

РОЛЬ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ОБЕСПЕЧЕНИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ. СООБЩЕНИЕ 1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ МОНИТОРИНГА ЭКОСИСТЕМ

© 2024 г. Н. А. Щипанов*[@], А. А. Калинин*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,

Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

@E-mail: shchipa@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Изменение природных экосистем стало повседневной реальностью и оценка их способности обеспечивать общество продуктами и услугами (пресная вода, климат, плодородие почвы и т.д.), необходимыми для благополучия населения превращается в актуальную прикладную задачу. Все большее внимание привлекает вопрос: “изменит ли утрата биологического разнообразия функционирование локальных экосистем”. В первом сообщении мы рассматриваем основные современные подходы к мониторингу экосистем. Обсуждается выделение исторических, и новых (novel) экосистем, упругость экосистемы (resilience), пороговый эффект, теоретически обоснованное восстановление и социально-экологические компромиссы. Рассмотрены принципы индикации, требования к индикаторам, возможность и перспективы использования мелких млекопитающих в качестве индикаторов динамики локальных экосистем.

Ключевые слова: мониторинг, биоразнообразие, упругость экосистемы, новые и исторические экосистемы, индикаторы экосистемы, мелкие млекопитающие

DOI: 10.31857/S1026347024020081, **EDN:** WCAHZV

Существование современной жизни на Земле обеспечено локальными экосистемами в том виде, в котором они сформировались к моменту появления человека — специфического фактора их трансформации и динамики. Результатом деятельности экосистем является обеспечение “экосистемных функций”: производство первичной продукции, разложение, круговорот питательных веществ, трофические взаимодействия и т.д., и “сервисов (услуг)”, например, производство целевого сырья (древесины, пушнины и пр.), пищи, регуляцию климата, контроль вредителей и т.п. (Sekericioglu, 2010). Реализация экосистемных функций и сервисов тесно связана с биологическим разнообразием системы (см. напр. Hooper *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2011; Tilman *et al.*, 2014; Berlinguer *et al.*, 2023). Соответственно, потеря биологического разнообразия, влекущая за собой деградацию функций экосистем, реально угрожает благополучию людей (Díaz *et al.*, 2006). Изменение природных экосистем в глобальном масштабе стало повседневной реальностью (Vitousek *et al.*, 1997; Tittensor *et al.*, 2014), и актуальность вопроса: “изменит ли утрата биологического разнообразия функционирование экосистем и их способность обеспечивать

общество продуктами и услугами, необходимыми для процветания?” постоянно возрастает (Cardinale *et al.*, 2012). Как замечают Мори с соавторами, изучение биоразнообразия теперь “не просто “любимая тематика”, а тематика “востребованная” для блага человечества” (Mori *et al.*, 2017).

Интенсивно разрабатывается теоретическая основа связи биоразнообразия и функционирования экосистем — “biodiversity-ecosystem functioning” — BEF (напр. Loreau *et al.*, 2001; Isbell *et al.*, 2015 a, b; Nautier *et al.*, 2015). Изучение различных аспектов взаимосвязи биологического разнообразия с функциональностью экосистем находится в середине своего пути, многие аспекты предсказаны в теоретических моделях, но не подкреплены эмпирическими данными. Наполнение BEF фактическими результатами — продолжающийся процесс, тем не менее, уже имеющиеся знания позволяют формировать предложения для реализации на законодательном уровне (Mori *et al.*, 2017). В апреле 2012 г. с участием 94 стран была создана межправительственная научно-политическая платформа по биоразнообразию и экосистемным услугам (IPBES; <http://www.ipbes.net/>) — независимый межправительственный орган, для “укрепления

научно-политического взаимодействия в области биоразнообразия и экосистемных услуг в целях сохранения и устойчивого использования биоразнообразия, долгосрочного благополучия человека и устойчивого развития". IPBES включает шесть взаимосвязанных элементов, составляющих социально-экологическую систему, функционирующую в различных масштабах во времени и пространстве: природа — вклад природы для людей — антропогенный вклад — институты и системы управления, другие косвенные движущие силы изменений — непосредственные движущие силы изменений — оценка качества жизни. Эмпирические исследования в рамках концепции BEF позволяют оценивать изменение экосистемных функций и сервисов, с учетом позитивных и негативных управляющих воздействий человека, и являются основой для выработки рекомендаций по менеджменту экосистем с целью оптимизации их функционирования. Основным объектом наблюдения является биоразнообразие, которое реагирует на позитивные и негативные воздействия. Управление системой основано на оценках состояния экосистемы, которое может быть осуществлено с учетом анализа ряда вопросов, занимающих в современной теории ключевое положение. На основании продуманного управления могут быть усилены позитивные и уменьшены негативные воздействия. Основой для такого управления является оценка состояния, динамики, функциональной структуры и продукции системы, на основе ее изучения в рамках общих теоретических представлений (рис. 1)

Информационные основы менеджмента экосистем

Для нашего анализа наибольший интерес на рис. 1 представляет аналитический блок, связанный с предоставлением, необходимой для успешного управления биологическим разнообразием информации. В зависимости от функции, или, лучше сказать, работы, которую выполняет экосистема, менеджмент получает разные задачи и предусматривает разные способы их реализации (Kueffer, Kaiser-Bunbury, 2014). Выполняемая работа зависит от степени измененности экосистемы. В наиболее общем виде принято говорить об "исторических" и "новых" экосистемах. Остановимся на этом подробнее.

Исторические, и новые (novel) экосистемы. Понятие "исторической" экосистемы — довольно условно. В ходе эволюции сообщества видов менялись, и существование определенного типа экосистем может быть отнесено лишь относительно небольшому периоду времени — порядка 10–15 тыс. лет; при этом, многие современные экосистемы формировались под влиянием человека (Jackson, Hobbs, 2009). Во время формирования современных экосистем, практически на всей последнедевковой территории Европы сменялись резко контрастирующие



Рис. 1. Концептуальная схема связи биоразнообразия и социальных воздействий (по Mori et al., 2017 с изменениями). Синие стрелки — "вещественные", желтые — информационные связи. Зеленая стрелка — положительные, красная — отрицательные воздействия общества на биологическое разнообразие, пунктир — воздействие, ожидаемое при управлении, толщина стрелок — мощность воздействия. Функциональный блок — на зеленом, аналитический — на голубом фоне.

экосистемы; сухие степи, луга, леса (Маркова и др., 2008; Jackson, Hobbs, 2009). Заселение освобожденной ото льда территории происходило за счет вселения видов, которые в период заселения были инвазивными. В частности, на Русской Равнине население млекопитающих в разных пропорциях представлено Восточно- и Западно-палеарктическими видами. Некоторые экосистемы формировались под воздействием человека в течение тысячелетий и приобрели новые, иногда значительно отличающиеся от исходных, свойства, которые удовлетворяли запросам людей (Hobbs et al., 2009; Jackson, Hobbs, 2009; Kueffer, Kaiser-Bunbury, 2014).

Такие экосистемы предложено рассматривать как “новые” (novel) (Hobbs *et al.*, 2009). Появление новых экосистем связано с хозяйственными требованиями, которые определяли тип землепользования с целью получить максимальную продукцию целевых видов, или оптимизации условий проживания людей. Их формирование часто определялось и/или сопровождалось интродукцией чужеродных видов. В настоящее время, около трети свободной ото льда поверхности суши занято экосистемами, в большей или меньшей степени, трансформированных человеком (Hobbs *et al.*, 2013; 2014 а). Появление новых экосистем может быть связано не только с целенаправленной трансформацией и/или интродукцией чужеродных видов, но и выборочной (неслучайной) элиминацией видов (Mori *et al.*, 2015; 2017). Критика концепции “новых экосистем”, связана с неопределенностью оценки их масштаба и, соответственно, выработки стратегии управления такими системами, в результате чего “исторические” экосистемы могут выпасть из внимания исследователей и пострадать при неадекватном менеджменте (Murcia *et al.*, 2014). Вместе с тем, нельзя и просто сконцентрироваться на сохранении “исторических экосистем” (выше мы уже говорили, что это весьма неопределенное понятие), вне зависимости от нашего желания, мы вынуждены иметь дело с новыми экосистемами, как с “неудобной реальностью” — (Hobbs *et al.*, 2014 b). Анализ состояния новых экосистем не предполагает ослабления внимания к изучению и охране исторических экосистем, но рассматривает их в масштабе “ландшафта” (Hobbs *et al.*, 2014 а), например, сопряженное исследование городской территории — “новой” экосистемы, культивируемых экосистем в пригороде — “гибридных” экосистем, и леса — “исторической” экосистемы. Возникает естественный вопрос, о соотношения площадей природных и измененных систем, при котором “исторические” экосистемы потеряют устойчивость. Этот аспект проблемы связан с оценками “упругости” или “сопротивляемости” экосистемы.

Упругость экосистемы, точка перелома. Способность экосистемы поглощать шоковые воздействия и нарушения, сохраняя тот же уровень основных функций, характеризует ее упругость (Folke *et al.*, 2004; Walker *et al.*, 2004; Mori *et al.*, 2013). Упругость системы предполагает ее ответ на трех уровнях: 1) устойчивость особей к фактору достаточно высока и не вызывает реакции — ответ на индивидуальном уровне; 2) особи чувствительны к фактору, но воздействие может быть компенсировано популяционным восстановлением — ответ на популяционном уровне; 3) воздействие оказалось достаточно сильным, не может быть компенсировано на предыдущих уровнях, и приводит к изменению состояния системы — реорганизация системы (Falk, 2017; Falk *et al.*, 2019; 2022). Многие процессы в природе нелинейны,

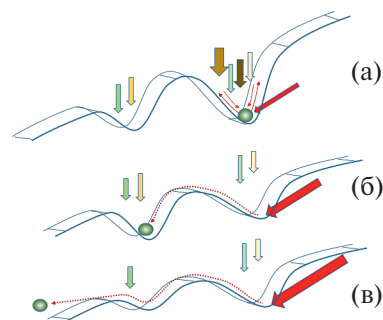


Рис. 2. Изменение положения аттрактора экосистемы при изменении биоразнообразия. Весь набор видов входящих в экосистему (цветные стрелки), т.е. ее биоразнообразие оказывают воздействие на “плоскость” среды, в результате возникает ландшафт с большими или меньшими углублениями. Это устойчивые состояния экосистемы или аттракторы (зеленый шарик). Незначительные колебания среды позволяют аттрактору длительное время находится на одном месте. После антропогенного воздействия (красная стрелка), если оно преодолело индивидуальную резистентность, аттрактор системы (шарик) получает импульс и пытается выскочить из ямки — а. Если антропогенное воздействие было достаточно сильным, чтобы произошло изменение “ландшафта” (функционального разнообразия), шарик может выскочить из ямки, преодолеть “порог” или “точку перелома” (выпуклости “ландшафта”), и, если шарик преодолевает его, система попадает в новое состояние — б, или совсем покинуть систему — в. Величину полученного импульса можно оценить по силе раскачивания шарика (тонкие красные стрелки на рис. а).

и переход экосистем в новое состояние является типичным примером нелинейности ответа (Liu *et al.* 2007). При переходе системы в новое состояние аттрактор колебаний системы изменяется, часто с пороговым эффектом, причем переход является “внезапным” и “неожиданным” (Folke *et al.*, 2004; Carpenter, Folke, 2006; Mori *et al.*, 2013). Приближение системы к пороговому состоянию — точке перелома, можно определить по увеличившейся неустойчивости, коэффициенту вариации, состоянию системы (Carpenter, Brock, 2006; Mori *et al.*, 2013; Morin *et al.*, 2014; Jucker *et al.*, 2014). Используя идеи Фолке и Мори с соавторами (Folke *et al.*, 2004; Mori *et al.*, 2013) проиллюстрируем сказанное на модели шарик-ямка, которая широко используется в теоретических работах по описанию динамики экосистем (рис. 2).

Теоретически обоснованное восстановление и социально-экологические компромиссы. По мнению Кюффера и Кайзер-Банбери (Kueffer, Kaiser-Bunbury, 2014) “Роль деятельности человека в сохранении биоразнообразия в антропоцене определяется тремя измерениями: 1) степенью антропогенного изменения от “дочеловеческой” исторической (или первозданной) природы к антропогенной новой природе; 2) преднамеренным (например, характер землепользования)

и непреднамеренным (например, изменение климата) влиянием человека на экосистему, приводящим к изменению дикой или возникновению искусственно созданной природы; 3) приоритетом землепользования: поддержание биоразнообразия или производство продукции и целевых экосистемных услуг". В зависимости от приоритетной задачи и своего состояния разные типы экосистем требуют различного вмешательства человека. Если приоритетом является производство экосистемных услуг, имеющих общее экологическое и социальное значение, например, поддержание локального климата, обеспеченности местности пресной водой, влажность, поддержание традиционных промыслов и т.п., целесообразно сохранение и/или восстановление исторической экосистемы. Это предполагает минимальное вмешательство: мониторинг, охрану, и восстановление исторически свойственных системе функций (McCann, 2007; Devoto *et al.*, 2012). В новых экосистемах менеджмент зависит от ожидаемых целевых экосистемных услуг. Однако, во всех случаях, критерием успешности управления является сохранение основных экосистемных функций, оцениваемых по состоянию биоразнообразия на данной территории (Kueffer, Kaiser-Bunbury, 2014). Наконец, социально-экологический компромисс призван сбалансировать получаемые от экосистемы целевые хозяйственные услуги с поддержанием ее максимальной функциональной продуктивности. При этом, критерием оптимизации баланса между выходом целевой продукции (напр. древесины) и максимальным сохранением основных функций системы, является поддержание высокого уровня разнообразия видов (Mori, Kitagawa, 2014).

Здесь нам хотелось бы подчеркнуть, что во всех случаях, успешное управление экосистемами возможно на основе постоянного получения адекватной информации, характеризующей биоразнообразие системы. Традиционно общей характеристикой является разнообразие, оцениваемое с учетом видового богатства — числа видов, и/или их пропорциональной представленности (Hilmer *et al.*, 2018), оцениваемой различными индексами разнообразия (рис. 3а). Однако, эта информация дает лишь самое общее представление об экосистеме и не всегда связана с ее функциональной структурой и продуктивностью (Wu *et al.*, 2023). Понимание взаимосвязей и взаимодействий в экосистеме может быть значительно расширено при использовании "функциональных признаков" (Mlambo, 2014). В последнее время лавинообразно нарастает число публикаций, посвященных изучению функционального разнообразия экосистемы (Petchey, Gaston, 2006; Gross *et al.*, 2017; Weiss, Ray, 2019; Wu *et al.*, 2023), с целью оценки экосистемных услуг (Díaz *et al.*, 2006, de Bello *et al.*, 2010), функций (Reiss *et al.*, 2009), охраны и менеджмента (Vandewalle *et al.*, 2010).

В качестве характеристики функционального разнообразия рассматривают разнообразие функциональных черт, входящих в экосистему особей разных видов (рис. 3б). Функциональные черты определены, как фенотипические характеристики особей (физиологические, морфологические или поведенческие), которые позволяют им реагировать в континууме флуктуаций окружающей среды (Violle *et al.*, 2007; Weiss, Ray, 2019). Теоретически, функциональное разнообразие повышает многофункциональность и устойчивость экосистем (Lavorel, Garnier, 2002; Valencia *et al.*, 2015; Mori *et al.*, 2017; Gross *et al.*, 2017). При этом есть черты, которые отвечают за реакцию на условия среды — черты ответа (response traits), и черты, влияющие на функционирование экосистемы (effect traits) (Lavorel, Garnier, 2002). К настоящему времени накопилось достаточно эмпирических данных, которые показывают, что не все "функциональные" черты связаны с выполнением экосистемных функций. Использование необоснованно выбранных функциональных черт может давать искаженную оценку функционирования экосистемы (Wright *et al.*, 2006, Wu *et al.*, 2023). Понимание функциональных черт значимых для анализа состояния экосистемы требует обоснования и унификации (Violle *et al.*, 2007; Mlambo, 2014; Weiss, Ray, 2019). С этой точки зрения, наиболее перспективными выглядят функциональные черты, связанные с трофическими стратегиями видов, интегрирующие разнообразные взаимодействия в экосистеме (Gravel *et al.*, 2016; Wu *et al.*, 2023). При этом, биомасса объединенных трофической стратегией видов отражает мощность потока ресурса (Barnes *et al.*, 2016). Это дает возможность оценивать функциональную структуру экосистемы на основе ресурсных потоков (рис. 3в—д).

Индицируемое и индикаторы

С точки зрения информационного обеспечения успешного менеджмента определенную ценность имеют все оценки разнообразия, показанные на рис. 3. Так, например, имеются исследования, показывающие связь продуктивности и видового богатства (Mogin *et al.*, 2014) и зависимость стабильности продуктивности от видового богатства (Jucker *et al.*, 2014); на основе оценок видового разнообразия анализируют сходство и различия сообществ (Литвинов, 2001), сукцессионные изменения (Hilmer *et al.*, 2018). Однако, хотя оценки общего разнообразия видов, в целом, коррелируют с продуктивностью и устойчивостью экосистем, они могут давать искаженное представление о ее функциях (Wu *et al.*, 2023). Более адекватными являются оценки, основанные на изучении потоков ресурсов (напр. VanBuren, Jarzyna, 2022). Потоки трофических ресурсов позволяют существовать

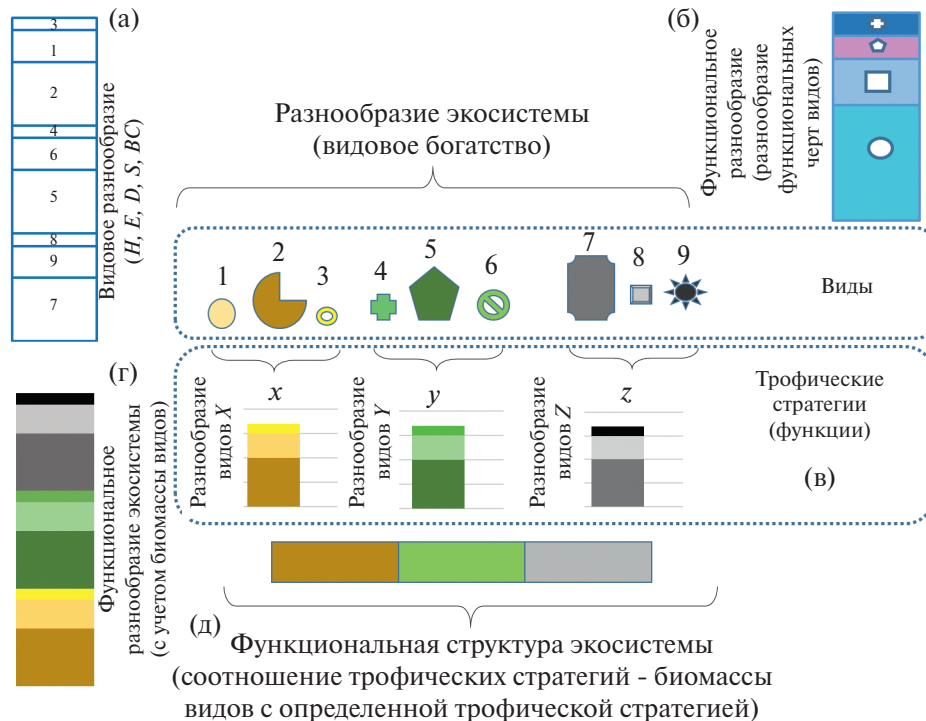


Рис. 3. Оценки биоразнообразия. Видовое богатство оценивают, как число видов 1–9, без учета их количественной оценки. Биоразнообразие системы (а) оценивают с учетом соотношения обилия видов в выборке, обычно индексами Шеннона – H , Пиелу – E и, реже, индексом Симпсона – D , сравнение выборок проводят с использованием индексов сходства Сёрсенсена (Sørensen) – S , и/или, с учетом количественного соотношения, – индексом несходства Брея-Кёртиса – BC . На основании различных функциональных черт особей можно оценить функциональное разнообразие системы (б), при этом функциональные черты особи не обязательно связаны с потоком ресурсов, что может приводить к искажениям в оценке экосистемных функций (Wu et al., 2023). Зная биомассу вида на единице площади можно рассчитать разнообразие потоков ресурса в трофических группах x , y , z (в). Соотношение мощности потоков ресурса у видов с разными трофическими стратегиями характеризует функциональное разнообразие экосистемы (г) и ее фундаментальную функциональную структуру (д).

особям в определенном количестве и так, или иначе, определяют биомассу использующих этот поток видов (Barnes et al., 2016). Таким образом, биомасса животных с определенной трофикой, зависит от потока ресурса, а, соответственно, изменения в структуре потоков, характеризуют и изменения в функциональном разнообразии экосистемы (Vandewalle et al., 2010; Wilman et al., 2014; Suárez-Castro et al., 2022).

Разумеется, исчерпывающая оценка всеобъемлющего разнообразия экосистемы практически невозможна, и многие процессы и изменения оценивают с помощью “индикаторов” – видов или набора видов (Kelly, Harwell, 1990; Buckley, 2003). Обычно анализируют 1) виды/состав; идентичность и разнообразие элементов, включая списки видов и меры видового разнообразия; 2) структура; физиогномика растительности, измеренная в пределах изменчивости в масштабе экосистемы и в ландшафтном масштабе; и 3) функция; экологические и эволюционные процессы, включая поток генов, нарушения и круговорот питательных веществ (Gao et al., 2015). Использование

вида/видов в качестве индикаторов предполагает, что 1) присутствие вида индикатора и его показатели могут отражать состояние других видов/таксонов в сообществе; и 2) наличие и колебания обилия индикатора могут отражать химические/физические изменения в окружающей среде (Simberloff, 1997). При этом, для получения адекватных оценок на основе использования индикаторов (и отдельных видов, и метрик видового разнообразия) необходимо иметь ясные представления о связи индикатора с индицируемым объектом/явлением (Gao et al., 2015).

На основании всего изложенного выше, попробуем сформулировать основные требования к индикаторам, пригодным для оценки функциональных характеристик экосистемы. 1) Связь индикаторов с определенным трофическим потоком/потоками должна быть хорошо известна и легко интерпретируема. 2) Индикаторы должны быть чувствительными к изменению величины потока ресурса. 3) Пространственный масштаб реакции индикатора должен соответствовать масштабу индицируемой системы.

Чаще всего в качестве индикаторов используются сосудистые растения, мхи, лишайники, различные группы беспозвоночных, относительно реже используются птицы и млекопитающие (Gao *et al.*, 2015). Вместе с тем, нельзя не заметить, что растительные индикаторы имеют довольно сильную инерцию, и их реакция на значимые изменения в экосистеме запаздывает. Разнообразие беспозвоночных очень велико, а мультифункциональность видов может искажать представления о функциональном разнообразии экосистемы. Например, функциональное разнообразие снижается при увеличении разнообразия потребителей за счет повышенной нелинейности трофических взаимодействий (Wu *et al.*, 2023). Использование беспозвоночных и растений в качестве индикаторов следует рассматривать с осторожностью, поскольку они в основном реагируют на локальные изменения среды и могут оказаться неадекватными индикаторами для организмов, которые реагируют на широкомасштабные возмущения (Carignan, Villard, 2002). С этой точки зрения более привлекательными выглядят птицы и млекопитающие.

Птицы более доступны для наблюдения и чаще используются как индикаторы (Steele *et al.*, 1984; Egwumah *et al.*, 2017). От себя заметим, что птицы способны быстро и широко перемещаться. С одной стороны, это повышает их чувствительность как индикатора, но с другой может приводить к искажениям оценки за счет возникновения временных концентраций, связанных с эпизодическим появлением ресурсного потока. Кроме того, популяции птиц, как правило, связаны с пространствами, превышающими масштабы индицируемого сообщества. Однако, эти недостатки становятся достоинствами, когда речь идет об интегрированной оценке изменений в большем масштабе, например, индикации загрязнений (Egwumah *et al.*, 2017).

Мелкие млекопитающие требуют больших усилий для получения первичных данных (Steele *et al.*, 1984). Тем не менее, нам представляется, что это одни из перспективных животных, роль которых, как индикаторов состояния экосистем, остается недооцененной.

Мелкие млекопитающие, как правило, обильны и, уже поэтому, играют существенную роль в различных экосистемах (Hayward, Phillipson, 1979; Barrett, Peles, 1999; Overmars *et al.*, 2014; Gao *et al.*, 2015; Torre *et al.*, 2016, 2023). Благодаря небольшим размерам, и относительно высокому метаболизму, эти животные чувствительны к различным факторам среды: температуре и влажности, обеспеченности кормами, наличию убежищ, характеру почвенного покрова и т.п., т.е. к тому, что мы рассматриваем, как основные характеристики местообитания (Bourlière, 1975; Merritt, 2010; Hilmers *et al.*, 2018). Мелкие млекопитающие характеризуются коротким жизненным циклом:

небольшой продолжительностью жизни, быстрым созреванием и высокими темпами размножения (Fleming, 1979). Все это делает их перспективной индикационной группой для мониторинга экосистем (Pearce, Venier, 2005). Различные виды и группы видов адаптированы к использованию определенного типа пищевых ресурсов, эти адаптации часто выражены морфологически (Башенина, 1977; Зайцев, 2005). Компромиссы между биоэнергетическими потребностями, возможностями локомоции и свойствами среды определяют сравнительно небольшие размеры домашних участков (home range) — обычно менее 0.2 га (McNab, 1963; Кряжмский, 1992). Показана связь функционального разнообразия млекопитающих с эффективностью освоения энергетического потока (Кряжмский, Большаков, 2008). Обилие мелких млекопитающих, опосредованное такими функциональными чертами, как рост, воспроизводство и выживание, связано с гетерогенностью ландшафта (Paniciia *et al.*, 2022). Долгосрочные наблюдения позволяют обнаружить нелинейные процессы — “внезапное неожиданное изменение системы”. Так, например, при трансформации пастбищной экосистемы в Калмыкии обнаружен резкий перелом в ее функционировании, который проявился с задержкой, после изменения растительности; в соответствии с предсказаниями теории “вязкости” экосистемы было отмечено увеличение коэффициента вариации перед точкой перелома и показано смещение аттрактора популяционной траектории (Tchabovsky *et al.*, 2016). Наконец, нельзя не обратить внимание на прямое, хозяйственное значение мелких млекопитающих. В зависимости от численности эти животные могут представлять жизненно-важный элемент экосистемы, или являться вредоносными видами (Шилова, 1993; Sieg, 1987; Singleton, *et al.*, 1999; Shchipanov, 2019).

Работа выполнена в рамках государственного задания № AAAA-A18-118042490060-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Зайцев М. В. Эколого-морфологические особенности функционирования жевательного аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК, 2005. С. 135–145.
- Кряжмский Ф. В. Участки обитания животных и регуляция энергетического баланса // Экология. 1992. № 4. С. 55–66.
- Кряжмский Ф. В., Большаков В. Н. Функционально-экологическая роль биологического разнообразия в популяциях и сообществах // Экология. 2008. № 6. С. 403–410.

- Литвинов Ю. Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири. Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. 128 с.
- Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т., Бохнке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н., Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). Москва: КМК, 2008. 556 с.
- Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Barnes A. D., Weigelt P., Jochum M., Ott D., Hodapp D., Haneda N. F., Brose U. Species richness and biomass explain spatial turnover in ecosystem functioning across tropical and temperate ecosystems // *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2016. V. 371. № 1694. P. 20150279.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0279>
- Barrett G. W., Peles J. D. Small mammal ecology: a landscape perspective // *Landscape ecology of small mammals* / Eds Barrett G. W., Peles J. D. N.Y.: Springer, 1999. P. 1–8.
- Berlinches de Gea A., Hautier Y., Geisen S. Interactive effects of global change drivers as determinants of the link between soil biodiversity and ecosystem functioning // *Glob. Change Biol.* 2023. V. 29. № 2. P. 296–307.
[doi: 10.1111/gcb.16471](https://doi.org/10.1111/gcb.16471)
- Bourlière F. Mammals, small and large: the ecological implications of size // *Small mammals: their productivity and population dynamics* / Eds Golley F. B., Petrusewicz K., Ryszkowski L. N.Y.: Cambridge University Press, 1975. P. 1–8
- Buckley R. Ecological indicators of tourist impacts in parks // *J. of Ecotourism.* 2003. V. 2. № 1. P. 54–66.
<https://doi.org/10.1080/14724040308668133>
- Cardinale B. J., Duffy J. E., Gonzalez A., Hooper D. U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G. M., Tilman D., Wardle D. A., Kinzig A. P., Daily G. C., Loreau M., Grace J. B., Larigauderie A., Srivastava D. Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity // *Nature.* 2012. V. 486. № 7401. P. 59–67.
[doi: 10.1038/nature11148](https://doi.org/10.1038/nature11148)
- Carignan V., Villard M. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review // *Environ. Monitoring and Assessment.* 2002. V. 78. № 1. P. 45–61. [doi: 10.1023/A:1016136723584](https://doi.org/10.1023/A:1016136723584)
- Carpenter S. R., Brock W. A. Rising variance: a leading indicator of ecological transition // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. P. 311–318.
[doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00877.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00877.x)
- Carpenter S. R., Folke C. Ecology for transformation // *Trends Ecol. Evol.* 2006. V. 21. P. 309–315.
[doi: 10.1016/j.tree.2006.02.007](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.007)
- de Bello F., Lavelle S., Di'az S., Harrington R., Bardgett R. D., Berg M. P., Cipriotti P., Cornelissen J. H. C., Feld C. K., Hering D., Martins da Silva P., Potts S. G., Sandin L., Sousa J. P., Storkey J., Wardle D. A., Harrison P. A. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits // *Biodivers. Conserv.* 2010. V. 19. P. 2873–2893.
[doi: 10.1007/s10531-010-9850-9](https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9)
- Devoto M., Bailey S., Craze P., Memmott J. Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks // *Ecol. Lett.* 2012. V. 15. № 4. P. 319–328.
[doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01740.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01740.x)
- Díaz S., Fargione J., Chapin III F. S., Tilman D. Biodiversity loss threatens human well-being // *PLoS Biol.* 2006. V. 4. № 8. P. e277 [doi: 10.1371](https://doi.org/10.1371)
- Egwumah F. A., Egwumah P. O., Edet D. I. Paramount roles of wild birds as bioindicators of contamination // *J. Avian & Wildlife Biol.* 2017. V. 2. № 1. P. 194–200.
[doi: 10.15406/ijawb.2017.02.00041](https://doi.org/10.15406/ijawb.2017.02.00041)
- Falk D. A. Restoration ecology, resilience, and the axes of change I // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2017. V. 102. № 2. P. 201–216.
[doi: 10.3417/2017006](https://doi.org/10.3417/2017006)
- Falk D. A., van Mantgem P. J., Keeley J. E., Gregg R. M., Guiterman C. H., Tepley A. J., Young D. J. N., Marshall L. A. Mechanisms of forest resilience // *For. Ecol. Manag.* 2022. V. 512. P. 120–129.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120129>
- Falk D. A., Watts A. C., Thode A. E. Scaling ecological resilience // *Front. Ecol. Evol.* 2019. P. 275.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00275>
- Fleming T. H. Life-history strategies // *Ecology of small mammals* / Ed. Stoddart. Dordrecht: Springer Netherlands, 1979. P. 1–61.
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C. S. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2004. V. 35. P. 557–581.
[doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711)
- Gao T., Nielsen A. B., Hedblom M. Reviewing the strength of evidence of biodiversity indicators for forest ecosystems in Europe // *Ecol. Ind.* 2015. V. 57. P. 420–434.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.028>
- Gravel D., Albouy C., Thuiller W. The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning // *Philos. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.* 2016. V. 371. № 1694. P. 20150268.
[doi: 10.1098/rstb.2015.0268](https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0268)
- Gross N., Bagousse-Pinguet Y. L., Liancourt P., Berdugo M., Gotelli N. J., Maestre F. T. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality // *Nat. Ecol. Evol.* 2017. V. 1. № 5. P. 0132.
[doi: 10.1038/s41559-017-0132](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0132)
- Hautier Y., Tilman D., Isbell F., Seabloom E. W., Borger E. T., Reich P. B. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity // *Science.* 2015. V. 348. P. 336–340.
[doi: 10.1126/science.aaa1788](https://doi.org/10.1126/science.aaa1788)
- Hayward G. F., Phillipson J. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems // *Ecology of small mammals* / Eds

- Stoddart D. M. London: Chapman and Hall, 1979. P. 135–211.
- Hilmers T., Friess N., Bässler C., Heurich M., Brandl R., Pretzsch H., Müller J. Biodiversity along temperate forest succession // *J. App. Ecol.* 2018. V. 55. № 6. P. 2756–2766.
doi: 10.1111/1365-2664.13238
- Hobbs R. J., Higgs E., Hall C. M., Bridgewater P., Chapin III F. S., Ellis E. C., Ewe J. J., Hallett L. M., Harris J., Hulvey K. B., Jackson S. T., Kennedy P. L., Kueffer C., Lach L., Lantz T. C., Lugo A. E., Mascaro J., Murphy S. D., Nelson C. R., Perring M. P., Richardson D. M., Seastedt T. R., Standish R. J., Starzomski B. M., Suding K. N., Tognetti P. M., Yakob L., Yung L. Managing the whole landscape: historical, hybrid, and novel ecosystems // *Front. Ecol. Environ.* 2014 a. V. 12. № 10. P. 557–564.
doi:10.1890/130300
- Hobbs R. J., Higgs E. S., Hall C. (eds.). Novel ecosystems: intervening in the new ecological world order. Oxford, UK: Wiley-Blackwell, 2013. 368 p.
- Hobbs R. J., Higgs E. S., Harris J. A. Novel ecosystems: concept or inconvenient reality? A response to Murcia et al // *Trends Ecol. Evol.* 2014 b. V. 29. № 12. P. 645–646.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.09.006>
- Hobbs R. J., Higgs E. S., Harris J. A. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration // *Trends Ecol. Evol.* 2009. V. 24. № 11. P. 599–605.
doi: 10.1016/j.tree.2009.05.012 A
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecol. Monogr.* 2005. V. 75. № 1. P. 3–35.
<https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., Pascal A. N., Eisenhauer N. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes // *Nature.* 2015 a. V. 526. P. 574–577.
<https://doi.org/10.1038/nature15374>
- Isbell F., Tilman D., Polasky S., Loreau M. The biodiversity dependent ecosystem service debt // *Ecol. Lett.* 2015 b. V. 18. P. 119–134.
doi: 10.1111/ele.12393
- Jackson S. T., Hobbs R. J. Ecological restoration in the light of ecological history // *Science.* 2009. V. 325. № 5940. P. 567–569.
doi: 10.1126/science.1172977
- Jucker T., Bouriaud O., Avacaritei D., Coomes D. A. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 1560–1569.
<https://doi.org/10.1111/ele.12382>
- Kelly J. R., Harwell M. A. Indicators of ecosystem recovery // *Environ. Manage.* 1990. V. 14. P. 527–545.
- Kueffer C., Kaiser-Bunbury C. N. Reconciling conflicting perspectives for biodiversity conservation in the Anthropocene // *Front. Ecol. Environ.* 2014. V. 12. № 2. P. 131–137.
doi:10.1890/120201
- Lavorel S., Garnier É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // *Functional ecology.* 2002. V. 16. № 5. P. 545–556.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664>
- Liu J., Dietz T., Carpenter S. R., Alberti M., Folke C., Moran E., Pell A. N., Deadman P., Kratz T., Lubchenco J., Ostrom E., Ouyang Z., Provencher W., Redman C. L., Schneider S. H., Taylor W. W. Complexity of coupled human and natural systems // *Science.* 2007. V. 317. № 5844. P. 1513–1516.
doi: 10.1126/science.1144004
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D. A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science.* 2001. V. 294. № 5543. P. 804–808.
doi: 10.1126/science.1064088
- McCann K. Protecting biostructure // *Nature.* 2007. V. 446, 29.
- McNab B. K. Bioenergetics and the determination of home range size // *The Am. Nat.* 1963. V. 97. № 894. P. 133–140.
- Merritt J. F. The biology of small mammals. JHU Press, 2010. 313 p.
- Mlambo M. C. Not all traits are ‘functional’: insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research // *Biodivers. Conserv.* 2014. V. 23. P. 781–790.
Doi: 10.1007/s10531-014-0618-5
- Mori A. S., Kitagawa R. Retention forestry as a major paradigm for safeguarding forest biodiversity in productive landscapes: a global meta-analysis // *Biol. Conserv.* 2014. V. 175. P. 65–73.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.016>
- Mori A. S., Furukawa T., Sasaki T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change // *Biol. Rev.* 2013. V. 88. № 2. P. 349–364.
doi: 10.1111/brv.12004
- Mori A. S., Lertzman K. P., Gustafsson L. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology // *J. App. Ecol.* 2017. V. 54. № 1. P. 12–27.
doi: 10.1111/1365-2664.12669
- Mori A. S., Shiono T., Haraguchi T. F., Ota A. T., Koide D., Ohgue T., Kitagawa R., Maeshiro R., Aung T. T., Nakamori T., Hagiwara Y., Matsuoka S., Ikeda A., Hishi T., Hobara S., Mizumachi E., Frisch A., Thor G., Fujii S., Osono T., Gustafsson L. Functional redundancy of multiple forest taxa along an elevational gradient: predicting the consequences of non-random species loss // *J. Biogeogr.* 2015. V. 42. P. 1383–1396.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12514>

- Morin X., Fahse L., de Mazancourt C., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics // *Ecol. Lett.* 2014. V. 17. P. 1526–1535.
doi: 10.1111/ele.12357
- Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., Mason N. W. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality // *PloS one*. 2011. V. 6. № 3. P. e17476.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>
- Murcia C., Aronson J., Kattan G. H., Moreno-Mateos D., Dixon K., Simberloff D. A critique of the ‘novel ecosystem’ concept // *Trends Ecol. Evol.* 2014. V. 29. № 10. P. 548–553.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.006>
- Overmars K. P., Schulp C. J., Alkemade R., Verburg P. H., Temme A. J., Omtzigt N., Schaminée J. H. Developing a methodology for a species-based and spatially explicit indicator for biodiversity on agricultural land in the EU // *Ecol. Indic.* 2014. V. 37. P. 186–198.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.11.006>
- Paniccia C., Carranza M. L., Frate L., Di Febbraro M., Rocchini D., Loy A. Distribution and functional traits of small mammals across the Mediterranean area: landscape composition and structure definitively matter // *Ecol. Indic.* 2022. V. 135. P. 108–550.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108550>
- Pearce J., Venier L. Small mammals as bioindicators of sustainable boreal forest management // *For. Ecol. Manag.* 2005. V. 208. № 1–3. P. 153–175.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.024>
- Petchey O. L., Gaston K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. № 6. P. 741–758.
doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Reiss J., Bridle J. R., Montoya J. M., Woodward G. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research // *Trends Ecol. Evol.* 2009. V. 24. P. 505–514.
doi: 10.1016/j.tree.2009.03.018
- Sekercioglu C. H. Ecosystem functions and services // *Conservation biology for all*. 2010. P. 45–72.
- Shchipanov N. A. Population resilience of small mammals. Why it is important and what it depends // *Povolzh. J. Ecol.* 2019. № 4. P. 503–523.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-4-503-523>
- Sieg C. H. Small mammals: pests or vital components of the ecosystem // *Great plains wildlife damage control workshop proceedings*. 1987. V. 9 7., P. 88–92.
- Simberloff D. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe in the landscape era? // *Biol. Conserv.* 1997. V. 83. № 3. P. 247–257.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00081-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00081-5)
- Singleton G. R., Leirs H., Hinds L. A., Zhang Z. Ecologically-based management of rodent pests—re-evaluating our approach to an old problem // *Ecologically-based Management of Rodent Pests*. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR). Canberra. 1999. V. 31. P. 17–29.
- Steele B. B., Bayn Jr R. L., Grant C. V. Environmental monitoring using populations of birds and small mammals: analyses of sampling effort // *Biol. Conserv.* 1984. V. 30. № 2. P. 157–172.
[https://doi.org/10.1016/0006-3207\(84\)90064-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(84)90064-8)
- Suárez-Castro A. F., Raymundo M., Bimler M., Mayfield M. M. Using multi-scale spatially explicit frameworks to understand the relationship between functional diversity and species richness // *Ecography*. 2022. № 6. P. e05844.
<https://doi.org/10.1111/ecog.05844>
- Tchabovsky A. V., Savinetskaya L. E., Surkova E. N., Ovchinnikova N. L., Kshnyasev I. A. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // *Oecologia*. 2016. V. 182. P. 1075–1082.
<https://doi.org/10.1007/s00442-016-3736-9>
- Tilman D., Isbell F., Cowles J. M. Biodiversity and ecosystem functioning // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2014. V. 45. P. 471–493.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tittensor D. P., Walpole M., Hill S. L., Boyce D. G., Britten G. L., Burgess N. D., Butchart S. H. M., Leadley P. W., Regan E. C., Alkemade R., Baumung R., Bellard C., Bouwman L., Bowles-Newark N. J., Chenery A. M., Cheung W. W. L., Christensen V., Cooper H. D., Crowther A. R., Dixon M. J. R., Galli A., Gaveau V., Gregory R. D., Gutierrez N. L., Hirsch T. L., Höft R., Januchowski-Hartley S. R., Karmann M., Krug C. B., Leverington F. J., Loh J., Lojenga R. K., Malsch K., Marques A., Morgan D. H. W., Mumby P. J., Newbold T., Noonan-Mooney K., Pagad S. N., Parks B. C., Pereira H. M., Robertson T., Rondinini C., Santini L., Scharlemann J. P. W., Schindler S., Sumaila U. R., Teh L. S. L., van Kolck J., Visconti P., Ye Y. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets // *Science*. 2014. V. 346. № 6206. P. 241–244.
doi: 10.1126/science.1257484
- Torre I., Freixas L., Arrizabalaga A., Díaz M. The efficiency of two widely used commercial live-traps to develop monitoring protocols for small mammal biodiversity // *Ecol. Indic.* 2016. V. 66. P. 481–487.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.02.017>
- Torre I., Ribas A., Puig-Gironès R. Effects of Post-Fire Management on a Mediterranean Small Mammal Community // *Fire*. 2023. V. 6. № 1. P. 34.
<https://doi.org/10.3390/fire6010034>
- Valencia E., Maestre F. T., Le Bagousse-Pinguet Y., Quero J. L., Tamme R., Börger L., Garcia-Gomez M., Gross N. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands // *New Phytologist*. 2015. V. 206. № 2. P. 660–671.
<https://doi.org/10.1111/nph.13268>
- VanBuren C. S., Jarzyna M. A. Trends in functional composition of small mammal communities across millennial time scales // *Ecography*. 2022. № 7. P. e06096.
<https://doi.org/10.1111/ecog.06096>

- Vandewalle M., De Bello F., Berg M. P., Bolger T., Dolédec S., Dubs F., Feld C. K., Harrington R., Harrison P. A., Lavorel S., da Silva P. M., Moretti M., Niemelä J., Santos P., Sattler T., Sousa J. P., Sykes M. T., Vanbergen A. J., Woodcock B. A. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms // *Biol. Conserv.* 2010. V. 19. № 10. P. 2921–2947. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9798-9>
- Violle C., Navas M. L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007 V. 116. P. 882–892
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J., Melillo J. M. Human domination of Earth's ecosystems // *Science*. 1997. V. 277. № 5325. P. 494–499. doi: 10.1126/science.277.5325.494
- Walker B., Holling C. S., Carpenter S. R., Kinzig A. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems // *Ecol. Societ.* 2004. V. 9. № 2. <http://www.jstor.org/stable/26267673>
- Weiss K. C., Ray C. A. Unifying functional trait approaches to understand the assemblage of ecological communities: synthesizing taxonomic divides // *Ecography*. 2019. V. 42. № 12. P. 2012–2020. <https://doi.org/10.1111/ecog.04387>
- Wilman H., Belmaker J., Simpson J., de la Rosa C., Rivadeneira M. M., Jetz W. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: Ecological Archives E095–178 // *Ecology*. 2014. V. 95. № 7. P. 2027–2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Wright J. P., Naeem S., Hector A., Lehman C., Reich P. B., Schmid B., Tilman D. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. P. 111–120. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00850.x>
- Wu D., Xu C., Wang S., Zhang L., Kortsch S. Why are biodiversity – ecosystem functioning relationships so elusive? Trophic interactions may amplify ecosystem function variability // *J. Anim. Ecol.* 2023. V. 92. № 2. P. 367–376. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13808>

The role of biodiversity in the functioning of ecosystems. Message1. General principles of ecosystems monitoring

© 2024 N. A. Shchipanov[#], A. A. Kalinin

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

[#]*Email: shchipo@mail.ru*

Ecosystem change is the everyday reality and assessment of its ability to provide men with ecosystem products and services (fresh water, climate, soil fertility, etc.), which are necessary for humans' welfare is an urgent applied issue. The question “if changes in the loss of biological diversity affect the functioning of local ecosystems” is attracting increasing attention. In the first communication, we consider modern approaches to ecosystem monitoring. The concept of historical and novel ecosystems, ecosystem resilience, threshold effects, theory-driven restoration, and social-ecological considerations are reviewed. The principles of indication, requirements for indicators, possibilities and perspectives for the use of small mammals as indicators of the dynamics of local ecosystems are considered.

Key words: monitoring, biodiversity, ecosystem resilience, historical and novel ecosystems, ecosystem indicators, small mammals