

Репрезентативность показателей обилия мелких млекопитающих при оценке плотности их популяций

© 2025. В. А. Нестеренко, д. б. н., в. н. с.,
И. Н. Шереметьева, к. б. н., заведующий лабораторией,
И. С. Шереметьев, д. б. н., с. н. с.,
ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН,
690022, Россия, г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, д. 159,
e-mail: vanester@mail.ru

Численность и плотность, как основные критерии для выяснения размера популяции вида и определения его статуса, имеют решающее значение в изучении дикой природы. Осуществлён критический анализ существующих традиционных методов учёта обилия мелких млекопитающих. В 2023–2024 гг. проведено тестирование полученных стандартными методами отлова показателей относительной численности трёх фоновых видов грызунов и землероек лесостепной зоны Приморского края с целью выяснения их репрезентативности при оценке популяционной плотности. Показано, что даже близкие по принципу отлова методы имеют свою специфику и не могут заменять друг друга в мониторинговых исследованиях. Соотношение между показателями относительной численности и плотности мелких млекопитающих различается не только у разных видов, но и на разных стадиях популяционной динамики каждого вида. Сравнение данных учёта на площадках полного вылова с показателями, выведенными с помощью полученных косвенным способом переводных коэффициентов, выявило их несоответствие реальным параметрам плотности. Однако и коэффициенты прямого пересчёта относительной и абсолютной численности мало пригодны для корректной оценки плотности большинства видов грызунов и землероек.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, методика отлова, канавки, заборчики, относительная численность, плотность.

Representativeness of small mammal abundance indicators in assessing their population density

© 2025. V. A. Nesterenko ORCID: 0000-0002-3677-8805
I. N. Sheremetyeva ORCID: 0000-0003-3465-9009
I. S. Sheremetyev ORCID: 0000-0001-7046-6453
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
159, Stoletiya Vladivostoka Ave., Vladivostok, Russia, 690022,
e-mail: vanester@mail.ru

The abundance and density, as the main criteria for determining the population size of a species, are of crucial importance in wildlife studies. We tested the relative abundance indicators of common rodent and shrew species obtained by standard trapping methods to determine their representativeness in assessing population density. Four stations with a complete capture site, a fence, and a ditch at each one were set up in different habitats in the forest-steppe zone of Primorsky Krai in 2023–2024. The most abundant species used for the analysis were *Apodemus agrarius*, *Micromys minutus* and *Crocidura lasiura*. We found that even methods close in trapping principle have their own specificity and cannot replace each other in monitoring studies. When comparing the abundance indicators of common species obtained by capture method using ditches and fences, the Spearman's correlation coefficient did not reach statistically significant values. The abundance of the *Crocidura lasiura* in different types of habitats was more than twice as high in ditches compared to fences according to the capture data. To replace labor-intensive methods of determining the small mammal density, a recalculation was created using conversion factors. We found out that the ratio between the indicators of relative abundance and density of small mammals differs not only for different species, but also at different stages of the population dynamics of each species. Comparison of the counting data at complete capture sampling sites with those obtained using indirectly obtained conversion coefficients showed their inconsistency with the actual density parameters. However, direct conversion factors of relative abundance and density are also not suitable for accurately assessing of density of most species of rodents and shrews.

Keywords: small mammals, capture method, ditch with pitfalls, trap fences, relative abundance, density.

Оценка обилия животных, выраженная количеством особей какого-либо вида на единицу учёта или площади, является одним из центральных вопросов экологии [1] и имеет решающее значение в изучении дикой природы как интегральный показатель, отражающий сбалансированность популяционных процессов рождаемости, смертности и расселения [2]. Численность – основной критерий для выяснения размера популяции вида и определения его статуса [3], а плотность лежит в основе нашего представления о движении энергии и веществ в экосистемах [4, 5]. Наземные млекопитающие по всему миру находятся в центре программ мониторинга биоразнообразия [6], которые должны давать достоверные количественные показатели, необходимые для разработки алгоритмов управления популяциями и проведения надёжных оценок природоохранных действий [7, 8]. Поскольку численность и плотность – это фундаментальные экологические параметры, то главной задачей является их измерение, а сделать это по-прежнему трудно [9]. Для крупных млекопитающих разработаны эффективные методы, основанные на подсчёте следов [6, 10] и видеорегистрации [11], хотя и в этих случаях определение плотности группировок многих видов сталкивается со статистическими и логистическими препятствиями [9]. Что касается мелких млекопитающих, популяционные показатели которых входят в число главных параметров экологического мониторинга особо охраняемых территорий [12–14] и биомониторинга природных очагов инфекций [15], то здесь исследователи сталкиваются с ещё большими методическими трудностями. Выяснение значений численности и плотности популяций грызунов и землероек лишь кажется обманчиво простой задачей: методы, которые работают в одних ситуациях, бесполезны в других [3, 16, 17]. Точность полученных данных зависит, конечно, от решения исследователя о том, какие способы учёта использовать, но сам факт их разнообразия [17–20] осложняет сравнительную оценку данных по обилию животных, полученную разными методами. Отлов линиями давилок даже для грызунов эффективен лишь при учёте ограниченного количества видов [14, 19], и для большинства исследовательских программ по изучению мелких млекопитающих основными остаются отловы с помощью канавок и заборчиков. Избегая трудоёмких методик выяснения абсолютной численности на огороженных площадях, специалисты используют

косвенные оценки, придумывая способы пересчёта данных по относительной численности в показатели плотности. В настоящей статье проведено сравнение полученных стандартными методами отлова количественных показателей обилия фоновых видов мелких млекопитающих лесостепной зоны Приморского края с целью выяснения их репрезентативности при оценке популяционной плотности.

Объекты и методы исследований

Исследования проводили в лесостепной зоне Приморского края (окр. с. Хороль; 44°24'58" с. ш., 131°59'17" в. д.). Отлов мелких млекопитающих осуществлялся в июне и сентябре 2023–2024 гг.

Всего было заложено четыре станции, на трёх из которых установили площадку полного вылова, заборчик и канавку, а на одной – только площадку. Первая станция расположена на разнотравном лугу (луг), вторая – в дубово-осиновом лесу (лес), третья – на поляне на границе леса и примыкающего к озеру переувлажнённого луга (поляна). Ещё одна площадка была заложена на экотоне разнотравного луга и дубово-осинового лесопедецевого леса (экотон).

Мы устанавливали 20-метровые канавки с двумя конусами, расположенными в 5 м от концов траншеи и 25-метровые заборчики с тремя конусами, из которых крайние вкапывали в 2,5 м от обоих концов [17, 19].

Площадки полного вылова были квадратными площадью 0,1 га [21] со стороной примерно 31,5 м. Суммарно внутри площадки вкапывали 16 конусов: 4 угловых, 8 – по внутреннему периметру на равном расстоянии друг от друга и 4 – на расстоянии 10 м друг от друга в центре площадки. Установку каждой площадки выполняли 5–6 ч в течение одного дня. Отлов производили до полного вылова всех мелких млекопитающих, а закрытие площадки осуществляли на следующий день после дня с нулевым уловом. В качестве ловчих элементов мы использовали полиэтиленовые конусы, для изготовления которых идеально подходят кондитерские мешки (50×25 см) с проволочными кольцами, закреплёнными в горловине канцелярскими скрепками. После окончания учётной сессии все ловчие установки мы полностью демонтировали и восстанавливали на этих же местах в начале следующего рабочего периода.

За период исследований было отловлено 88 особей 6 видов землероек, фоновым из ко-

торых была белозубка уссурийская (*Crocidura lasiura*) и 243 особи 6 видов грызунов, преобладающими из которых оказались мышь полевая (*Apodemus agrarius*) и мышь-малютка (*Micromys minutus*).

Для расчёта относительной численности мелких млекопитающих полученные данные пересчитывали на 100 конусо-суток (ос./100 к.-с.), а плотность животных выражали в особях на 1 га (ос./га). Коэффициенты для перевода показателей относительной численности в плотность [22, 23] получены прямым пересчётом N/p , где N – относительная численность вида, а p – плотность его группировок. Индекс доминирования (I_d , %) рассчитывали, как отношение числа особей каждого вида к общему числу всех особей внутри сообщества грызунов и таксоцена землероек. Анализ корреляционной связи осуществляли с помощью коэффициента Спирмена (r_s) с уровнем достоверности $p < 0,05$ для всех показателей. Статистическая обработка данных была выполнена с использованием программ Statistica 13.

Результаты и обсуждение

Среди шести видов грызунов в районе исследований в 2023 г. преобладала полевая мышь ($I_d = 43,9\%$), а содоминантами выступали красно-серая полёвка (26,3%) и мышь-малютка (19,2%). В таксоцене землероек положение абсолютного доминанта ($I_d = 77\%$) занимала уссурийская бурозубка. В 2024 г. доминантом среди землероек осталась уссурийская белозубка, а среди грызунов превалировала мышь-малютка. Данные показателей плотности и относительной численности

фоновых видов мелких млекопитающих представлены в таблице.

Анализ данных показал, что уловистость с применением заборчиков и в канавки сопоставима, но не равнозначна. При сравнении количественных показателей для отловленных этими двумя методами всех мелких млекопитающих (рис. 1А) коэффициент корреляции Спирмена не достигал статистически значимой величины ($r_s = 0,58$), а для землероек составлял всего 0,13. Ещё более существенными были различия при сравнении уловистости отдельных видов. Для уссурийской белозубки в 2023 г. в разных типах местообитаний показатели численности по данным отловов в канавки были выше таковых при отлове с применением заборчиков в 1,5–2,2 раза, а на поляне численность белозубок при отлове с заборчиками превысила осенью 50 ос./100 к.-с. при отсутствии этих землероек в уловах канавками (табл.). Численность полевой мыши суммарно была в 1,5 раза выше при отловах канавками, но в разных местообитаниях различия превышали 3-кратную величину, и в ряде случаев численность по данным отловов с заборчиками была больше, чем в канавки (табл.). Численность мыши-малютки при отлове в канавки и с заборчиками достоверно коррелировала ($r_s = 0,86$) суммарно, но также существенно различалась по местообитаниям и по годам. При сравнении данных по относительной и абсолютной численности корреляция отсутствовала.

На основе данных абсолютного и относительного учёта фоновых видов мелких млекопитающих разными методами мы рассчитали коэффициенты для перевода показателей

Таблица / Table
Плотность (p , ос./га) фоновых видов грызунов и землероек и их относительная численность (ос./100 к.-с.)
Density (p , ind./ha) of common species of rodents and shrews and their relative abundance (ind./100 c.-d.)

Вид Species	Лес / Forest			Луг / Meadow			Поляна / Glade			Экотон Ecotone
	p	1	2	p	1	2	p	1	2	p
<i>Craceomys rufocanus</i>	10	5,6	0	0	0	0	0	16,7	25,0	20
	20	11,1	25,0	20	0	0	40	0	0	0
<i>Apodemus agrarius</i>	20	11,1	0	10	0	8,3	40	11,1	8,3	0
	30	0	0	0	22,2	75,0	60	33,3	20,0	110
<i>Micromys minutus</i>	10	0	0	20	0	0	0	5,6	16,7	10
	70/50	0/0	8,3/0	30/10	0/0	12,5/0	50/50	6,7/5,6	30,0/8,3	30/110
<i>Crocidura lasiura</i>	10	0	16,7	0	0	0	0	0	0	0
	10/0	11,1/5,6	25,0/0	80/0	16,7/0	2,0/0	40/10	53,3/0	0/0	10/0

Примечание: 1 – отлов при помощи заборчиков; 2 – отлов в канавки; верхняя строка – июнь 2023 г.; нижняя строка – сентябрь 2023/2024 гг.
Note: 1 – capture in fences; 2 – capture in ditches; top line – June 2023; bottom line – September 2023/2024.

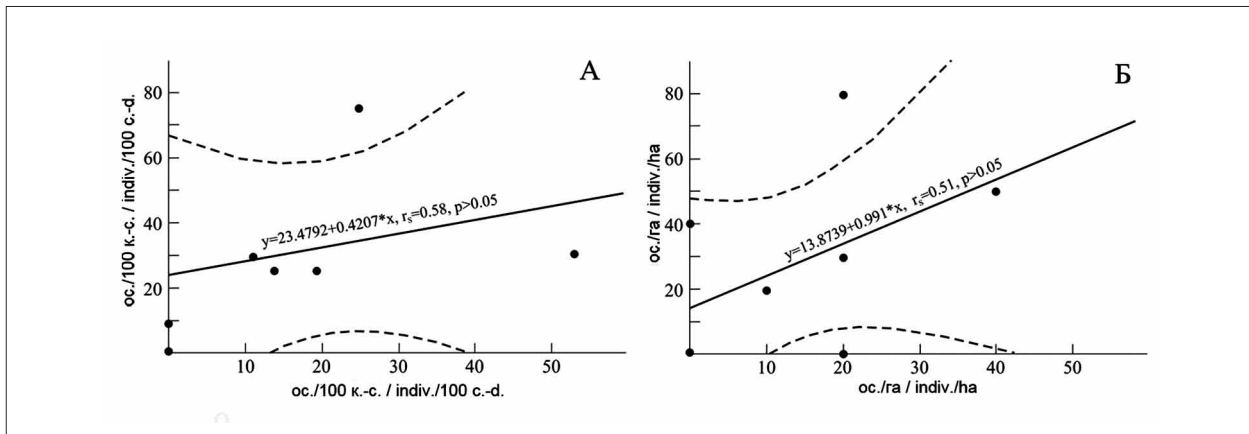


Рис. 1. Линейная регрессия (с 95% интервалом достоверности и коэффициентом Спирмена) показателей: А) относительной численности мелких млекопитающих при отлове в канавках и с заборчиками, Б) плотности *C. rufocanus* и землероек

Fig. 1. Linear regression (with a 95% confidence interval and Spearman's correlation coefficient): А) the relative abundance of small mammals in the ditches and fences, Б) the density of *C. rufocanus* and all shrew species

численности в плотность. Наиболее показательными оказались таковые для всех видов землероек и преобладающей по численности уссурийской белозубки (рис. 2).

В связи с важностью вопроса о соотношении обилия полёвок и землероек, которое используется для выведения перерасчётных коэффициентов, проведено сравнение полученных разными методами отлова показателей численности и плотности этих групп мелких млекопитающих, а также фоновых видов в районе исследований. Полученные значения r_s были статистически не достоверны, варьировали от 0,11 до 0,58, составив в среднем 0,51 (рис. 1Б). Мнения об уловистости мелких млекопитающих с применением заборчиков и канавок неоднозначны: одни считали, что различий между ними почти нет [19, 24], другие склонялись к тому, что уловистость с помощью заборчиков больше [25]. Авторы «полиэтиленовой» модификации заборчиков по результатам сравнительного анализа полевых тестов утверждали, что грызуны отлавливались в заборчики и канавки с близкими показателями, тогда как у землероек уловистость была в 1,8 раза больше именно при отлове с применением заборчиков [26]. Анализ наших данных свидетельствует, что, несмотря на сходство принципа отлова, это разные методики и полученные с их помощью данные можно сравнивать лишь качественно (больше–меньше).

Считается, что в канавки и заборчики отлавливаются преимущественно нерезиденты [20], но это обусловлено, прежде всего, продолжительностью срока их действия

(при работе больше недели отлавливаются в основном расселяющиеся молодые особи), а не спецификой методов. В нашем случае на площадках учёта абсолютной численности преимущественно резидентные особи отлавливались в течение примерно 5 суток. Учитывая, что с применением заборчиков и в канавки осёдлые животные вылавливаются примерно в первые четыре дня [27, 19], мы лимитировали отлов в ловчие установки тем же периодом, за который проводился полный вылов мелких млекопитающих на площадках.

Для замены трудоёмких методик определения абсолютной численности мелких млекопитающих на огороженных площадях были

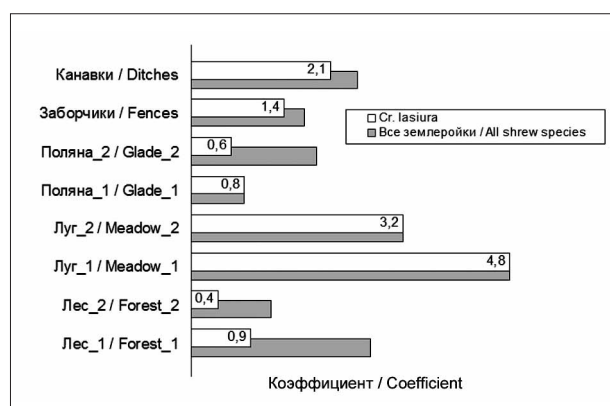


Рис. 2. Переводные коэффициенты, выведенные путём пересчёта относительной численности и плотности *Cr. lasiura* и всех видов землероек (обозначения методов учёта соответствуют таковым в таблице)

Fig. 2. Conversion coefficients derived by recalculating the relative abundance and density of *Cr. lasiura* and all shrew species (the designations of trapping methods correspond to those in Table)

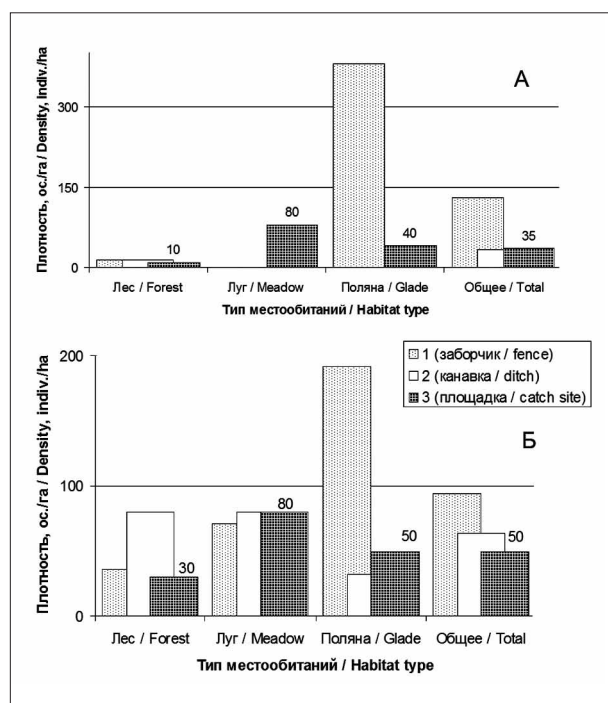


Рис. 3. Показатели плотности по данным отловов различными методами (1, 2) и полученные путём абсолютного учёта (3) и выведенные по формуле Шварца [28] для *Cr. lasiura* (А) и по уравнению Докучаева [29, 30] для всех видов землероек (Б)
Fig. 3. Density indicators based on capture by various methods (1, 2) and obtained through absolute counts (3) and derived using the Schwartz's formula [28] for *Cr. lasiura* (A) and by Dokuchaev's equation [29, 30] for all shrew species (B)

придуманы косвенные оценки их плотности. В работе [22] было предложено рассчитывать плотность грызунов и землероек на основе данных относительной численности с помощью переводных коэффициентов. Автор идеи не разделял животных по видам и все «полёвки и мыши» попадали в одну группу, а «землеройки и мышовки» – во вторую [22]. С учётом этого недостатка было предложено устанавливать полученные из соотношения абсолютного учёта и учёта линиями давилки переводные коэффициенты для каждого вида грызунов (например, для полевой мыши – 10) [23]. Для землероек коэффициентов предложено не было, но, как и в изначальной версии, в новой модификации методики «долю участия землероек и лесных мышовок» также предлагалось выводить по отношению к грызунам, хотя теперь только к полёвкам [23].

Используя метод Никифорова-Соколова, в работе [28] рассчитана плотность популяций четырёх видов бурозубок, исходя из уловистости рыжей полёвки *Myodes glareolus* по формуле $S_h = (0,75S_d/V_d) V_h$, где S_h – плотность землероек на гектар, V_h – плотность полёвок

на гектар, S_d – относительная численность землероек в пересчёте на 10 канавко-суток, V_d – относительная численность полёвок в пересчёте на 10 канавко-суток. Пересчёт наших данных по формуле Шварца (рис. 3А) показал, что рассчитанная с её помощью плотность не соответствует реальным её показателям, полученным нами методом абсолютного учёта.

Для оценки продуктивности сообществ землероек Чукотки в работе [29] рассчитана плотность популяции бурозубок (без разделения их на виды) по формуле $y=3,2x$, где y – абсолютная численность бурозубок в экз. на 1 га, а x – их относительная численность в экз. на 100 к.-с. Отметим, что эта формула есть изменённое уравнение регрессии, выведенное из данных, часть из которых была получена на основе алгоритма всё той же методики Никифорова-Соколова, когда вначале с помощью переводных коэффициентов определялась численность полёвок на 1 га, а затем по соотношению отловленных грызунов и землероек устанавливалась плотность популяций последних [30]. Пересчёт наших данных по формуле Докучаева (рис. 3Б) также продемонстрировал несоответствие реальных и расчётных показателей плотности популяций землероек.

Не существует доказательств зависимости между обилием полёвок и землероек, и наши данные однозначно свидетельствуют об отсутствии корреляций между показателями численности и плотности этих групп мелких млекопитающих (рис. 2Б). Даже если оставить за скобками вопрос о соотношении полёвок и землероек, виды и количество которых, кстати, различны в разных регионах, сама методика получения переводных коэффициентов пропорциями условных показателей является умозрительной и не выдерживает критики. Возможно, полученные таким способом «показатели плотности» и были полезны для приблизительной «эпизоотологической оценки природных очагов клещевого энцефалита» [22], но уж точно не годятся для корректной «количественной оценки трофоценотических связей разных видов мелких млекопитающих с другими компонентами экосистемы» [30].

Про соотношение показателей обилия, полученных методом отлова канавками и заборчиками, можно сказать то же, что и про результат сравнения абсолютного учёта и относительного учёта давилками: каких-либо устойчивых соотношений не выявлено [17]. Сравнительное тестирование данных по плотности землероек, полученных нами на огороженных

площадях, с показателями, выведенными путём пересчёта относительной численности и плотности по методу Никифорова-Соколова, показало, что их результаты не сопоставимы. Коэффициенты прямого пересчёта показателей обилия на огороженных площадках при сравнении с таковыми, полученными при отлове в канавки и с заборчиками, также не годятся для корректной оценки плотности фоновых видов мелких млекопитающих. Значение таких коэффициентов для разных видов грызунов и землероек различается в разных типах местообитаний, а также в разные сезоны и годы одного и того же района иногда более чем в 20 раз, а усреднённое значение коэффициента при его применении для определения плотности землероек показало некорректность его использования даже в других локациях Приморского края [31], не говоря уже про другие части ареала.

Заключение

При учёте мелких млекопитающих необходимо сначала определить цель исследования (экологическая экспертиза новой территории, долговременный мониторинг или специализированные экологические исследования). В зависимости от неё необходимо использовать ту или иную методику отлова, каждая из которых имеет свою специфику, и даже такие близкие по способу вылова животных методы, как канавками и с применением заборчиков, не могут заменять друг друга. В случае презентации в публикациях данных по относительной численности необходимо всегда указывать тип ловчих установок, количество в них ловушек/ловчих ёмкостей и сроков отлова.

Соотношение между показателями относительной численности и плотности мелких млекопитающих различается не только у разных видов, но и на разных стадиях популяционной динамики каждого вида. Оно зависит от характера изменений пространственной структуры популяций и используемых местообитаний в разные сезоны, а также структуры сообщества. В нашем исследовании полученные косвенным способом переводные коэффициенты между показателями обилия оказались не обоснованы. Их применение может вести к ошибочным выводам при анализе структуры экологических группировок внутри сообщества и неверной интерпретации биоценотической роли того или иного вида в экосистемах разного уровня. Но и коэффициенты, полученные прямым пересчётом численности

и плотности, не соответствуют реальным показателям обилия на иной фазе популяционного цикла или на другой территории, а если данные по плотности фоновых видов мелких млекопитающих действительно необходимы, целесообразно устанавливать огороженную площадку полного вылова.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № 124012200182-1).

Литература

1. Andrewartha H.G., Birch C. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press, 1954. 782 p.
2. Шилов И.А. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у млекопитающих / отв. ред. И.А. Шилов. М.: Наука, 1991. С. 151–172.
3. Keeping D., Pelletier R. Animal density and track counts: understanding the nature of observations based on animal movements // PLoS One. 2014. V. 9. No. 5. Article No. e96598. doi: 10.1371/journal.pone.0096598
4. Barnes A.D., Jochum M., Mumme S., Haneda N.F., Farajallah A., Widarto T.H., Brose U. Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning // Nat. Commun. 2014. V. 5. Article No. 5351. doi: 10.1038/ncomms6351
5. McRae L., Deinet S., Freeman R. The diversity-weighted living planet index: Controlling for taxonomic bias in a global biodiversity indicator // PLoS One. 2017. V. 12. No. 1. Article No. e0169156. doi: 10.1371/journal.pone.0169156
6. Esbach M.S. Estimating mammal density from track counts collected by Indigenous Amazonian hunters // Perspect. Ecol. Conserv. 2023. V. 21. No. 3. P. 247–252. doi: 10.1016/j.pecon.2023.07.005
7. Katzner T.E., Ivy J.A.R., Bragin E.A., Milner-Gulland E.J., DeWoody J.A. Conservation implications of inaccurate estimation of cryptic population size // Anim. Conserv. 2011. V. 14. No. 4. P. 328–332. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00444.x
8. Xue Y., Wang T., Skidmore A.K. Automatic counting of large mammals from very high resolution panchromatic satellite imagery // Remote Sens. 2017. V. 9. Article No. 878. doi: 10.3390/RS9090878
9. Wearn O.R., Bell T.E.M., Bolitho A., Durrant J., Haysom J.K., Nijhawan S., Thorley J., Rowcliffe J.M. Estimating animal density for a community of species using information obtained only from camera-traps // Methods Ecol. Evol. 2022. V. 13. No. 10. P. 2248–2261. doi: 10.1111/2041-210X.13930
10. Stephens P.A., Zaumyslova O. Yu., Miquelle D.G., Myslenkov A.I., Hayward G.D. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov–

Malyshev–Pereleshin formula // Anim. Conserv. 2006. V. 9. No. 3. P. 339–348. doi: 10.1111/j.1469-1795.2006.00044.x

11. Gilbert N.A., Clare J.D.J., Stenglein J.L., Zuckerman B. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data // Conserv. Biol. 2021. V. 35. No. 1. P. 88–100. doi: 10.1111/cobi.13517

12. Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 95–113.

13. Ильяшенко В.Б., Лучникова Е.М., Скалон Н.В. Мелкие млекопитающие как объект биомониторинговых исследований на территории Кемеровской области // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. Т. 3. № 4 (64). С. 25–30.

14. Бобрецов А.В. Методы учёта численности мелких млекопитающих: их особенности и эффективность // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 2021. № 28. С. 58–73.

15. Транквилевский Д.В., Царенко В.А., Жуков В.И. Современное состояние эпизоотологического мониторинга за природными очагами инфекций в Российской Федерации // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2016. № 2. С. 19–24.

16. Caughley G., Sinclair A.R.E. Wildlife ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific, 1994. 334 p.

17. Карасёва Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.

18. Barnett A., Dutton J. Expedition field techniques: small mammals (excluding bats). London: Expedition advisory centre: Royal geographical society with the Institute of British Geographers, 1995. 126 p.

19. Шефтель Б.И. Методы учёта численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3. № 3. С. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

20. Щипанов Н.А. Количественная оценка величины нерезидентной составляющей в локальных популяциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 8. С. 938–946. doi: 10.31857/S0044513421080110

21. Тимошкина О.А. Методы полевых исследований мелких млекопитающих: методические указания. Красноярск: Красноярский гос. аграрный ун-т, 2012. 20 с.

22. Никифоров Л.П. Опыт абсолютного учёта численности мелких млекопитающих в лесу // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 237–243.

23. Соколов Г.А., Швецова В.Я., Балагура Н.Н. Опыт учёта абсолютной численности мелких млекопитающих в лесах Западного Саяна // Экология популяций лесных животных Сибири / Отв. ред. Е.С. Петренко. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 77–86.

24. Тупикова Н.В., Заклинская В.А., Евсеева В.С. Учёт численности и массовый отлов мелких млекопитающих

при помощи заборчиков // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 231–236.

25. Бородин Л.П. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопитающих // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. 1966. № 3. С. 186–202.

26. Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая плёнка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР / Отв. ред. М. В. Охотина. Владивосток, 1974. С. 193–196.

27. Щипанов Н.А., Куприянова И.Ф. К методике изучения пространственной дифференцировки населения бурозубок // Фауна и экология наземных позвоночных животных / Отв. ред. А.В. Михеев. М.: МГПИ, 1981. С. 73–80.

28. Shvarts E.A., Chernyshev N.V., Popov I.Yu. Do shrews have an impact on soil invertebrates in Eurasian forest? // Ecoscience. 1997. V. 4. P. 158–162. doi: 10.1080/11956860.1997.11682390

29. Докучаев Н.Е. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) Чукотки // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 9. С. 114–123.

30. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.

31. Нестеренко В.А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.

References

1. Andrewartha H.G., Birch C. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press, 1954. 782 p.

2. Shilov I.A. Dynamics of populations and population cycles // Population structure in mammals / Ed. I.A. Shilov. Moskva: Nauka, 1991. P. 151–172 (in Russian).

3. Keeping D., Pelletier R. Animal density and track counts: understanding the nature of observations based on animal movements // PloS One. 2014. V. 9. No. 5. Article No. e96598. doi: 10.1371/journal.pone.0096598

4. Barnes A.D., Jochum M., Mumme S., Haneida N.F., Farajallah A., Widarto T.H., Brose U. Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning // Nat. Commun. 2014. V. 5. Article No. 5351. doi: 10.1038/ncomms5351

5. McRae L., Deinet S., Freeman R. The diversity-weighted living planet index: Controlling for taxonomic bias in a global biodiversity indicator // PLoS One. 2017. V. 12. No. 1. Article No. e0169156. doi: 10.1371/journal.pone.0169156

6. Esbach M.S. Estimating mammal density from track counts collected by Indigenous Amazonian hunters //

Perspect. Ecol. Conserv. 2023. V. 21. P. 247–252. doi:10.1016/j.pecon.2023.07.005

7. Katzner T.E., Ivy J.A.R., Bragin E.A., Milner-Gulland E.J., DeWoody J.A. Conservation implications of inaccurate estimation of cryptic population size // Anim. Conserv. 2011. V. 14. No. 4. P. 328–332. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00444.x

8. Xue Y., Wang T., Skidmore A.K. Automatic counting of large mammals from very high resolution panchromatic satellite imagery // Remote Sens. 2017. V. 9. Article No. 878. doi: 10.3390/RS9090878

9. Wearn O.R., Bell T.E.M., Bolitho A., Durrant J., Haysom J.K., Nijhawan S., Thorley J., Rowcliffe J.M. Estimating animal density for a community of species using information obtained only from camera-traps // Methods Ecol. Evol. 2022. V. 13. No. 10. P. 2248–2261. doi: 10.1111/2041-210X.13930

10. Stephens P.A., Zaumyslova O.Yu., Miquelle D.G., Myslenkov A.I., Hayward G.D. Estimating population density from indirect sign: track counts and the Formozov–Malyshev–Pereleshin formula // Anim. Conserv. 2006. V. 9. No. 3. P. 339–348. doi: 10.1111/j.1469-1795.2006.00044.x

11. Gilbert N.A., Clare J.D.J., Stenglein J.L., Zuckerberg B. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data // Conserv. Biol. 2021. V. 35. No. 1. P. 88–100. doi: 10.1111/cobi.13517

12. Istomin A.V. Small mammals in the biomonitoring of forest ecosystems: a comprehensive approach // Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya. 2014. No. 4. P. 95–113 (in Russian).

13. Ilyaschenko V.B., Luchnikova E.M., Skalon N.V. Small mammals as an object of biomonitoring research in the Kemerovo region // Bulletin of Kemerovo State University. 2015. V. 3. No. 4 (64). P. 25–30 (in Russian).

14. Bobretzov A.V. Methods of accounting for small mammals: their features and effectiveness // Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha. 2021. No. 28. P. 58–73 (in Russian).

15. Trankvilevsky D.V., Tsarenko V.A., Zhukov V.I. Current state of epidemiological monitoring of natural infection foci in the Russian Federation // Medical Parasitology and Parasitic Diseases. 2016. No. 2. P. 19–24 (in Russian).

16. Caughley G., Sinclair A.R.E. Wildlife ecology and management. Oxford: Blackwell Scientific, 1994. 334 p.

17. Karaseva E.V., Telitsyna A.Yu., Zhigalsky O.A. The methods of studying rodents in the wild nature. Moskva: Izdatelstvo LKI, 2008. 416 p. (in Russian).

18. Barnett A., Dutton J. Expedition field techniques: small mammals (excluding bats). London: Expedition advisory centre: Royal geographical society with the Institute of British Geographers, 1995. 126 p.

19. Sheftel B.I. Methods for estimating the abundance of small mammals // Russian Journal of Ecosystem

Ecology. 2018. V. 3. No. 3. P. 1–21 (in Russian). doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

20. Shchipanov N.A. A quantitative assessment of the non-resident component in local populations of the common shrew (*Sorex araneus*) // Zoological Journal. 2021. V. 100. No. 8. P. 938–946 (in Russian). doi: 10.31857/S0044513421080110

21. Timoshkina O.A. Methods of field studies on small mammals: methodological guidelines. Krasnoyarsk: Krasnoyarskiy gosudarstvennyy agrarnyy universitet, 2012. 20 p. (in Russian).

22. Nikiforov L.P. Experience in absolute counting of small mammals in the forest // Organization and methods of birds and harmful rodents counting. Moskva: Izdatelstvo AN SSSR, 1963. P. 237–243 (in Russian).

23. Sokolov G.A., Shvetsova V.Ya., Balagura N.N. Experience in absolute counting of small mammals in the forests of the Western Sayan // Ecology of forest animal populations in Siberia / Ed. E.S. Petrenko. Novosibirsk: Nauka. Sibirskoe otdelenie, 1974. P. 77–86 (in Russian).

24. Tupikova N.V., Zaklinskaya V.A., Yevseyeva V.S. Accounting for the abundance and mass trapping of small mammals using traps // Organization and methods of birds and harmful rodents counting. Moskva: Izdatelstvo AN SSSR, 1963. P. 231–236 (in Russian).

25. Borodin L.P. Comparative assessment of the effectiveness of different methods for trapping small mammals // Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha. 1966. No. 3. P. 186–202 (in Russian).

26. Okhotina M.V., Kostenko V.A. Polyethylene film as the prospective material for production of the trap fences // Fauna and ecology of terrestrial vertebrates of the south of the USSR Far East / Ed. M.V. Okhotina. Vladivostok, 1974. P. 193–196 (in Russian).

27. Shchipanov N.A., Kupriyanova I.F. Towards the methodology for studying spatial differentiation of shrew populations // Fauna and ecology of terrestrial vertebrates / Ed. A.V. Mikheev. Moskva: MGPI, 1981. P. 73–80 (in Russian).

28. Shvarts E.A., Chernyshev N.V., Popov I.Yu. Do shrews have an impact on soil invertebrates in Eurasian forest? // Ecoscience. 1997. V. 4. P. 158–162. doi: 10.1080/11956860.1997.11682390

29. Dokuchaev N.E. Structure and productivity of the shrew communities (Insectivora, Soricidae) in Chukot Peninsula // Zoological Journal. 1994. V. 73. No. 9. P. 114–123 (in Russian).

30. Dokuchaev N.E. Ecology of shrews of Northeast Asia. Moskva: Nauka, 1990. 160 pp. (in Russian).

31. Nesterenko V.A. Insectivores of the South Far East and their communities. Vladivostok: Dalnauka, 1999. 173 p. (in Russian).