caught in different north-western parts of the catena (at the flat interfluvium (placor), saddle, slope, flood plain). Red-backed mice *Cl. rutilus* outnumbered other species in all catena locations and in the landscape on the whole. Other species codominate in certain locations with an exception of *S. araneus* being common only at the placor. On the whole, over the area under study and in the higher locations of the catena, *Cl. rutilus* and *S. caecutiens* make up the core of small mammal communities. Along the hill slope – from the placor to the flood plain – the overall micromammal abundance and dominating species abundance decline gradually. A settled breeding small mammal population is present in all catena locations. The micromammal community composition, structure, and characteristics change along the slope in accordance with the changes in the territory afforestation, moistening, plant species richness, vegetation structure, microtopography. Due to harsh climate, the small mammal communities of all catena locations and whole area under scrutiny show low indices of diversity, evenness, and sustainability, high dominance index, but on the whole their structure is undisturbed and characteristic of natural subarctic communities, being indicative of the communities' stability.

Key words: rodents, insectivores, landscape catena, diversity, sustainability.