

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Учреждение Российской Академии наук
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
Сибирского отделения РАН

**СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИИ
ЖИВОТНЫХ:**
экологический и морфологический
анализ

Ответственный редактор:
академик РАН
В.Н. Большаков

Товарищество научных изданий КМК
Новосибирск – Москва ♦ 2010

УДК 599(571.15):591.15
ББК Е681
С63

Ответственный редактор: академик РАН В.Н. Большаков
Рецензенты: д.б.н., проф. Г.А. Соколов, д.б.н., проф. Л.Н. Ердаков,
к.б.н. В.С. Жуков

С63 **Сообщества** и популяции животных: морфологический и экологический анализ / Ю.Н. Литвинов и др. – Новосибирск–Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 258 с. – (Труды Института систематики и экологии животных СО РАН, вып. 46).

ISBN 978-5-87317-663-2

В книге представлены работы сотрудников, работающих в области изучения экологии популяций и сообществ позвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН. Первый раздел посвящен изучению сообществ мелких млекопитающих в ландшафтно-географическом и временном аспектах и обсуждению особенностей организации населения мелких млекопитающих Сибири, проблем стабильности и устойчивости сообществ. Анализируются структурные перестройки сообществ грызунов в связи с изменением климата в период с позднего плейстоцена до современности. Во втором разделе представлены работы по экологии, внутри- и межвидовой изменчивости животных разных таксономических групп. Представлены статьи по оценке взаимоотношений разных форм морфологической изменчивости млекопитающих и рыб.

Книга представляет интерес для зоологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов.

Утверждено к печати Ученым советом ИСиЭЖ СО РАН

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты № 06-04-49232, № 08-04-00037) и интеграционного проекта, выполняемого совместно с УрО РАН, № 63.

УДК 599(571.15):591.15
ББК Е681

© Авторы, 2010
© ИСиЭЖ СО РАН, 2010
© Товарищество научных изданий КМК, 2010

ISBN 978-5-87317-663-2

Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, В.В. Панов

**ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ
МОДЕЛЬНЫХ ЛАНДШАФТОВ В СВЯЗИ
С ПРОБЛЕМАМИ СТАБИЛЬНОСТИ
И УСТОЙЧИВОСТИ**

Единственный очевидный вывод состоит в том, что в рамках математических моделей бесполезно искать однозначную связь между сложностью и устойчивостью, которая в конкретных ситуациях определяется особенностями рассматриваемых структур и спецификой математических постановок задач.

*Свирижев, Логофет
Устойчивость биологических сообществ, 1987*

Существуя в виде симпатрических популяционных группировок, сообщества грызунов, в зависимости от пространственных и временных условий, имеют различные адаптационные стратегии. Временные изменения сообществ по годам выражаются в следующих основных процессах: популяционной динамике численности всего сообщества, смене доминантов и перестройке структуры доминирования, изменениях (колебаниях) информационных показателей. Выявление популяционных, численно-зависимых характеристик сообщества в определенный сезон по годам и разным ландшафтам позволяет выявить основные принципы, определяющие структуру и функционирование сообщества как целостной системы (Hansson, 1993; Williams et al., 2002; Yoccoz, Ims, 2004).

Перестройки в видовой (популяционной) структуре сообщества во временном аспекте происходят как последовательные преобразования. Метод «фазовых портретов» или «портретов стабильности» (Федоров, Гильманов, 1980; Экологические системы, 1981) позволяет отобразить размах и плавность реакции сообщества как динамической системы на внешние воздействия за разные годы. Метод дает возможность выявить характер динамики системы при отклонении от стационарного состояния (состояние с нулевой скоростью изменения параметра).

Вместе с тем, анализ временных, межвидовых, численно-зависимых характеристик различных сообществ позволяет с разных сторон оценить различие в динамических процессах и, в конечном итоге, дать оценку степени их устойчивости. В терминах формальных представлений этот

вопрос сводится к установлению преобладания сильных или слабых взаимодействий между образующими сообщество популяциями разных видов, количественным выражением которых служат элементы структурной (в нашем случае корреляционной) матрицы (Федоров, Гильманов, 1980). Конечным выражением, позволяющим оценить степень стабильности и устойчивости сообщества, служит значение его связности (С).

Цель работы – на примере изучения многолетних динамических процессов в сообществах грызунов трех различных по ландшафтным и природно-климатическим условиям ключевых участков оценить стратегии функционирования этих сообществ в плане устойчивости их развития.

Материалы и методы

Грызуны отлавливались в трех различных районах Западной Сибири, отличающихся своими ландшафтно-географическими условиями. Анализировались многолетние материалы из лесостепной зоны Северной Барабы (участок «Бараба», 1978–90 гг.), ленточного бора Правобережья Оби (лесопарковая зона Новосибирского Академгородка – участок «Академгородок», 1992–2007 гг.), кедрово-пихтовой тайги с примесью лиственных пород вблизи Телецкого озера (окрестности Телецкого стационара ИСиЭЖ СО РАН, участок «Телецкое», 1984–2004 гг.).

Отловы грызунов осуществляли методом стандартных ловчих канавок (Наумов, 1955) с начала июня до начала сентября. Всего отработано: в Северной Барабе – 37 000, в окрестностях Академгородка – 27 968, в районе Телецкого озера 25 890 конусо-суток, отловлено и проанализировано около 15 520, 5 400 и 5000 особей грызунов соответственно.

Для числовой характеристики видов в сообществе использовали показатель относительной численности на 100 конусо-суток. Показатели биоразнообразия оценивались с помощью информационных индексов разнообразия Симсона и Шеннона (Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Мэгарран, 1992), рассчитанных по долям видов. Доминирующими считали виды, по многолетним средним численным и процентным показателям преобладающие в сообществе. Ключевыми считались виды, численность которых может флуктуировать в значительных пределах, в отдельные годы возрастая до максимума (полное доминирование) и понижаясь до минимума. В среднем, такие виды не являются доминантами сообщества. Эти виды в целом имеют структурообразующую функцию, более значимую, чем у доминантов (Примаков, 2002).

Изучение фазовых портретов

Наиболее просто фазы популяционной динамики определяются нахождением максимумов и минимумов временного ряда. Однако во мно-

гих случаях, когда нет четко выраженной динамики, выделение таких максимумов (минимумов) бывает затруднительным. Хотя субъективное выделение фаз и является возможным, предпочтительно использовать более объективные методы, такие как анализ методом главных компонент (Ефимов и др., 1988), метод «гусеницы» (Главные компоненты..., 1997) или SSA (Hassani, 2007).

Основная идея метода состоит в преобразовании временного ряда с помощью сдвиговой процедуры в траекторную матрицу и дальнейшем её исследовании с помощью метода главных компонент. В конечном итоге, результатом применения метода является разложение временного ряда на составляющие: систематические (определяемые закономерностью развития процесса во времени) и несистематические («шум») с последующим удалением «шумовой» составляющей. При этом состояние сообщества в определенный год представляется точкой на плоскости, образованной соответствующей парой компонент. Соединяя последовательно эти точки, получим фазовые портреты, дающие возможность визуального изучения траектории ряда в многомерном пространстве его состояний. Метод применим к любому временному ряду, не требует стационарности, как, например, спектральный анализ, выявляет тренды, если они имеются, без каких либо предположений об их природе и форме (Ефимов, Ковалева, 2007). При проведении компонентного анализа данные по численности видов предварительно логарифмировались (\ln). Сглаживание траектории в фазовом пространстве проводилось методом кубического сплайна. Этим методом исследовалось движение численности видовых популяций и информационных индексов, характеризующих состояние сообщества в определенные моменты времени.

Факторный анализ

Многолетние данные по численности также обработаны с помощью метода главных компонент. В последние годы применение этого метода в биологии значительно расширилось в связи с тем, что он позволяет получить информацию, которую трудно извлечь другими способами. Как сказано выше, метод главных компонент успешно применяется при исследовании различных временных рядов с целью анализа, классификации и прогноза (Ефимов и др., 1988). В нашей работе метод применялся также для ординации видов в зависимости от факторов, определяющих их годовую динамику (Уильямсон, 1975). Поскольку в качестве признаков использовались показатели численности в разные годы, то виды, входящие в сообщество, расположились в пространстве факторов согласно сходству или различию динамики численности их популяций.

Анализ структурных корреляционных матриц сообществ

Связь между видовыми популяциями в сообществе определяли парным сравнением среднегодовых значений численности с применением рангового коэффициента корреляции Спирмена (R_s) и последующим анализом классификационных построений. Этот метод позволяет судить об экологической структуре сообщества на основе многолетних данных об изменении численности составляющих его видов. Ранее показано, что в условиях Барабы некоторое уменьшение сходства динамики численности пары видов грызунов может быть вызвано их конкурентным взаимодействием (Ердаков и др., 1980). При этом значительное численное превосходство одного вида действует подавляюще на партнера вне зависимости от благоприятствующих последнему абиотических условий. Говоря о конкуренции, мы имеем в виду не прямую борьбу за ресурсы и территорию, а сформированную под влиянием комплекса изменяющихся по годам факторов структуру экологических взаимоотношений различных видов, выраженную через корреляцию многолетних показателей численности. Речь идет о косвенно выраженной конкуренции, которая так или иначе присутствует во всех сообществах и играет первоочередную роль в их организации (Джиллер, 1988). Мету связности сообщества определяли как отношение числа хорошо проявленных ($p \leq 0,05$) положительных ($R_s \geq 0,5$) и отрицательных ($R_s \leq -0,2$), т.е. реализованных связей к общему числу возможных связей (Маргалев, 1992).

Результаты и обсуждение

В сообществах диких грызунов многолетние динамические процессы в структуре доминирования позволяют поддерживать существование всей системы. Вместе с тем наибольшее значение в структуре любого сообщества имеют виды, представленные большим числом особей. Характерный облик ландшафтам придают виды животных (ключевые и доминирующие), которые входят в состав их фоновых элементов, для этих видов комплекс прочих элементов ландшафта создает условия, благоприятные для обитания, успешного размножения, высокой численности, а сами животные, именно в силу способности к повышению численности, существенным образом влияют на прочие элементы, на весь облик ландшафта (Кузякин, 1962). В отличие от доминантов, ключевые виды оказывают большее влияние на структуру сообщества (Примак, 2002).

Схема анализа динамических процессов в сообществах грызунов разных ландшафтов выглядит следующим образом. Сначала обсуждается популяционная динамика численности видов, входящих в сообщества, а также динамика информационных показателей разнообразия. Затем ана-

лизируются фазовые портреты ключевых и доминирующих видов в сообществе, определяющих его основную структуру. Следующий этап – определение суммарной временной траектории динамики параметров разнообразия (информационный индекс Шеннона) модельных участков. С применением факторного анализа (главные компоненты) анализируется распределение популяций видов в пространстве главных компонент годовой динамики численности. В заключение выявляются внутренние корреляционные связи между видами, составляющими сообщество, обсуждается роль доминантов, ключевых, второстепенных и редких видов в структуре сообщества, определяется связность, стабильность и устойчивость сообществ к действию факторов различной природы.

Динамика структуры сообщества грызунов Северной Барабы

Сообщество грызунов в Северной Барабе представлено девятью видами. При анализе не рассматривались синантропные – домовая мышь (*Mus musculus* L.) и серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.), а также единичный в уловах обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L.). Один из важнейших компонентов сообщества – водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.). Массовые размножения данного ключевого в сообществе вида происходят примерно через 10 лет и по времени совпадают с «влажной» природной фазой (Пантелеев, 1968; Максимов, 1984). В этот период значительные площади разных угодий заняты поселениями водяной полевки. Во время «сухой» фазы численность вида сокращается до минимума, его локальные поселения редко встречаются в поймах рек и других заболоченных биотопах.

Динамические процессы по годам в сообществе грызунов северной Барабы выглядят следующим образом (рис. 1). Суммарные показатели численности видов в сообществе увеличиваются, в основном, за счет значительного увеличения численности видов-доминантов (рис. 1: *a*) – 1981, 1985, 1986 гг. При средних и низких суммарных показателях численности в популяциях равномерность распределения видов в сообществе возрастает, это выражается в высоких значениях информационных индексов (рис. 1: *б*) – 1978–80, 1984–85, 1988–90 гг. Резкая вспышка численности доминантов (особенно водяной полевки) и последующий год ее спада значительно понижают величину информационных индексов разнообразия (рис. 1: *б*).

Фазовый портрет популяции водяной полевки – ключевого, структурообразующего вида в сообществе грызунов, – представляет собой почти правильную окружность (рис. 2: *a*). Годы – как с высокими показателями численности, так и с низкими – равномерно группируются в разных частях графика. Факторы, которые обуславливают движение численных показателей вида по годам, формируют плавную траекторию и способствуют циклическому ходу системы. Это незатухающие колебания, сви-

детельствующие о стабильных популяционных циклах, известных и ранее (Максимов, 1984).

Доминант в сообществе грызунов Северной Барабы – полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.) – имеет сходный с предыдущим видом фазовый портрет (рис. 2: б). Ранее было показано, что движение численности полевой мыши в Северной Барабе происходит в противофазе движению численности водяной полевки и имеет корреляцию с несколькими видами в сообществе (Литвинов, Панов, 1998). График показывает, что процесс спада и подъема численности в популяции полевой мыши происходит медленно, фаза подъема растянута на 3–4 года. Фазовые портреты второстепенных (например, рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreder) рис. 2: в) и редких видов в сообществе грызунов Северной Барабы имеют

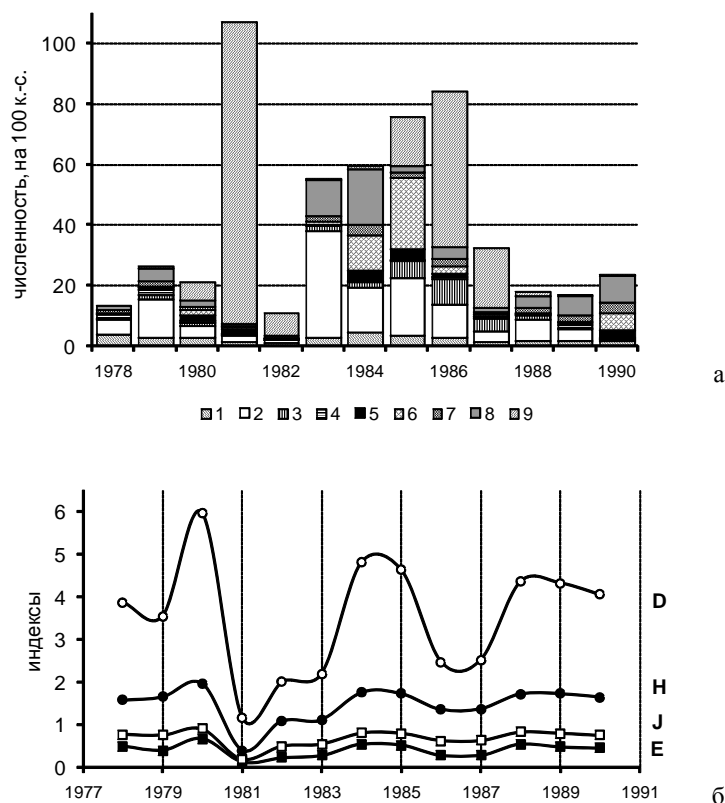


Рис. 1. Годовые средние показатели относительной численности (а) и индексов разнообразия (б) грызунов Северной Барабы (на 100 конусо-суток). Виды: 1 – лесная мышовка, 2 – полевая мышь, 3 – мышь-малютка, полёвки: 4 – узкочерепная, 5 – экономка, 6 – темная, 7 – красная, 8 – рыжая, 9 – водяная.

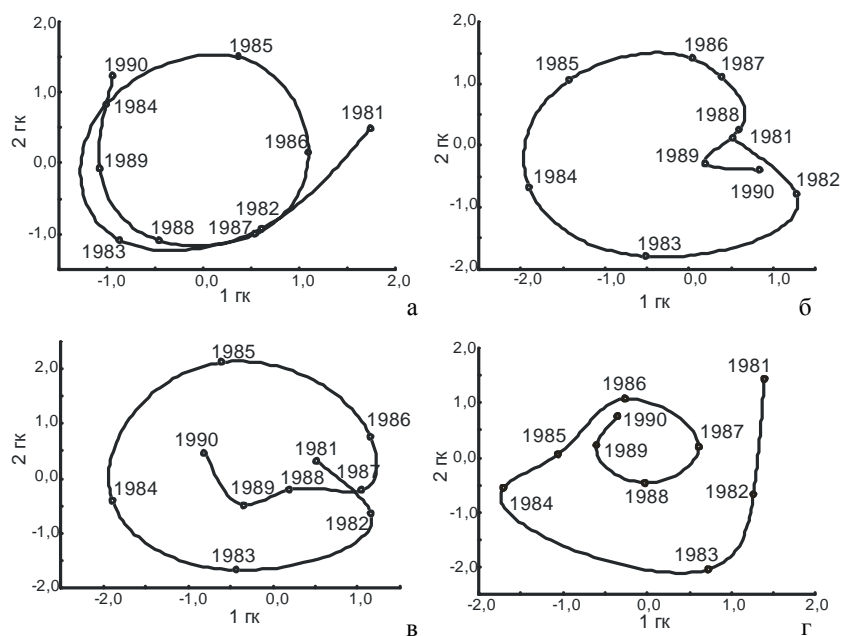


Рис. 2. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (H) сообщества грызунов Северной Барабы: а – водяная полевка, б – полевая мышь, в – рыжая полевка, г – индекс Шеннона.

сходный с вышеописанными облик. Относительно плавные изменения численности, которые обычно укладывается в 3–5-летний цикл, характерный для многих видов грызунов (Садыков, Бенинсон, 1992). В целом портреты отражают устойчивые незатухающие колебания среднегодовых показателей численности видов, входящих в сообщество. Устойчивость цикла обусловлена устойчивостью амплитуды колебаний (Романовский и др., 1971)

Фазовый портрет информационного параметра разнообразия всего сообщества (индекс Шеннона) представляет собой спираль, закрученную внутрь (рис. 2: г). Для модельных сообществ такой фазовый портрет свидетельствует о перемещении системы по направлению к равновесию с существенным временем возврата. Можно предположить, что временной цикл показателя биоразнообразия сообщества связан с динамикой численности ключевого вида – водяной полевки. Уменьшение размаха колебаний с 1,5 до 0,5 единиц совпадает с высокими и средними пиками численности водяной полевки, которые существенно влияют на показатели разнообразия всего сообщества грызунов Северной Барабы (Литви-

нов, Панов, 1998). В наших исследованиях показано, что наряду с комплексом факторов, приводящих к высокой численности водяной полевки, этот грызун сам служит сильным фактором, формирующим структуру сообщества.

Многолетнее движение численных характеристик грызунов составляющих сообщество в Северной Барабе, взаимосвязано как с динамикой численности отдельных видов, так и с параметрами биоразнообразия всего сообщества. Сообщество характеризуется устойчивостью во времени (незатухающие колебания, которые, отклоняясь от устойчивого цикла, возвращают систему обратно). В то же время резкие изменения структуры биосистемы, позволяют такую категорию, как стабильность сообщества, рассматривать как «импульсную» (Одум, 1986).

Метод главных компонент уточняет и дополняет информацию об облике сообщества грызунов в Северной Барабе в течение 13 лет. При анализе средних по годам показателей численности девяти видов грызунов получены следующие результаты (рис. 3). Положительные вклады в первую главную компоненту внесли годы повышенной увлажненности территории, которые сопровождались подъемом численности водяной полевки (1981, 1982 и 1986, 1987 гг. табл. 1), а наибольшие отрицательные – с низкой численностью. Таким образом, распределение видов вдоль первой главной компоненты обусловлено изменчивостью показателей их обилия в зависимости от увлажненности территории в разные годы. Рас-

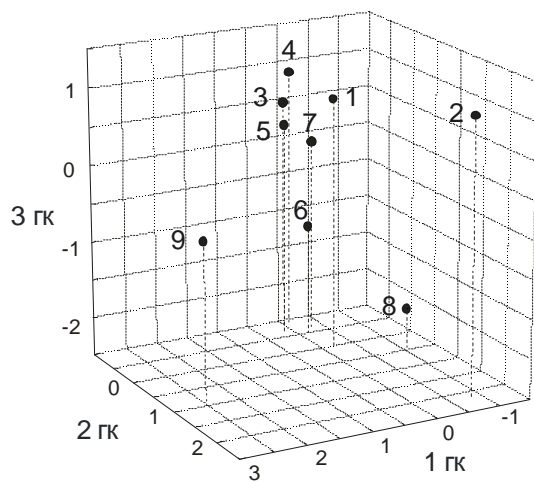


Рис. 3. Распределение видов грызунов Северной Барабы в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на *рис. 1.*

положение видов вдоль первой компоненты соответствует их приуроченности к определенным биотопам по направлению от сухих к более увлажненным. Этот ряд укрупненных биотопов по увеличению степени увлажненности имеет следующий вид: колок (березовый лес) – поле – луг – болото. Расположение видов вдоль оси первой главной компоненты соответствует многолетним средним коэффициентам верности биотопу, рассчитанному для грызунов Барабы (Сообщества ..., 1978). Наибольшая изменчивость численного состава сообщества таким образом связана с «влажной» фазой популяционного цикла. Поэтому наиболее структурированный облик сообщество грызунов имеет в годы повышенной увлажненности территории, что выражается в сильной биотопической приуроченности видов.

Расположение видов вдоль второй главной компоненты (35,4 % учетной дисперсии), не имеющей корреляции с первой, соответствует многолетним средним значениям показателей их численности в сторону увеличения. В эту компоненту все годы (кроме 1990) внесли примерно равные положительные вклады. Третья главная компонента более всего выделяет рыжую полевку (рис. 3: точка 8). Наибольший вклад в эту компоненту внес 1990 год (табл. 1), когда этот вид доминировал в сообществе.

Таким образом, наиболее структурированный облик сообщество грызунов Северной Барабы имеет в годы повышенной увлажненности территории. Это выражается в сильной биотопической приуроченности видов и

отображается распределением средних показателей численности видов в факторном пространстве.

Смена природных условий, связанная с уровнем обводненности территории, влияет на условия существования всех видов сообщества. Сокращение и увеличение площади суши приводит к перестройке в структуре доминирования видов, хотя у доминантов их ранговые положения или статус в сообществе сохраняются. На рис. 4 представлена структура корреляционных отношений в сообществе мышевидных грызу-

	<i>S. betulina</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. minutus</i>	<i>M. gregalis</i>	<i>M. oeconomus</i>	<i>M. agrestis</i>	<i>Cl. rutilus</i>	<i>Cl. glareolus</i>	<i>A. terrestris</i>
<i>S. betulina</i>									
<i>A. agrarius</i>	0,73								
<i>M. minutus</i>	0,37	0,65							
<i>M. gregalis</i>	0,07	0,24	0,20						
<i>M. oeconomus</i>	0,48	0,07	0,20	-	0,06				
<i>M. agrestis</i>	0,37	0,31	0,56	0,42	0,78				
<i>Cl. rutilus</i>	0,52	0,40	0,40	-	0,16	0,45	0,68		
<i>Cl. glareolus</i>	0,36	0,48	0,30	-	0,18	0,15	0,47	0,85	
<i>A. terrestris</i>	-	0,27	0,11	0,46	-	0,19	0,15	0,20	0,32
									0,52

Рис. 4. Корреляционные связи (R_s) в сообществе грызунов Северной Барабы.

нов Северной Барабы. Достоверная корреляция отмечена для семи видов, что, на наш взгляд, свидетельствует о частичном совпадении факторов, формирующих численный состав видов и определяющих их годовую динамику. Отрицательные корреляционные связи с другими видами в сообществе характерны для водяной и узкочерепной (*Microtus gregalis* Pall.) полевков – видов, условия обитания которых резко отличаются как друг от друга, так и от всех остальных компонентов сообщества. В данном случае имеет место пассивная конкуренция за ресурсы и территорию (Пантелеев, 1968; Фолитарек, 1959) (водяная полевка) и специфический набор требований к условиям обитания вида (узкочерепная полевка).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов Северной Барабы в разные годы с главными компонентами.

Признаки (годы)	Главные компоненты		
	1	2	3
1978	-0,47	-0,61	0,49
1979	-0,48	-0,81	0,30
1980	0,62	-0,74	-0,03
1981	0,91	-0,34	-0,17
1982	0,85	-0,47	-0,14
1983	-0,47	-0,84	0,17
1984	-0,62	-0,55	-0,52
1985	0,25	-0,52	-0,14
1986	0,87	-0,46	-0,11
1987	0,88	-0,43	-0,09
1988	-0,42	-0,88	0,07
1989	-0,64	-0,49	-0,40
1990	-0,48	0,06	-0,87
Доля дисперсии (%)	41,7	35,4	12,6

Средние (1978–1990 гг.) ранговые значения видов грызунов Северной Барабы демонстрируют следующее (рис. 5). В доминирующую группу входят виды с небольшими пределами рангового положения и со средними значениями его коэффициента вариации – это полевая мышь, рыжая полевка и лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.). Далее следует вид, положение которого в сообществе резко изменяется по годам (водяная полевка), о чем свидетельствует значительное варьирование его статуса по годам и высокое значение его коэффициента вариации. В данном случае коэффициент вариации рангового положения служит мерой цикличности ранга вида и позволяет выстроить ряд от самого «циклического» – водяной полевки до самого «нециклического» – полевки-экономки

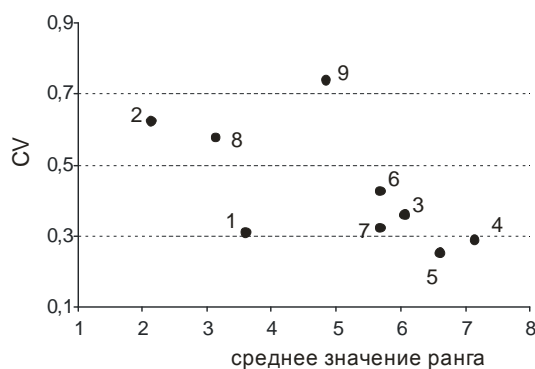


Рис. 5. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов Северной Барабы. Номера видов те же, что на рис. 1.

(*Microtus oeconomus* Pall.). Ранговые положения остальных представленных на рисунке видов довольно постоянны, о чем свидетельствуют показатели их варьирования.

Динамика структуры сообщества грызунов окрестностей Новосибирского Академгородка

В сообществе грызунов окрестностей Новосибирского Академгородка не отмечено резких всплесков численности отдельных видов, хотя суммарные показатели численности значительно флуктуируют (рис. 6: а). На фоне сравнительно высокого видового богатства (12 видов, исключая синантропные), перестройки структуры доминирования в сообществе незначительны, о чем свидетельствует ход изменения параметров разнообразия сообщества по годам (рис 6: б). Равномерная структура доминирования, которую лучше всего показывает индекс Симпсона D, совпадает с годами повышения суммарной численности всего сообщества. Сообщество хорошо выровнено, что свидетельствует о его стабильности.

Фазовый портрет доминирующего в сообществе грызунов вида красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в плоскости первых двух главных компонент характеризуется плавным движением по эллиптическим траекториям разного диаметра (различия в размахе колебаний) (рис. 7: а). Цикл равен примерно трем годам. Периодичность действия групп факторов, приводящих к динамике, сходна по годам и свидетельствует об устойчивости процесса.

По сходной траектории происходит движение численности субдоминанта в сообществе – полевой мыши (рис. 7: б). Фазовый портрет еще одного вида – лесной мышовки, которая входящего в доминирующую груп-

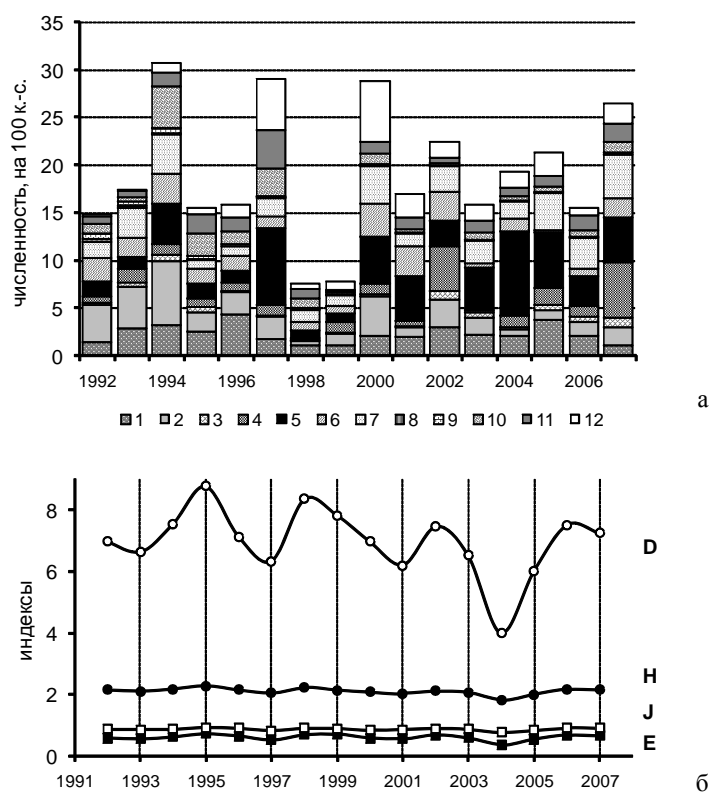


Рис. 6. Годовые показатели относительной численности (на 100 конусо-суток) грызунов лесопарковой зоны Академгородка (а), индексы разнообразия и выравнивания их сообществ (б). Виды: 1 – лесная мышовка; мыши: 2 – полевая, 3 – восточно-азиатская, 4 – малютка; полёвки: 5 – красно-серая, 6 – рыжая, 7 – красная, 8 – водяная, 9 – узкочерепная, 10 – экономка, 11 – тёмная, 12 – обыкновенная.

пу, – представляет собой практически круговую траекторию с более или менее равномерным распределением точек по ней и размахом колебаний в девять лет (рис. 7: в). В данном случае фазовые портреты выделяют популяции видов с различной многолетней популяционной динамикой.

Многолетний фазовый портрет индекса разнообразия Шеннона всего сообщества в плоскости 2-ой и 3-ей главных компонент (рис. 7: з) характеризуется относительно равномерной спиралью с 4-х летним периодом. В рассматриваемом случае равномерность циклических изменений параметров разнообразия, которые происходят при незначительных перестройках структуры доминирования, свидетельствует о сбалансированных движениях численности всех видов, входящих в сообщество.

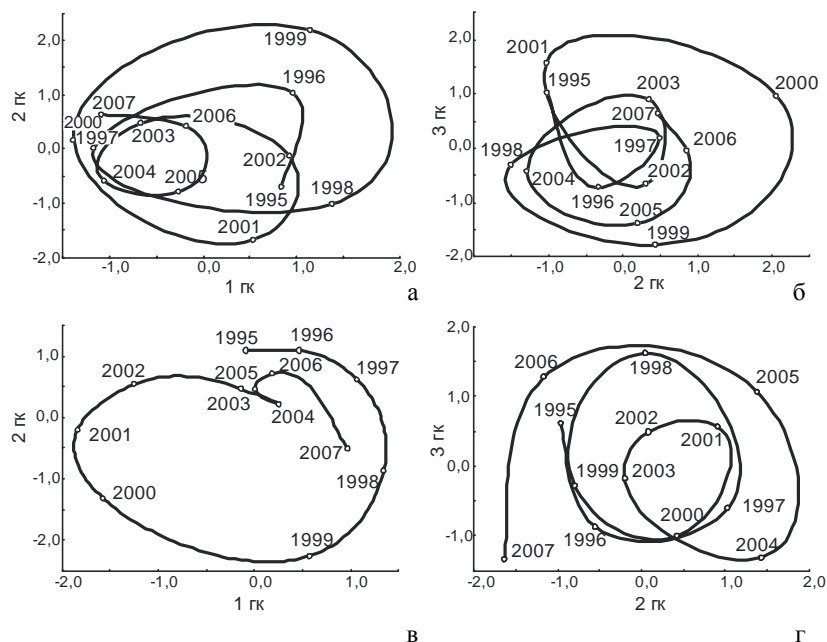


Рис. 7. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (H) сообщества грызунов лесопарковой зоны Академгородка: а – красно-серая полевка, б – полевая мышь, в – лесная мышовка, г – индекс Шеннона.

Компонентный анализ демонстрирует равномерность распределения видов вдоль первой главной компоненты в направлении увеличения показателей их численности (рис. 8, табл. 2). Вторая компонента связана с годами, в которые уменьшаются информационные показатели сообщества за счет снижения показателей численности в популяциях редких видов и изменения структуры доминирования за счет роста численности доминантов (1997, 2001, 2004, 2005 гг.). Эти годы дали наибольший отрицательный вклад во вторую главную компоненту (табл. 2). Третья компонента выделяет годы с высокой численностью мыши-малютки (*Micromys minutus* Pall.) (рис. 6: годы 2002 и 2007). Два этих года внесли наибольший положительный вклад в третью компоненту (табл. 2).

Сбалансированность динамики популяционных параметров подтверждается анализом структурной корреляционной матрицы исследуемого сообщества (рис. 9). В ней велико число как сильных положительных (синхронная динамика численности видов), так и отрицательных корреляци-

онных связей. При большом количестве многолетних структурных связей в сообществе видно, что многие виды имеют синхронное движение численности с доминирующей группой грызунов. В эту группу входят рыжие лесные полевки, мыши и лесная мышовка. Движение численности нескольких видов серых полевок, синхронное между этими видами, не коррелирует с первой группой и объединяет их в другую группу. Можно предположить, что сходство в движении численности у этих видов связано с уровнем увлажненности территории, так как в этой группе преобладают околотовные виды (полевки эконома, темная и водяная). Закономерно, что отрицательные корреляционные связи наблюдаются между видами, относящимися к двум разным вышеобозначенным группам.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов лесопарковой зоны Академгородка в разные годы с главными компонентами.

Признаки (годы)	Главные компоненты		
	1	2	3
1992	0,60	0,64	0,05
1993	0,66	0,66	0,21
1994	0,74	0,47	-0,16
1995	0,56	0,44	-0,57
1996	0,62	0,46	-0,34
1997	0,67	-0,56	-0,30
1998	0,69	0,14	-0,39
1999	0,82	0,26	0,44
2000	0,76	-0,19	0,07
2001	0,76	-0,39	-0,12
2002	0,68	0,21	0,61
2003	0,88	-0,33	-0,17
2004	0,72	-0,58	-0,05
2005	0,83	-0,42	0,02
2006	0,88	-0,13	0,02
2007	0,64	-0,26	0,58
Доля дисперсии (%)	52,6	17,6	10,6

Средние ранговые значения видов грызунов окрестностей Академгородка демонстрируют следующее (рис. 10). Группа доминантов и видов со средней численностью равномерно распределены в плоскости, образованной показателем ранга и его коэффициентом вариации. В указанную группу входит девять видов грызунов, численность и ранг которых равномерно убывает в плоскости этих показателей. Ранговые положения трех редких в сообществе видов довольно постоянны, о чем свидетельствуют показатели их варьирования.

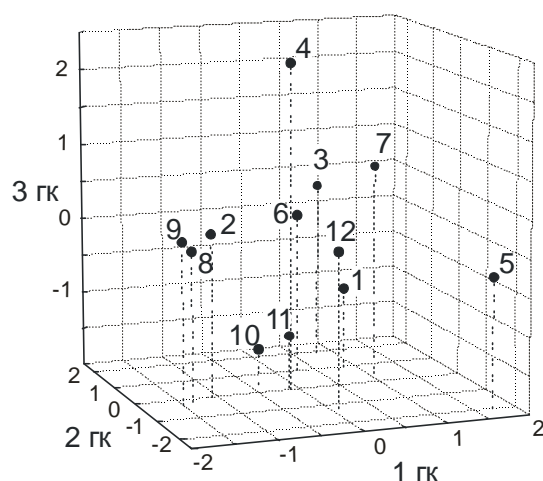


Рис. 8. Распределение видов грызунов лесопарковой зоны Академгородка в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на рис. 6.

Динамика структуры сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай)

Сообщество грызунов Прителецкой тайги состоит из 11 видов. Доминанты в сообществе – полевка-экономка и красная полевка, остальные виды немногочисленны в отловах (Литвинов и др., 2007). В некоторые сезоны в отдельных биотопах может увеличиваться численность лесной мышовки и восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae* Thomas). Многолетняя динамика показывает, что флуктуация показателей численности по годам у разных видов может происходить синхронно или в противофазе.

	<i>S.betulina</i>	<i>A.agrarius</i>	<i>A.peninsulae</i>	<i>M.minutus</i>	<i>Cl.rufocanus</i>	<i>Cl.glareolus</i>	<i>Cl.rutilus</i>	<i>A.terrestris</i>	<i>M.gregalis</i>	<i>M.oecoonomus</i>	<i>M.agrestis</i>	<i>M.arvalis</i>
<i>S.betulina</i>												
<i>A.agrarius</i>	0,33											
<i>A.peninsulae</i>	0,53	0,31										
<i>M.minutus</i>	0,19	0,15	0,50									
<i>Cl.rufocanus</i>	0,11	0,09	0,25	0,31								
<i>Cl.glareolus</i>	0,07	0,60	0,21	0,06	0,07							
<i>Cl.rutilus</i>	0,15	0,33	0,59	0,56	0,48	0,18						
<i>A.terrestris</i>	0,12	0,48	0,22	0,30	0,31	0,27	0,11					
<i>M.gregalis</i>	0,22	0,46	0,12	0,26	0,19	0,28	0,04	0,63				
<i>M.oecoonomus</i>	0,10	0,42	0,18	0,30	0,09	0,16	0,12	0,45	0,61			
<i>M.agrestis</i>	0,08	0,11	0,35	0,19	0,36	0,02	0,13	0,03	0,34	0,78		
<i>M.arvalis</i>	0,07	0,12	0,12	0,20	0,80	0,07	0,34	0,51	0,41	0,06	0,34	

Рис. 9. Корреляционные связи (R_s) в сообществе грызунов лесопарковой зоны Академгородка.

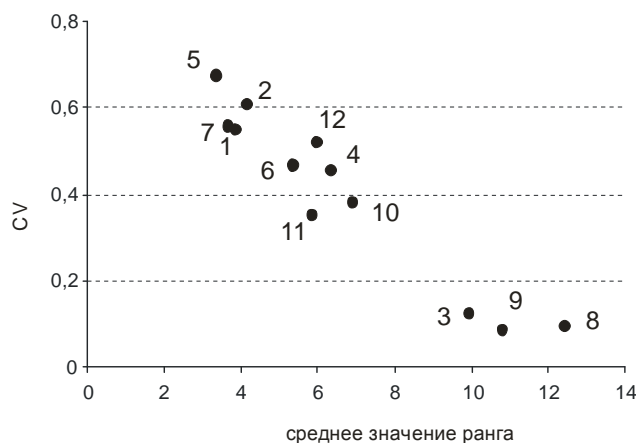


Рис. 10. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов Академгородка. Номера видов те же, что на рис. 6.

В годы подъема численности первостепенную роль играют виды-доминанты (рис. 11).

Многолетняя динамика четырех информационных индексов разнообразия сообщества свидетельствует о том, что их уменьшение или увеличение связано с изменениями структуры доминирования сообществ в большей степени, чем с многолетней динамикой численности видов, входящих в сообщество (Литвинов, 2001). Годы с относительно высокими значениями индексов D и H (рис. 11: б, 1984 и 2002 гг.) различаются по суммарным значениям усредненной за год относительной численности (рис. 11: а), но схожи по структуре доминирования, в которой выделяется около пяти видов-доминантов с равномерно убывающим среднегодовым показателем численности.

Низкие показатели информационных индексов разнообразия характерны для лет с такой структурой доминирования, когда в сообществе значительно преобладают один или два вида грызунов, а доля остальных относительно мала, причем это могут быть годы с общей высокой численностью животных (рис. 11: а, годы 1994, 1997, 2003). График динамики информационных индексов демонстрирует небольшие колебания значений, особенно показателей выровненности, что говорит о стабильности сообщества грызунов Прителецкой тайги. На это же указывает также ряд промежуточных (между высокими и низкими) значений усредненных годовых показателей численности и индексов разнообразия.

Фазовые портреты двух видов-доминантов в сообществе грызунов Прителецкой тайги – полевки-экономки (рис. 12: а) и красной полевки

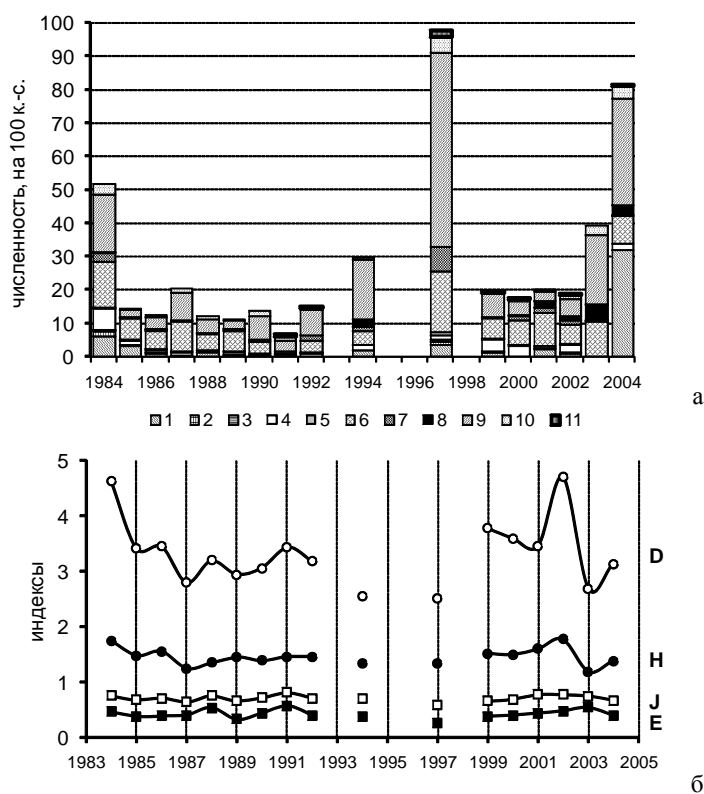


Рис. 11. Годовые показатели относительной численности грызунов прителецкой тайги (на 100 конусо-суток). Виды: 1 – лесная мышовка; мыши: 2 – полевая, 3 – малая лесная, 4 – восточноазиатская, 5 – мышь-малютка; полевки: 6 – красная, 7 – красно-серая, 8 – рыжая, 9 – экономка, 10 – темная, 11 – лесной лемминг.

(рис. 12: б) – свидетельствуют о несогласованной популяционной динамике с 3–4-летним периодом. Значительный размах колебаний на разных витках спирали в пространстве двух основных факторов значителен, что свидетельствует о низкой стабильности системы, способной значительно отклоняться от исходного состояния.

Фазовый портрет индекса разнообразия Шеннона (рис. 12: в) также демонстрирует «неправильную» периодичность, характеризуясь циклами разной длины. Структура доминирования сообщества претерпевает серьезные перестройки по годам с короткими (3 близких по структуре доминирования года) и длинными (структура, значительно различающаяся по годам в течение 5 лет) периодами.

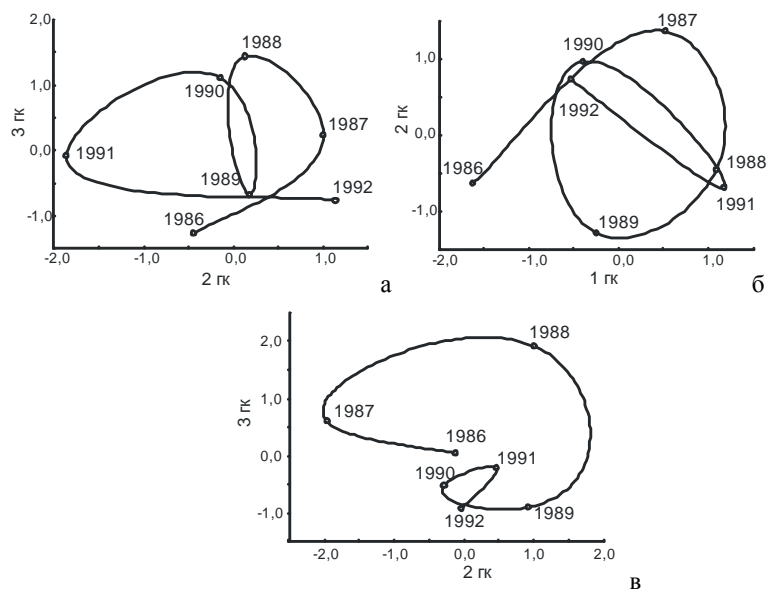


Рис. 12. Фазовые портреты многолетней динамики численности популяций и индекса разнообразия Шеннона (H) сообщества грызунов прителецкой тайги: а – красная полевка, б – полевка-экономка, в – индекс Шеннона.

Интересные данные о структуре изучаемого сообщества грызунов Северо-Восточного Алтая в течение 17 лет дает метод главных компонент. При анализе средних по годам показателей численности одиннадцати видов грызунов (рис. 13) на долю первых трех главных компонент приходится 96,7 % учтенной дисперсии (табл. 3). Распределение видов вдоль первой главной компоненты (78,1 % дисперсии) соответствует многолетним средним значениям показателей их обилия в сторону увеличения. В эту компоненту все годы внесли большие близкие по значению положительные вклады, что отражает сходную реакцию видов на основные факторы формирующие численный состав сообщества. Усредненные многолетние показатели численности объединяют в отдельную группу виды со средней и низкой численностью и выделяют виды-доминанты – полевок экономку и красную.

Наибольший положительный вклад во вторую компоненту внесли годы с высокой численностью доминанта – полевки-экономки – и низкой численности второго доминанта – красной полевки (табл. 3: годы 1991, 1994, 1997, 2004), наибольший отрицательный вклад, наоборот, внесли годы с относительно высокой численностью красной полевки и низкой – полевки-экономки (там же, годы 1985, 1989 и 2001).

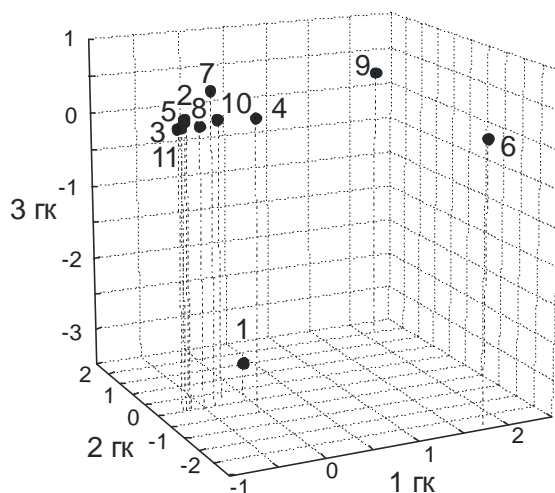


Рис. 13. Распределение видов грызунов прителецкой тайги в пространстве 1–3 главных компонент. Номера видов те же, что на рис. 11.

Расположение видов вдоль оси второй главной компоненты (рис. 13) соответствует их приуроченности к определенным биотопам по направлению от достаточно сухих и облесенных к более увлажненным. Этот ряд укрупненных биотопов по увеличению степени увлажненности имеет следующий вид: густые участки тайги на гривах – редколесные поляны – луга –

увлажненные кустарниковые заболоченные берега рек и ручьев.

	<i>S.betulina</i>	<i>A.agrarius</i>	<i>A.sylvaticus</i>	<i>A.peninsulae</i>	<i>M.minutus</i>	<i>Cl.rutilus</i>	<i>Cl.rufocanus</i>	<i>Cl.glareolus</i>	<i>M.oeconomus</i>	<i>M.argestis</i>	<i>M.schisticolor</i>
<i>S.betulina</i>											
<i>A.agrarius</i>	0,18										
<i>A.sylvaticus</i>	0,64	0,32									
<i>A.peninsulae</i>	0,50	0,32	0,36								
<i>M.minutus</i>	-0,01	0,44	0,26	0,34							
<i>Cl.rutilus</i>	0,34	0,15	0,56	0,34	0,28						
<i>Cl.rufocanus</i>	0,16	0,39	0,43	0,37	0,34	0,32					
<i>Cl.glareolus</i>	0,13	0,24	0,09	0,20	0,40	0,37	0,16				
<i>M.oeconomus</i>	0,16	0,13	0,02	0,16	0,10	0,36	0,46	0,13			
<i>M.argestis</i>	0,12	0,23	0,08	-0,10	-0,03	0,41	0,30	0,03	0,72		
<i>M.schisticolor</i>	0,12	0,03	0,05	0,17	0,19	0,05	0,18	-0,21	0,30	0,33	

Рис. 14. Корреляционные связи (R_s) в сообществе грызунов прителецкой тайги.

Наибольшие различия вдоль второй компоненты проявляют виды-доминанты – красная полевка и полевка-экономка (рис. 13). Остальные виды расположились между ними тесной группой. Таким образом, вторая компонента отражает изменчивость структуры сообщества, главным образом, в зависимости от численности двух видов-доминантов, в соответствии с их разной

биотопической специализацией.

Вдоль оси третьей главной компоненты выделяется еще один вид, способный давать высокую численность и войти в доминирующую группу, – лесная мышовка (рис. 13). Наибольший отрицательный вклад в компоненту внес 2004 г., когда численность данного вида была высока.

Анализ многолетней динамики численности грызунов Прителецкой тайги позволяет выявить структуру корреляционных отношений видов (рис. 14). Достоверная корреляция отмечена для четырех пар видов, что, на наш взгляд, свидетельствует о частичном совпадении факторов, формирующих численный состав видов и определяющих их годовую динамику. Влаголюбивый вид – полевка-экономка, доминант в сообществе, имеет много-

летнюю динамику численности, синхронную с темной полевкой. В наших исследованиях тесная многолетняя корреляционная связь пары этих видов уже отмечалась для сообществ грызунов Северной Барабы и Прибайкалья (Литвинов, 2001), причем во всех случаях полевка-экономка по численности преобладает над темной полевкой. Другой доминант – красная полевка – имеет достоверно синхронные колебания численности с малой лесной мышью (*Apodemus uralensis* Pall.), редким в сообществе видом. Лесная мышовка по многолетним показателям численности кор-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции показателей численности видов грызунов прителецкой тайги в разные годы с главными компонентами.

Признаки (годы)	Главные компоненты		
	1	2	3
1984	0,98	0,04	-0,08
1985	0,75	-0,55	-0,36
1986	0,95	-0,31	0,02
1987	0,98	-0,12	0,10
1988	0,98	-0,16	-0,09
1989	0,86	-0,50	0,07
1990	0,93	0,31	0,17
1991	0,81	0,51	-0,11
1992	0,92	0,32	0,18
1994	0,84	0,52	0,03
1997	0,87	0,46	0,09
1999	0,95	-0,04	0,02
2000	0,88	-0,39	0,20
2001	0,74	-0,62	-0,06
2002	0,97	-0,16	0,08
2003	0,92	0,29	0,15
2004	0,63	0,39	-0,67
Доля дисперсии, %	78,1	14,2	4,5

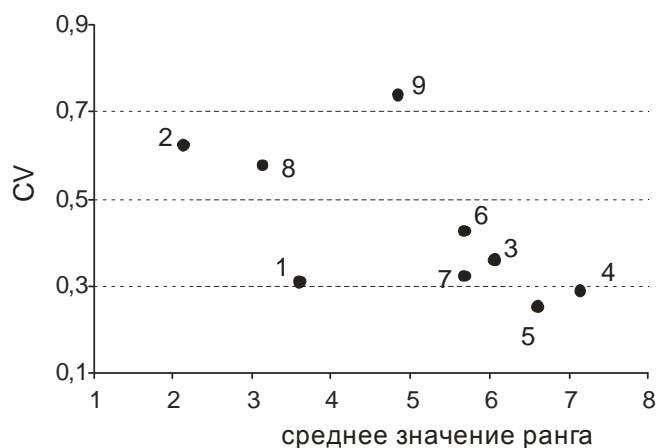


Рис. 15. Средние ранговые значения и коэффициенты вариации ранга (CV) видов грызунов прителецкой тайги. Номера видов те же, что на рис. 11.

релирует с мышами – малой лесной и восточноазиатской. Синхронность показателей численности группы этих видов (рис. 14: 1, 3, 4, 6, 7) можно частично объяснить приверженностью зверьков к питанию семенами. Отрицательные корреляционные связи с другими видами в сообществе характерны для рыжей полевки. Этот вид относительно редок на Алтае, хотя в определенные годы его численность может возрастать (как, например, в 2003 г.). Условия обитания рыжей полевки отличаются от всех остальных видов сообщества.

Изменения природных условий Прителецкой тайги влияют на условия существования всех видов сообщества. Структура доминирования видов изменяется, хотя у доминантов их ранговые положения или статус в сообществе сохраняются (рис. 15). Виды, имеющие самый высокий многолетний ранг в сообществе (полевки – экономка, красная и лесная мышовка) самые «циклические». Виды со средними значениями ранга имеют средний размах многолетних колебаний его значения. Группа видов, немногочисленных в сообществе, имеют самый низкий ранг и многолетний средний коэффициент его вариации.

Связность и устойчивость сообществ

Достоверные положительные и отрицательные корреляционные связи указывают на взаимоотношения между видами, которые обуславливают их расположение в пространстве местообитаний и численный состав. При определении меры связности в сообществе учитывали только хоро-

Таблица 4. Численные значения основных показателей динамики сообществ грызунов.

Ключевой участок	Суммарная численность		Индекс разнообразия D		Компонентный анализ (доля дисперсии, %)				Связность
	ср. год.	CV	ср. год.	CV	1 г.к.	2 г.к.	3 г.к.	сумма	
Бараба	41,98	0,74	3,53	0,39	41,7	35,4	12,6	89,7	0,54
Академгородок	19,08	0,37	6,96	0,16	52,6	17,6	10,6	80,8	0,29
Телецкое	28,41	0,91	3,32	0,19	78,1	14,2	4,5	96,8	0,18

шо проявленные связи. Достоверные положительные ($R \geq 0,55$) и отрицательные ($R \leq -0,2$) корреляционные связи мы рассматриваем как реализованные связи в сообществе, отраженные в структуре корреляционных отношений между видами (см. рис. 4, 9, 14).

В отличие от многочисленных примеров определения связности сообществ с несколькими трофическими уровнями (Бигон и др., 1989; Маргалев, 1992), мы анализировали связность в сообществе мышевидных грызунов – животных одного трофического уровня. Связность в сообществах мышевидных грызунов трех анализируемых участков, рассчитанная как доля всех взаимодействующих пар (С), вместе с другими показателями приведены в табл. 4. Здесь же приведены основные параметры, характеризующие динамику сравниваемых сообществ и отражающие разные аспекты функционирования сообщества. Так, например, индекс видового разнообразия Симпсона D имеет наибольшую амплитуду колебаний и более чувствителен к изменению структуры сообщества. Доля изменчивости, приходящаяся на первую компоненту, в какой то мере характеризует связность сообщества, поскольку отражает однонаправленный ответ сообщества на действие средовых факторов.

В табл. 5 приводится комплексный подход к интерпретации каждого параметра из табл. 4 и делается попытка анализа роли параметров в оценке устойчивости сообществ грызунов сравниваемых участков.

Из множества примеров известно, что с возрастанием сложности (связности) устойчивость сообществ понижается, а сложные сообщества существуют чаще в стабильных условиях, тогда как простые сообщества характерны для непредсказуемой, изменчивой среды (Бигон и др., 1989; Маргалев, 1992). Анализ позволяет сделать заключение об относительно

Таблица 5. Экологическое значение оценки основных показателей динамики сообществ грызунов.

Показатель:	Оценка применительно к сообществам			
	Экологическое значение	Бараба	Академгородок	Телецкое
1 Суммарная численность и ее дисперсия	Дает оценку многолетней суммарной численности видов в сообществе и показывает разброс ее значений.	Высокий средний показатель численности сообщества и сильное его варьирование по годам.	Низкое суммарное значение показателя численности с невысокой амплитудой.	Среднее суммарное значение показателей численности и самый большой разброс его значений.
2 Индекс разнообразия и его дисперсия	Информационный показатель равномерности структуры доминирования, выравненности сообщества.	Средние значения суммарных информационных показателей и сильный их разброс.	Высокий, постоянный по годам, средний уровень видового разнообразия.	Среднее значение суммарных информационных показателей и невысокий их разброс.
3 Фазовый портрет сообщества	Метод дает возможность визуального изучения траектории суммарных показателей разнообразия сообщества в многомерном пространстве его состояний, с определением устойчивости по амплитуде колебаний.	Закрученная внутрь спираль с периодом около 4-х лет свидетельствует о перемещении системы по направлению к равновесию с существенным временем возврата. Устойчивость растянута во времени.	Равномерность циклических процессов параметров разнообразия свидетельствует о сбалансированных движениях численных показателей всех видов входящих в сообщество и устойчивости.	Длительные периоды различий показателей разнообразия по годам чередуются с короткими. Это обусловлено нестабильными природными условиями горного региона. Степень устойчивости средняя.

Таблица 5. Продолжение.

4	Компонентный анализ	Показатель суммарного влияния основных факторов на многолетнюю ординацию видов, составляющих сообщества в факторном пространстве и роль (дисперсия) групп главных факторов (компонент) в этом распределении.	В силу значительных колебаний природных условий по годам, равномерное распределение вкладов признаков по компонентам и хорошо структурированный в факторном пространстве облик сообщества.	Первая ГК распределяет виды в пространстве в порядке увеличения средних показателей численности по годам (фактор равномерности процессов и плотности «упаковки»). Вторая и третья ГК менее значимы и обусловлены погодными факторами.	Численные параметры сообщества объясняются в основном первой главной компонентой (сильное действие погодного фактора). Остальные факторы менее значимы.
5	Связность на основе корреляционного анализа	Показатель синхронизации движения численности у популяций разных видов по годам и оценка количества хорошо выраженных связей в сообществе.	Синхронность и асинхронность движений численности популяций разных видов по годам хорошо выражена. Высокая степень связности.	Средняя степень связности.	Сравнительно низкая связность в сообществе.

Таблица 5. Окончание.

6	Ранговый состав видов в сообществе	Роль доминантов, структурирующих видов, видов со средней численностью и редких в формировании видового и численного состава сообщества.	Основную роль в структурированности сообщества играет ключевой вид водяная полеска и виды со средним и низким значением ранга и его дисперсии.	Группа доминантов и видов со средней численностью равномерно распределены по ранговому составу и его дисперсии.	Видовой и численный состав сообщества определяют три группы видов – доминанты, виды со средней численностью и редкие с равномерно понижающейся дисперсией.
7	Устойчивость	Понятие, которое складывается из анализа основных параметров характеристики сообществ.	Степень устойчивости низкая.	Устойчивое сообщество.	Сообщество со сравнительно средней степенью устойчивости.

невысокой степени устойчивости сообщества грызунов Барабы, которое характеризуется сильными колебаниями численности по годам, «импульсной» стабильностью, длительным возвратом системы в равновесное состояние, сильной перестройкой структуры сообщества в разные годы в зависимости от природно-климатических факторов и достаточно высокой связанностью.

Сообщество грызунов Академгородка с низким суммарным значением показателя численности и невысокой его амплитудой, высоким, постоянным по годам уровнем видового разнообразия, равномерностью циклических процессов, средней степенью связности более устойчиво относительно других сообществ.

Анализ основных динамических показателей сообщества грызунов Прителецкой тайги показывает следующее. Сообщество имеет среднее суммарное значение показателей численности и самый большой разброс его значений, среднее значение суммарных информационных показателей. Его фазовый портрет демонстрирует череду-

ющиеся между собой длительные и короткие периоды возврата системы к исходному состоянию. Численные параметры сообщества описываются в основном (78 %) первой главной компонентой, что может быть интерпретировано как сильное действие погодного фактора. Сообщество имеет низкий уровень связности и характеризуется средней степенью устойчивости.

Литература:

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477с.
- Главные компоненты временных рядов: метод «Гусеница».*, 1997. Ред. Д.Л. Данилов, А.А. Жиглявский. СПб: Пресском. 308 с.
- Джиллер П., 1988.* Структура сообществ и экологическая ниша М.: Мир. 184 с.
- Ердаков Л.Н., Максимов А.А., Рябко Б.Н., 1980.* Экологическая структура сообществ мышевидных грызунов на примере Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. № 15. Вып. 3. С. 55–60.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф., 1988.* Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. Новосибирск: Наука. 70 с.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., 2007.* Многомерный анализ биологических данных. Горно-Алтайск. 75 с.
- Кузякин А.П., 1962.* Зоогеография СССР // Биогеография. Учен. зап. МОПИ им Н.К. Крупской. М. С. 3–82.
- Литвинов Ю.Н., 2001.* Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС. 126 с.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Кривопапов А.В. и др., 2007.* Структурно-временная организация сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай) // Экология. № 6. С. 444–449.
- Литвинов Ю.Н., Панов В.В., 1998.* Структурные связи как элемент биоразнообразия в сообществах грызунов Северной Барабы // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 1. С. 101–108.
- Максимов А.А., 1984.* Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 249 с.
- Маргалев Р., 1992.* Облик биосферы. М.: Наука. 212 с.
- Мэггаран Э., 1992.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
- Наумов Н.П., 1955.* Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М. С. 179–202.
- Одум Ю., 1986.* Экология. М.: Мир. 376 с.
- Пантелеев П.А., 1968.* Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М.: Наука. 255 с.
- Примак Р.К., 2002.* Основы сохранения биоразнообразия. М.: НУМЦ. 255 с.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С., 1971.* Что такое математическая биофизика. М.: Просвещение. 136 с.
- Садыков О.Ф., Бененсон. И.Е., 1992.* Динамика численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 192 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., 1987.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 352 с.

- Сообщества мелких млекопитающих Барабы., 1978.* Новосибирск: Наука. Сиб. отделение. 230 с.
- Уильямсон М., 1975.* Анализ биологических популяций. М.: Мир. С. 271.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., 1980.* Экология. М.: Изд. МГУ. 464 с.
- Фолитарек С.С., 1959.* Некоторые данные по физиологии органов чувств, поведению и содержанию водяных крыс // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск. С. 197–209.
- Экологические системы. Адаптивная оценка и управление., 1981.* М.: Мир. 397 с.
- Hansson L., 1993.* Development and application of landscape approach in mammalian ecology // 6th Int. Theriolog. Congr., Sydney, 4-10 July, 1993: Abstr. Rensington. P. 126.
- Hassani H., 2007.* Singular Spectrum Analysis: Methodology and comparison. Journal of Data Science. V. 5. № 2. P. 239–257.
- Williams S.E., Marsh H. A., Winter J.N., 2002.* Spatial scale, species diversity, and habitat structure, small mammals in Australian tropical rain forest // Ecology (USA). V. 83. P. 1317–1329.
- Yoccoz N. G., Ims R. A., 2004.* Spatial population dynamics of small mammals: Some methodological and practical issues. International Conference EURING 2003 «The Quantitative Study of Marked Individuals in Ecology, Evolution and Conservation Biology», Radolfzell, 2003 // Anim. Biodivers. and Conserv. V. 27. № 1. P. 427–435.

Yu. N. Litvinov, S. A. Abramov, V. V. Panov

The structure dynamics of the rodent communities from sample landscapes concerning their resistance and stability

The survey of temporal variability of community's structure was given and strategies of their functioning were characterized on the example of communities of mouse-like rodents from three geographically different areas of Western Siberia. The structure of analyzed communities includes many common species. These species depending on landscape and natural conditions have different position in structure of the communities and miscellaneous influence on their structure and dynamics.