

УДК 639.1.091; 619:616.9-022.39

Роль ранних стадий послерубочных сукцессий в поддержании природных очагов лептоспироза в центральной части Каспийско-Балтийского водораздела

Истомин А. В.^{1,2}

¹ Псковский государственный университет
Псков, Россия

² Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник
Тверская область, Россия
c.gl@mail.ru

В работе рассматривается роль ранних стадий (2–7 лет) сукцессии еловых лесов после сплошных рубок в формировании природных очагов лептоспироза. Многолетние исследования проведены в Центрально-Лесном биосферном заповеднике и на прилегающей к нему территории. Определение антител к лептоспирам было выполнено в Национальном исследовательском центре эпидемиологии и микробиологии имени Н. Ф. Гамалеи. Общий объем материала – 4290 экземпляров мелких млекопитающих различных видов. В данном регионе существует активный лесной природный очаг лептоспироза. Наибольшее значение в поддержании лесного очага имеют неморальные ельники. Основной носитель возбудителя лептоспироза – *Myodes glareolus*, (Schreber, 1780), которая является абсолютным доминантом в лесных экосистемах. Преобладают лептоспиры *Grippytyphosa*. Показано, что эпизоотии на вырубках имеют свою специфику. Мелкие млекопитающие очень быстро заселяют вырубленные участки. Формируются полидоминантные сообщества грызунов с быстрой сменой доминирования между потенциальными носителями инфекции (*M. glareolus*; *Microtus oeconomus*, Pallas, 1776; *Pitymys subterraneus*, de Selys-Longchamps, 1836; *Microtus agrestis*, Linnaeus, 1761). Рассматриваются особенности сезонной динамики численности и характер расселения доминирующих видов на ранних стадиях сукцессии. Для «климаксного» вида *M. glareolus* характерна иммиграция, для «пионерного» вида *M. oeconomus* – эмиграция. Колонизационный цикл *M. oeconomus* реализуется в течение 5–7 лет. Обсуждается значение процессов расселения в развитии эпизоотии. Только на вырубке отмечены грызуны разных видов с антителами к лептоспире *Hebdomadis*.

Ключевые слова: природно-очаговые инфекции, зоонозы, эпизоотии, лептоспирозы, Каспийско-Балтийский водораздел, послерубочные сукцессии, мелкие млекопитающие.

ВВЕДЕНИЕ

Во многих регионах лесной зоны европейской части России основной формой антропогенной трансформации ландшафтов являются промышленные рубки, в результате которых на обширных территориях формируются разновозрастные серийные экосистемы со специфической средой. В связи с этим весьма существенные перестройки происходят в зооценозах, что необходимо учитывать при оценке воздействия антропогенной трансформации на биоту данных регионов, в том числе и с точки зрения формирования и поддержания очагов природных инфекций.

В лесной зоне довольно широко распространены лептоспирозы – острые инфекционные заболевания, поражающие животных и человека. Возбудители лептоспирозов – бактерии, относящиеся к роду *Leptospira*. Идентифицированные к настоящему моменту патогенные лептоспиры отнесены к 25 серологическим группам, 250 сероварам и 20 таксономическим видам. Для человека, попадающего на территорию с повышенной эпизоотичностью, опасность заражения чрезвычайно высока, поэтому регулярно в периоды активизации очагов возникают эпидемии среди населения. Основными носителями инфекции являются мышевидные грызуны, которые на первоначальном этапе заражения испытывают определенный физиологический дискомфорт. У перенесших болезнь зверьков возникает стойкий иммунитет. К настоящему времени досконально изучены очаги лептоспироза приозерных котловин и приречных заболоченных лугов. Имеются данные о лептоспирозах

сильно нарушенных ландшафтов лесной зоны, где поля и луга чередуются с остатками лесов. Эпизоотическое значение лесных ландшафтов до сих пор изучено слабо. Ранее нами приводились материалы исследований типичных лесных очагов, формирующихся в крупных коренных и малотрансформированных массивах лесов центральной части Каспийско-Балтийского водораздела (Карулин и др., 1993; Истомин и др., 1999; Истомин 2001, 2005, 2007, 2008).

Цель данной работы – дать характеристику и оценить роль ранних стадий сукцессии еловых лесов после сплошных рубок в поддержании природных очагов лептоспироза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевой этап исследования выполнялся на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны (Тверская область) в 1989–1996 годы. Заповедник располагается в малонаселенной, слабо освоенной и наиболее лесистой центральной части водораздела Волги и Западной Двины и является эталоном естественных процессов южно-таежных экосистем Русской равнины. Основной формой антропогенных нарушений на территориях, окружающих заповедник, являются сплошные рубки.

Изучали сообщества мелких млекопитающих и степень их инфицирования лептоспирозом на ранних стадиях зарастания сплошных вырубок, произведенных на месте неморальных ельников с различными по интенсивности и способам послерубочного ухода. Рубки, как правило, проводились зимой. После их завершения осуществлялась расчистка вырубленных участков. При этом порубочные остатки обычно собирались в валы на расстоянии 15–20 метров друг от друга. Затем нарезались посадочно-мелиоративные каналы, в отвалы борозд которых высаживались трехлетние ели. На отдельных участках нарушенность исходных почвенного и растительного покровов сплошных вырубок достаточно высокая. Оставшиеся пни, валы из порубочных остатков, посадочно-мелиоративные каналы формируют сложный микрорельеф. Почвенный покров вырубок ельников представляет собой комплекс контрастных комбинаций, в том числе и техногенного происхождения (Уланова, Тощева, 1989). Флористическое богатство «открытых» вырубок значительно выше исходных лесных фитоценозов (Уланова, 2007). В первые годы зарастания на сильно преобразованных участках в основном формируются ситниково-вейниковые и малиново-кипрейные ассоциации. В менее нарушенных участках возле оставшихся пней сохраняется травяно-кустарничковый ярус, свойственный исходным неморальным ельникам. После 5–6 лет активно развивается пневая и семенная поросль из лиственных пород деревьев, которые начинают выходить из яруса трав.

На участках сплошных вырубок травянистой стадии возобновления проводили стандартные учеты численности мелких млекопитающих в весенне-осенние сезоны года и осуществляли отбор бактериологических проб. Определение антител к лептоспирам в реакции микроагглютинации было выполнено в Институте эпидемиологии и микробиологии РАМН (в настоящее время – Национальный исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи Минздрава России).

Более подробно характер сбора материала и методы исследований развития эпизоотии лептоспироза подробно изложены нами ранее (Истомин, 2001, 2005, 2007). Общий объем проанализированного по лептоспирозам материала составил 4290 экземпляров мелких млекопитающих. Эпидемическую опасность территорий обычно определяют с учетом целого комплекса характеристик: особенностей структуры и динамики гильдий мелких млекопитающих, как основных носителей инфекции, степени инфицированности животных разных видов, общей численности основных носителей, численности инфицированных особей, показателей титров антител в пораженных зверьках. Практически все эти параметры были учтены и в нашем исследовании.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщества грызунов в еловых лесах неморальной структуры характеризуются высокой степенью монодоминирования рыжей полевки (*Myodes glareolus*, Schreber, 1780), на долю которой в составе гильдий в разные годы приходится от 88 до 98 % (табл. 1). В таблице представлены значения среднемноголетних (1980–2006 гг.) соотношений видов мышевидных грызунов в эталонных неморальных ельниках с учетом их удаленности от трансформированных территорий (ядро – удаленные от антропогенных территорий участки заповедника; буфер – пограничные участки заповедника с удалением не более 1 км от антропогенных территорий).

Таблица 1

Среднемноголетнее (1980–2006 гг.) соотношение видов (в %) и показатели разнообразия сообществ мышевидных грызунов на ранних стадиях сплошных вырубок

Виды	Биоценоз		
	Вырубки 2–7 лет, %	Ельники «заповедного ядра» ЦЛГПБЗ, %	Ельники «буферной зоны» ЦЛГПБЗ, %
<i>Myodes glareolus</i>	57,13	97,10	94,76
<i>Myodes rutilus</i>	0,28	1,17	1,37
<i>Microtus agrestis</i>	3,59	0,81	0,42
<i>Microtus oeconomus</i>	27,78	0,03	0,05
<i>Pitymys subterraneus</i>	7,45	0,00	0,09
<i>Microtus arvalis</i>	0,00	0,25	0,71
<i>Apodemus uralensis</i>	2,76	0,56	1,51
<i>Apodemus flavicollis</i>	0,00	0,03	0,38
<i>Apodemus agrarius</i>	0,28	0,00	0,38
<i>Myopus schisticolor</i>	0,00	0,03	0,00
<i>Sicista betulina</i>	0,00	0,03	0,00
<i>Micromys minutus</i>	0,46	0,00	0,28
<i>Rattus rattus</i>	0,09	0,00	0,05
<i>Arvicola terrestris</i>	0,18	0,00	0,00
Объем выборки, экз.	1087	3586	2120
Число видов, шт.	10	9	11
Индекс Шеннона	1,163	0,173	0,304
Индекс выровненности Пиелу	0,505	0,075	0,127

На ранних стадиях зарастания сплошных вырубок сообщество грызунов гораздо более полидоминантно. Это обстоятельство обуславливает высокие показатели общего видового разнообразия. Индекс Шеннона $H' = -\sum(P_i \times \ln P_i)$ (где P_i – доля видов в составе сообщества) и показатели выровненности видов по обилию $E = H' \div \ln S$ (где S – число видов) на ранних стадиях вырубок значительно выше таковых в ельниках. Различия между показателями разнообразия гильдий грызунов ельников и вырубок носят достоверный характер.

Высокое видовое разнообразие гильдий грызунов на сплошных вырубках может быть обусловлено совместным действием нескольких важных факторов. Во-первых, на вырубках формируется мозаика из сохранившихся участков и новых микроместообитаний, образующихся на месте нарушений. Среда становится более гетерогенной: увеличивается число типов микроместообитаний и выровненность распределения отдельных «пятен»,

расширяется диапазон имеющихся ресурсов. В связи с этим, на ранних стадиях вырубок наблюдается сегрегация доминирующих видов полевков. Так, рыжая полевка занимает участки с сохранившимся «лесным» микрорельефом и травяно-кустарничковым ярусом, а сильно измененные площади в основном заселяет полевка-экономка (*Microtus oeconomus*, Pallas, 1776). Сходное пространственное разобщение совместно обитающих трех видов полевков обнаружено О. А. Жигальским (2007) для некоторых экосистем Южного Урала. Сведение древостоя и значительное нарушение травяно-кустарничкового яруса, неблагоприятно сказываются на абсолютном доминанте лесных неморальных экосистем – рыжей полевке, изменяя некоторые черты ее экологии (Истомин, 2008). Тем самым, вероятно, несколько ослабляется конкурентная способность данного вида. Поэтому периодически на вырубках для популяционных группировок других видов наступают благоприятные периоды с пониженным уровнем конкурентного исключения со стороны основного доминанта лесных экосистем и возникает возможность реализовать свой популяционный потенциал. В первые годы послерубочной демутации, как правило, наблюдается смена доминирования между рыжей полевкой и полевкой-экономкой. Иногда в межгодовой смене доминирования задействованы три вида: полевка-экономка, рыжая полевка и подземная полевка (*Pitymys subterraneus*, de Selys-Longchamps, 1836) (рис. 1).

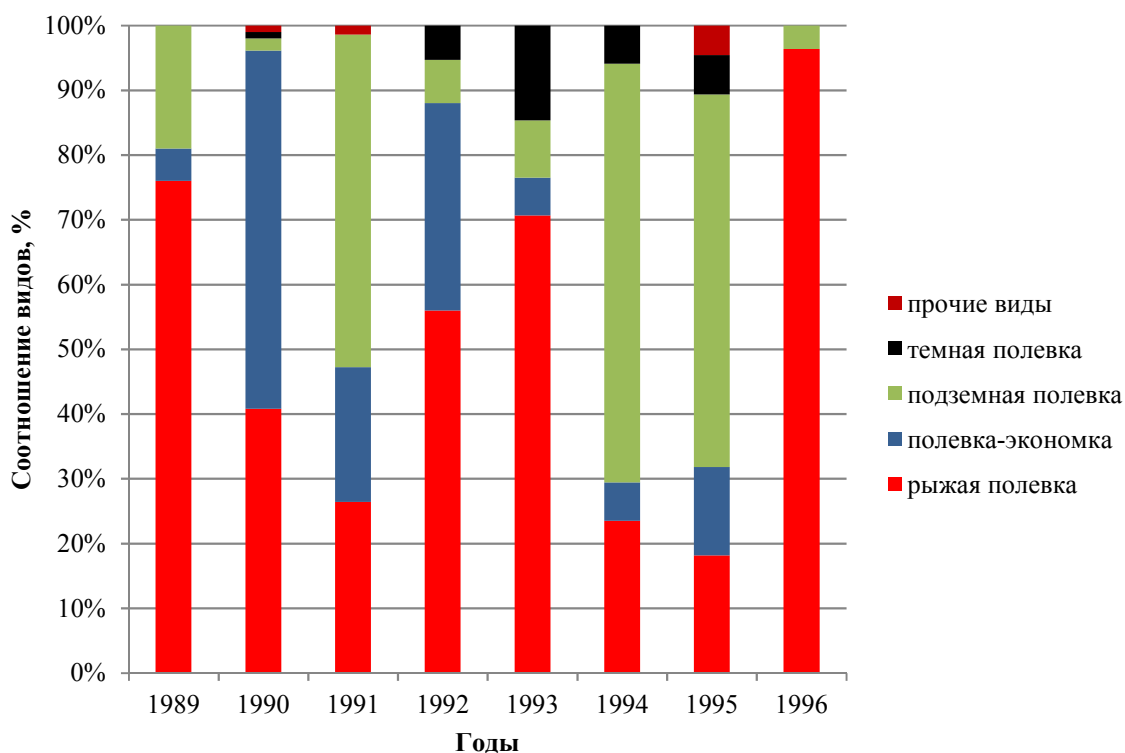
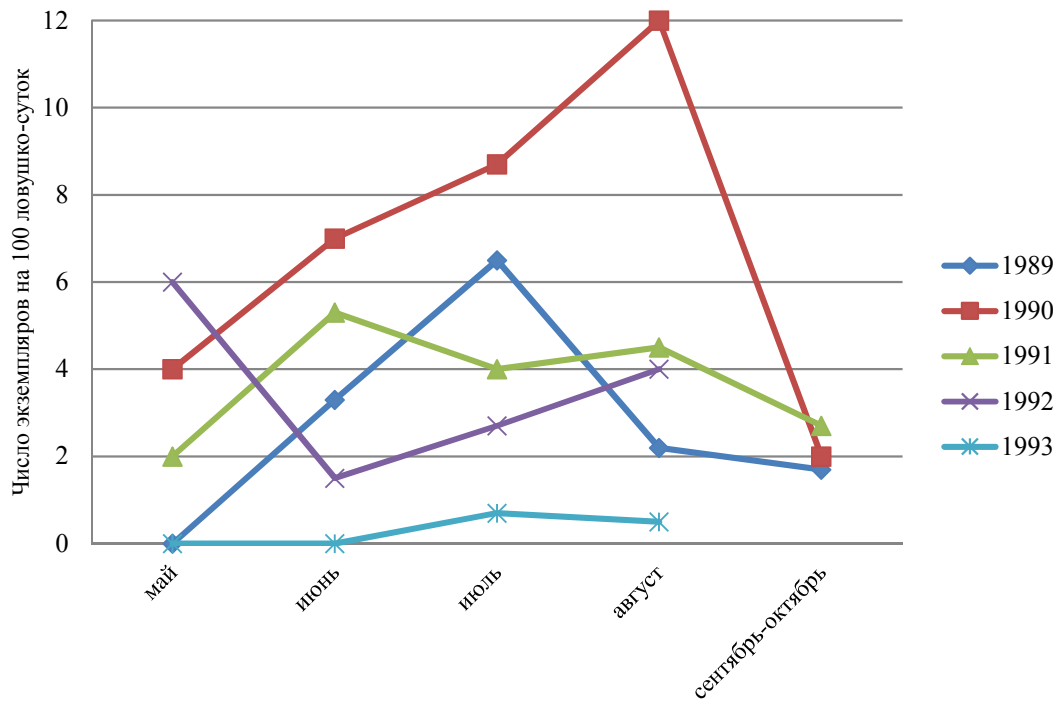
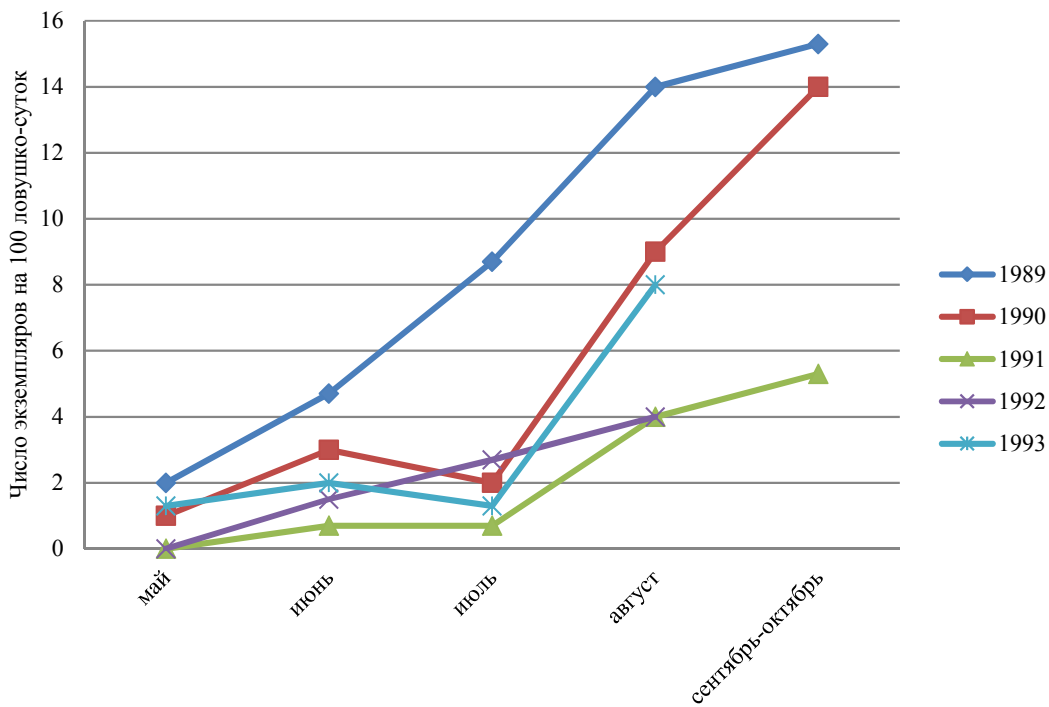


Рис. 1. Динамика видовой структуры гильдий грызунов на ранних стадиях одной из исследованных сплошных вырубок (годы рубки 1987–1988 гг.)

В отдельные годы гораздо более высокой, чем в зрелых лесных экосистемах, может быть степень участия в составе сообществ и некоторых других видов грызунов, например, темной полевки (*Microtus agrestis*, Linnaeus, 1761) и малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*, Pallas 1811). Существует на вырубках и отчетливое разделение между доминирующими видами по временному компоненту ниши в сезонном аспекте. Так, сезонные пики численности полевки-экономки в основном приходятся на летние месяцы (рис. 2).



a



b

Рис. 2. Сезонная динамика численности основных доминирующих видов на ранних стадиях зарастания сплошных вырубок: полевка-экономка (a), рыжая полевка (б)

Численность рыжей полевки на вырубках всегда достигает своего сезонного максимума осенью. Это, вероятно, связано с существенным вкладом процессов расселения в динамику численности данных видов на вырубках. Как правило, популяционные группировки полевки-экономки на вырубках окружены значительными пространствами лесных массивов с

сомкнутым пологом древостоя, малопригодными для обитания данного вида. В этих условиях полевка-экономка формирует эфемерные полуизолированные поселения, где ничто не препятствует эмиграции, однако активная иммиграция практически должна отсутствовать. Наоборот, для рыжей полевки условия лесных экосистем, окружающих вырубку, являются благоприятными и там существуют более стабильные и многочисленные популяционные группировки вида, которые достигают наибольшей численности в середине-конце лета (Истомин, 1999, 2008). Это обеспечивает к осени активный приток особей рыжей полевки на вырубку из прилегающих лесных массивов.

В связи с указанными особенностями структуры сообществ и популяционной динамики фоновых видов полевок существенно меняется характер развития эпизоотии на ранних стадиях вырубок. Если в лесных экосистемах основным видом, определяющим интенсивность хода течения эпизоотического процесса, безусловно, является рыжая полевка в силу своего исключительного положения в сообществе (Карулин и др., 1993, Истомин, 2008 и др.), то на вырубках существенно повышается значимость и других видов, формирующих весьма многочисленные популяционные группировки. Средняя степень зараженности лептоспирозом данных видов в исследованных условиях довольно велика (табл. 2).

Таблица 2

Средняя доля (%) инфицированных особей от общего числа обследованных животных на наличие антител к лептоспирам у фоновых видов грызунов, населяющих ранние стадии вырубок (n – число исследованных экземпляров)

<i>Myodes glareolus</i> (n=2668)	<i>Microtus oeconomus</i> (n=189)	<i>Pitymys subterraneus</i> (n=20)	<i>Microtus agrestis</i> (n=80)	<i>Apodemus uralensis</i> (n=61)
17,5 %	10,1 %	20,0 %	27,5 %	14,8 %

На основании этих материалов могут быть определены показатели численности инфицированных особей разных видов с учетом особенностей их межгодовой динамики на ранних стадиях послерубочной сукцессии (табл. 2).

Таблица 2

Общая численность и численность инфицированных лептоспирозом особей доминирующих видов полевок в июле – августе 1989–1996 годов (экземпляров на 100 ловушко-суток) на одном из модельных участков сплошной вырубки (в скобках указан возраст вырубки – число лет после рубки)

Виды	Численность	Годы							
		1989 (2)	1990 (3)	1991 (4)	1992 (5)	1993 (6)	1994 (7)	1995 (8)	1996 (9)
<i>Myodes glareolus</i>	общая	11,4	5,5	2,4	3,4	1,1	2,7	1,7	7,4
	инфицированные	2,00	0,96	0,42	0,60	0,19	0,47	0,30	1,30
<i>Microtus oeconomus</i>	общая	4,4	10,4	4,3	3,4	0,6	0,7	0,6	0
	инфицированные	0,44	1,05	0,43	0,34	0,06	0,07	0,06	0,00
<i>Pitymys subterraneus</i>	общая	0	0,4	2,9	0,5	0,9	3,3	5,4	0,3
	инфицированные	0,00	0,08	0,58	0,10	0,18	0,66	1,08	0,06
<i>Microtus agrestis</i>	общая	0,7	0,4	0	1,0	1,4	0,7	1,3	0
	инфицированные	0,19	0,11	0,00	0,28	0,39	0,19	0,36	0,00
Все полевки	общая	16,50	16,70	9,60	8,30	4,00	7,40	9,00	7,70
	инфицированные	2,63	2,20	1,43	1,31	0,82	1,40	1,80	1,36

Подавляющее большинство зараженных грызунов имели антитела к лептоспире *Grippytyphosa*. Только на вырубках отмечено небольшое число зверьков с антителами к лептоспире *Hebdomadis*. Наибольший вклад в сохранение возбудителя на травянистой стадии возобновления вырубок вносят рыжие полевки и полевки-экономки. Способность обсеменять лептоспирами территорию зависит не только от численности носителей, но и от интенсивности экскреторной деятельности и объемов мочи. Величина диуреза у этих видов неодинакова: полевки-экономки выделяют за сутки в 15–20 раз больше мочи по сравнению с рыжими полевыми (Литвин, Голубев, 1983; Хляп и др., 1988). Поэтому даже при относительно невысокой численности инфицированных полевок-экономок на ранних стадиях вырубок они могут иметь большое значение в создании заражающих точек и распространении лептоспир. Эпизоотический потенциал у рыжих полевок в большей степени зависит от их численности (Карулин и др., 1993). Весьма заметной в отдельные годы может быть эпизоотическая роль темной полевки. Это определяется очень высокой средней долей инфицированных лептоспирозом особей данного вида (27,5 %), а также довольно крупными размерами, с чем связана величина суточного диуреза и формирование заражающих точек. Немаловажное значение может иметь и гигрофильность полевки-экономки и темной полевки: увлажненные местообитания способствуют переживанию лептоспир во внешней среде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В центре Каспийско-Балтийского водораздела на территории Центрально-Лесного заповедника существует активный природный очаг лептоспироза (Карулин и др., 1993; Истомин и др., 1999; Истомин, 2001, 2005, 2008). Наиболее интенсивно протекают эпизоотии в популяциях рыжей полевки, которая доминирует во всех типах лесных экосистем. В сохранении возбудителя, прежде всего, имеют значение неморальные ельники, где всегда поддерживается высокая численность рыжих полевок. Как показали наши исследования, весьма важную роль в поддержании природных очагов лептоспироза на данной территории могут играть самые ранние стадии (2–7 лет) послерубочных сукцессий на месте неморальных ельников. Участие в эпизоотии видов грызунов, населяющих сплошные вырубки, носит весьма специфический характер. Прежде всего, это связано с быстрой сменой доминирования в структуре гильдий основных потенциальных носителей инфекции: рыжей полевки и полевки-экономки. Иногда в этом процессе смены доминирования принимает участие относительно редкая для лесного массива заповедника и региона в целом – подземная полевка. Такая динамика в определенной степени может интенсифицировать локальный эпизоотический процесс. Только на вырубке встречены грызуны разных видов, имеющие антитела к лептоспире *Hebdomadis*. Кроме этого, следует подчеркнуть важную роль процессов расселения в формировании и функционировании популяционных группировок фоновых видов полевок на вырубках. Причем, для «пионерного» вида полевки-экономки, заселяющего только самые ранние стадии сукцессии, в большей степени характерна эмиграция после завершения процесса репродукции и заметное снижение численности на вырубках к осени. Для рыжей полевки, наоборот, отмечается довольно резкое увеличение численности осенью за счет иммиграции особей из прилегающих лесных участков. Известно, что среди мигрантов, как правило, больше зверьков, контактирующих с возбудителем. Поэтому, можно предположить, что для ранних стадий вырубок существуют активные и регулярные потоки «вноса и выноса возбудителя» расселяющимися особями. Данные обстоятельства определяют эпизоотийно-эпидемическую опасность участков, находящихся на ранних стадиях послерубочного восстановления, которые, вероятно, вносят кратковременный, но существенный вклад в общий потенциал очагов территории центральной части Каспийско-Балтийского водораздела.

Список литературы

- Жигальский О. А. Пространственно-временные взаимоотношения трех симпатрических видов полевок (Mammalia: Rodentia) на Южном Урале // Журнал общей биологии – 2007. – Т. 68, № 6. – С. 468–478.
- Истомин А. В. Расселение и динамика численности полевки-экономки и рыжей полевки на ранних стадиях зарастания сплошных вырубок южной тайги // Актуальные вопросы биоразнообразия животных в антропогенном ландшафте. Тезисы докл. научно-практической конференции. – Киев, изд-во УА МБН, 1999. – С. 62–65.
- Истомин А. В. Эпизоотолого-эпидемическое значение лесных ландшафтов на территории Каспийско-Балтийского водораздела // Социальные и экологические проблемы Балтийского региона: материалы обществ.-науч. конф. с международ. участием. Ч. 2. – 2001. – С. 265–276.
- Истомин А. В. Региональный мониторинг природно-очаговых инфекций // Псковский регионологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 122–135.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). – Псков, 2008. – 278 с.
- Истомин А. В., Карулин Б. Е., Никитина Н. А. Очаги лептоспирозов в естественных и антропогенных ландшафтах Центрального Нечерноземья России // Актуальные вопросы биоразнообразия животных в антропогенном ландшафте. Тез. докл. науч.-практич. конф. – Киев, изд-во УА МБН, 1999. – С. 57–61.
- Истомин А. В., Карулин Б. Е., Никитина Н. А. Природно-очаговые инфекции в Центрально-Лесном биосферном государственном заповеднике // Комплексные исследования в ЦЛГПБЗ: их прошлое, настоящее и будущее. Труды Центрально-Лесного заповедника. – 2007. – Вып. 4. – С. 444–461.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Истомин А. В., Ананьина Ю. В. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) — основной носитель лептоспироза в лесном природном очаге // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, вып. 5. – С. 113–122.
- Литвин В. Ю., Голубев М. В. Количественная характеристика диуреза у некоторых зеленоядных грызунов // Зоологический журнал – 1983. – Т. 62, вып. 8. – С. 1279–1281.
- Уланова Н. Г. Мониторинговые исследования растительности вырубок охранной зоны ЦЛГПБЗ, проводимые сотрудниками биологического факультета МГУ // Заповедники России и устойчивое развитие. Материалы конференции. Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. – 2007. – Вып. 5. – С. 321–328.
- Уланова Н. Г., Тошева Г. П. Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюллетень Московского общества испытателей природы Отдел биологический. – 1989. – Т. 94, вып. 4. – С. 73–84.
- Хляп Л. А., Сербенюк М. А., Галанина Т. М., Загоруйко Н. В., Альбов С. А. Показатели диуреза рыжих полевок в связи с запаховой маркировкой // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры млекопитающих. Всесоюзное совещание. – М., 1988. – С. 185–187.

Istomin A. V. The role of early stages of post-logging successions in the maintenance of natural foci of leptospirosis in the central part of the Caspian-Baltic watershed // Ekosistemy. 2023. Iss. 34. P. 59–66.

The paper considers the role of the early stages (2–7 years) of succession of spruce forests after cutting down in the formation of natural foci of leptospirosis. Long-term research has been carried out in the Central Forest Biosphere Reserve and in the adjacent territory. The determination of antibodies to leptospira was performed at the N. F. Gamalei National Research Center for Epidemiology and Microbiology. The total volume of the material is 4290 specimens of small mammals of various species. There is an active of natural foci of leptospirosis in this region. Nemoral spruce forests are of the greatest importance in maintaining the forest hearth. The main carrier of the causative agent of leptospirosis is *Myodes glareolus*, (Schreber, 1780), which is the absolute dominant in forest ecosystems. *Leptospira Grippytyphosa predominates*. It is shown that epizootics on cutting have their own specifics. Small mammals populate the cut-down areas very quickly. Polydominant rodent communities are formed. These communities have a rapid change of dominance between potential carriers of infection (*M. glareolus*; *Microtus oeconomus*, Pallas, 1776; *Pitymys subterraneus*, de Sélys-Longchamps, 1836; *Microtus agrestis*, Linnaeus, 1761). The features of seasonal population dynamics and the nature of the settlement of dominant species in the early stages of succession are considered. The "climax" species *M. glareolus* is characterized by immigration, for the "pioneer" species *M. oeconomus* – emigration. The colonization cycle of *M. oeconomus* is realized within 5–7 years. The importance of settlement processes in the development of epizootics is discussed. Rodents of different species with antibodies to leptospira *Hebdomadis* were noted only in the clearing. Rodents of different species with antibodies to leptospira *Hebdomadis* were noted only in the early stages of succession after clearcutting.

Key words: natural focal infections, zoonoses, epizootics, leptospirosis, Caspian-Baltic watershed, early stages of succession clear cuttings of spruce forest, small mammals.

Поступила в редакцию 03.12.22

Принята к печати 15.01.23