

ФУНКЦИОНАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ И СООБЩЕСТВАХ

© 2008 г. Ф. В. Кряжимский, В. Н. Большаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: fvk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.06.2008 г.

С эколого-энергетических позиций с учетом известных математических закономерностей проанализирована функциональная роль дифференциации по локальной плотности населения, выраженности реакций на присутствие других особей и массе тела. Проведенный анализ дает основание считать, что усиление вариабельности, т.е. разнообразия, по этим признакам приводит к повышению эффективности потока энергии через население животных (увеличению прихода энергии и уменьшению расхода). Показано, что наиболее эффективным является разделение населения на альтернативные модальные группы.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, время и энергия, экологическая энергетика, поведенческие особенности, локальная плотность, аллометрия.

На международной конференции по окружающей среде, проходившей в 1992 г. в Рио-де-Жанейро с участием руководителей более чем 100 стран мира, было провозглашено, что изучение и сохранение биологического разнообразия признается в качестве одного из приоритетных направлений научной, политической и экономической деятельности как в отдельных странах, так и в глобальном масштабе. При этом основной упор обычно делают на генетико-систематический аспект биологического разнообразия, чему есть очевидные утилитарные причины – прежде всего это опасение потери невосполнимого генетического материала, который может потенциально найти применение в медицине для создания новых, эффективных лекарственных препаратов, а также в различных генно-инженерных проектах, включая создание генетически модифицированных организмов.

Между тем биологическое разнообразие имеет множество других сторон, среди которых необходимо выделить функционально-экологическую. Значение жизни во всем ее разнообразии, о котором говорил В.И. Вернадский (1978), в глобальных геохимических процессах, определяющих весь облик Земли (в том числе и физико-химические характеристики), находит все больше подтверждений. Распространяется и получает подтверждение мысль о том, что именно *все разнообразие жизни* превращает биосферу в сложнейшую самоподдерживающуюся систему, именно разнообразная в своих проявлениях жизнь удерживает нашу планету в маловероятном со-

стоянии, отличающем ее от соседей по Солнечной системе (Lovelock, 1979; Горшков, 1988; Горшков, Кондратьев, 1990). Экологические системы – это системы, в которых живая (активная) компонента взаимодействует с другими такими компонентами, а также с неживой природой, а биосфера – это экологическая система высшего уровня (Bolshakov, Kryazhinskiy, 2001). Важнейшая функциональная роль разнообразия с необходимостью должна в той или иной мере проявляться на разных уровнях организации – от внутривидовой до биосферного. Основная функция биологической части (подсистем) экологических систем – это регулирование потоков энергии и, следовательно, биогеохимических круговоротов.

Данная работа посвящена рассмотрению функционально-экологической роли биологического разнообразия на первых структурных уровнях организации экологических систем – главным образом на внутривидовой организации, хотя многие из изложенных ниже идей и построений относятся также и к сообществам систематически и экологически близких видов. В качестве методологической базы постановки и рассмотрения проблемы был избран эколого-энергетический подход, который оперирует с интегральными характеристиками экологических систем и имеет фундаментальные естественно-научные основания.

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ ОЦЕНКИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ РОЛИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

В математике доказано, что если некоторая функция нелинейна (вторая производная существует и она не равна нулю), то увеличение вариабельности аргумента приводит к изменению среднего значения функции по сравнению с тем, которое наблюдалось бы при том же среднем значении аргумента в отсутствие изменчивости. Если функция выпукла (вторая производная положительна), то увеличение изменчивости аргумента ведет к росту среднего значения функции, а если она вогнута – то к уменьшению. Этот подход использовали, например, Хоустон и Макнамара (Houston, McNamara, 1990) при теоретическом анализе влияния вариабельности среды на рост животных.

Кривые, которыми наилучшим образом аппроксимируют самые разные связи одних биологических объектов с какими-либо другими объектами – биологическими или неживыми, редко представляют собой прямую линию. Гораздо чаще разные биологические явления и процессы связаны между собой нелинейными зависимостями. Так, очень часто они представляют собой кривые, стремящиеся к некоторому пределу, несмотря на увеличение аргумента. Обычно это связано с тем, что объекты, характеристики которых принимаются за аргумент, не в полном объеме действуют на объекты, состояние которых характеризуется как независимая переменная. Примером может служить известное уравнение кинетики ферментативной реакции. Форма кривой, описывающей скорость ферментативной реакции, определяется тем, что часть фермента в данный момент не работает как биокатализатор, связываясь в фермент-субстратный комплекс. Другой пример – уравнение функциональной реакции потребителя на плотность ресурсов Холлинга (Holling, 1965), которое легло в основу экологической теории оптимального кормодобывания (Pyke, 1979; Stephens, Krebs, 1986) – часть времени потребитель (хищник) тратит на “обработку” ресурса (жертвы).

Такие зависимости представляют собой вогнутые кривые. В некоторых случаях (*S*-образные кривые) вогнутая и выпуклая части разделяются точкой перегиба, в которой вторая производная равна нулю, т.е. для части диапазона изменения аргумента увеличение его вариабельности должно приводить к снижению среднего значения функции, а для другой – к его увеличению.

Очень часто связь разных характеристик описывается как автономный процесс: скорость изменения зависимой переменной (например, численности) от независимой (например, времени) представляют как функцию самой зависимой пе-

ременной. Самый известный пример – это уравнение экспоненциального роста популяции, предложенное Мальтусом (Malthus, 1798) еще в конце XVIII в. Такие функции применяются наиболее часто, когда параметризации подвергаются скорости изменения размерных характеристик биологических объектов.

Как показал еще в первую половину прошлого века Хаксли (Huxley, 1936), если изменения двух характеристик во времени (рост) описываются экспоненциальными кривыми (представляют собой автономные процессы), то зависимость одной из них от другой будет иметь характер так называемой аллометрической зависимости вида $Y = aX^b$. Если “аллометрический экспонент” b меньше единицы, то зависимость называется гипометрической (функция вогнута), если равен единице – изометрической (прямая пропорциональность, вторая производная равна нулю), а если больше – то гиперметрической (функция выпукла). Такого рода зависимости очень широко распространены, и породили интенсивно обсуждавшуюся проблему “скейлинга” – проблему масштаба (Peters, 1983; Шмидт-Нильсен, 1987).

В 80-е годы широкую популярность, а затем и практическое применение (например, в экономике и компьютерных науках) получили идеи Б. Мандельброта (2002) о фрактальной геометрии природы. Термин “фрактал” произведен от латинского причастия *fractum*, производного от глагола *frangere*, что значит “ломать, разламывать”. Таким образом, он имеет двойной смысл – “кусоч, часть” и “фрагмент неправильной формы”. В свете представлений о фрактальной организации природы аллометрический экспонент стало возможным трактовать как фрактальную размерность, отражающую самоподобие двух объектов, связываемых аллометрической зависимостью.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ И ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ГЕТЕРОГЕННОСТИ

В естественных условиях одним из важнейших факторов среды, влияющих практически на все стороны жизнедеятельности животных, является плотность их населения. В центре внимания одной из наиболее обширных и интенсивно разрабатываемых отраслей популяционной экологии, изучающей разнообразные проявления саморегуляции численности и плотности населения, находятся зависимости продукционных процессов (роста и размножения) от плотности населения. В настоящей работе учтен лишь один частный аспект этой сложнейшей проблемы, лежащий на самой ее поверхности, – возможное влияние плотности на структуру энергетического бюджета через изменения структуры бюджета времени из-за необ-

ходимости уделять внимание присутствию других особей (Кряжковский, 1988). Для описания таких изменений мы следовали логике, примененной К. Холлингом (Holling, 1965) при построении его известной модели функциональной реакции потребителя на плотность ресурса, следуя в русле подхода оценки времени и энергии (“time-energy approach”), принятого, например, в упоминавшейся выше теории оптимального кормодобывания.

Как известно, в популяционной экологии различают среднюю плотность и экологическую (локальную) плотность населения (Одум, 1986; и др.); последняя определяется типом пространственного распределения населения: равномерного, случайного или агрегированного. Оценка типа распределения зависит от площади выявления (Грейг-Смит, 1967). Уменьшение площади получения выборки для оценки типа пространственной структуры в конце концов приведет к тому, что распределение, оцененное как агрегированное на большей площади, должно будет рассматриваться как случайное или равномерное.

Мы попытались теоретически проанализировать возможное влияние пространственного распределения на бюджеты времени и соответственно энергии. Кроме того, особое внимание обращалось также и на поведенческие характеристики, а именно, реакции на присутствие в зоне обнаружения других особей, выраженные в единицах времени, расходуемом на такие реакции (неважно, антагонистические или дружественные – главное, что на них тратится время).

Если животные вынуждены осуществлять социальные (внутрипопуляционные) контакты, то структура их бюджета времени может быть упрощенно представлена как

$$t = t_f + t_c + t_n,$$

где t – общая продолжительность периода активности, t_f – время, затрачиваемое на добывание и “обработку” корма, t_c – время, затрачиваемое на взаимодействие с другими особями, t_n – время, затрачиваемое на виды активности, не связанные с добычей корма и внутрипопуляционными контактами (уход за собой, избегание хищников и др.). Очевидно, что время t_c должно быть пропорционально количеству контактов данной особи с другими:

$$t_c = t_e C,$$

где C – количество контактов, а t_e – средняя продолжительность одного такого контакта. Эта величина может считаться показателем “чувствительности” данной особи к присутствию других индивидуумов. В свою очередь количество контактов с другими особями C должно быть пропорционально времени, в течение которого животное имеет возможность встретить других особей,

равное общему периоду активности (t) за вычетом времени, расходуемого на собственно взаимодействие (t_c), а также плотности населения животных (N):

$$C = aN(t - t_e C),$$

где a – коэффициент пропорциональности, который может быть интерпретирован как площадь, присутствие других индивидуумов в пределах которой приводит к взаимодействию данной особи с “чужой”. В первом приближении можно считать, что величина a пропорциональна квадрату “индивидуальной дистанции” (Панов, 1983).

Решая это уравнение относительно C , получаем:

$$C = \frac{a \cdot N \cdot t}{1 + t_e \cdot a \cdot N}, \text{ откуда } t_c = \frac{t_e \cdot a \cdot N \cdot t}{1 + t_e \cdot a \cdot N}.$$

Если $\eta = \frac{t_n}{t}$ – доля периода активности, затраченная на активность, не связанную с кормодобыванием и взаимодействиями между особями, а $c = at_e$ – некоторая мера “реактивности” на присутствие других индивидуумов в пределах их обнаружения, то

$$t_f = t \left(\frac{1}{1 + cN} - \eta \right).$$

Таким образом, время, затрачиваемое на кормодобывание, обратно пропорционально произведению экологической плотности населения N на показатель “реактивности” c , которое можно определить как индекс “действующей (локальной) плотности”, и представляет собой выпуклую убывающую функцию последнего (рис. 1).

Ясно, что даже при равномерном распределении (локальная плотность одинакова для всех особей) увеличение варибельности показателя “реактивности” (c), слагаемого из времени, затрачиваемом в среднем на один контакт (t_e), и радиуса обнаружения других особей (a), должно приводить к увеличению количества времени, которое в среднем может быть затрачено на добычу корма. Это означает, что общая интенсивность потребления пищи группой (при фиксированном размере последней) тоже повышается. Если же особи, принадлежащие данной группе, еще и распределены агрегированно, то данный эффект должен усиливаться.

Нетрудно убедиться, что максимальный эффект (превышение среднего времени кормодобывания в гетерогенной группе этой величины при условии, что все особи существуют при одинаковой экологической плотности и не различаются по своим поведенческим характеристикам), должен наблюдаться, когда все индивидуумы разбиты на две группы. В первую из них объединяются “толерантные”, “равнодушные” к другим

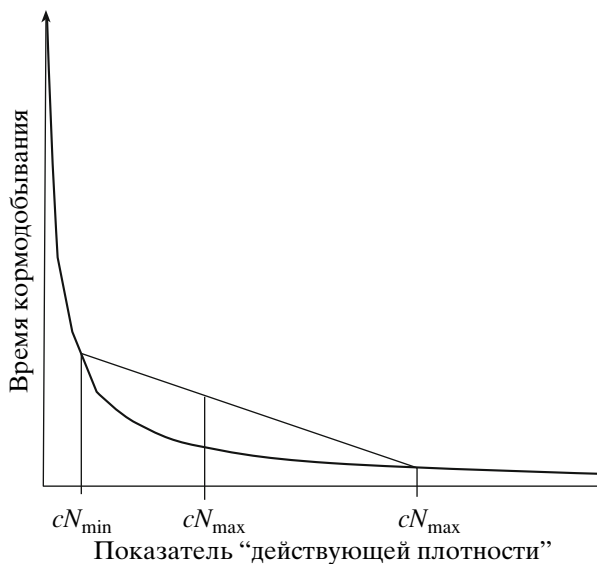


Рис. 1. Зависимость времени, затрачиваемого на добычу корма от показателя "действующей локальной плотности".

особям индивидуумы, а во вторую — "реагирующие на соседей" особи. Первые получают больше пищи и соответственно более продуктивны, чем вторые. Эффект должен значительно усиливаться, если первая группа ("толерантные") обитает в условиях низкой локальной плотности, а вторая ("реагирующие") — при высокой плотности.

Действительно, на грызунах было показано (Beachem, 1979), что "терпимые" к присутствию других особей зверьки имели большую скорость роста по сравнению с "агрессивными". Наши данные по исследованию скорости роста полевок-экономок (Кряжимский, Малафеев, 1983) свидетельствовали в пользу того, что грызуны, обитавшие на территориях с меньшей локальной плотностью, росли быстрее, чем те, которые находились в условиях повышенной плотности.

В целом ряде популяционно-экологических исследований было показано, что плодовитость многих видов животных в зависимости от плотности их населения имеет вид убывающей выпуклой функции (рис. 2). Подобный вид кривой вполне соответствует упомянутым ожиданиям, вытекающим из представлений о положительной связи энергетического баланса (продукции) и времени, расходуемого на кормовую активность. Кроме того, вытекающие из этого выводы распространяются, как было указано выше, не только на популяции одного вида, но и на части сообществ — на группы систем популяционного ранга, принадлежащих к разным видам, но близким систематическим, и экологически близким друг другу.

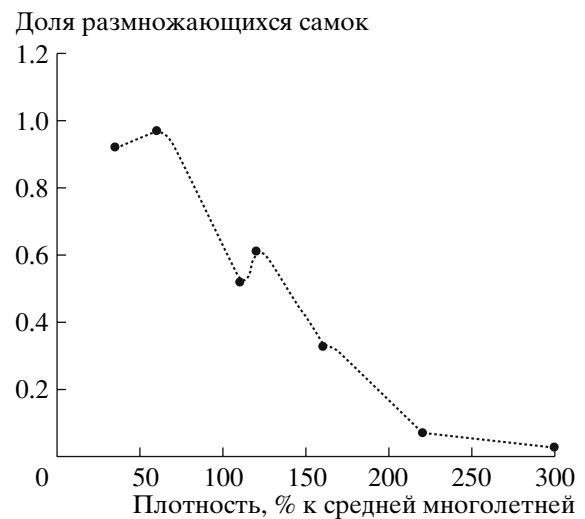


Рис. 2. Зависимость продукции от "действующей локальной плотности".

Кривая построена для доли размножающихся самок красной лисицы в Предуралье по данным Н.С. Корытина (1983) при создании имитационной модели (Корытин и др., 1989).

Сказанное, например, отчетливо проявляется при анализе населения мелких млекопитающих различных высотных поясов горных регионов. Наши исследования (Большаков, 1972) показали принципиальные различия в особенностях территориального распределения горных видов и горных популяций широко распространенных видов: первые сосредоточены на ограниченной территории, занимая специфические биотопы (например, каменные россыпи верхних поясов гор), вторые населяют большинство местообитаний высотного пояса и характеризуются значительной территориальной подвижностью. Особенности плодовитости и динамики численности у них принципиально различны: незначительные число пометов и число детенышей в помете, низкая смертность и отсутствие резких колебаний численности у специализированных горных видов, и наоборот, увеличение числа пометов и детенышей с высотой и соответственно очень существенная смертность среди различных генераций и вследствие этого — большие колебания численности. Отличаются эти группы и по активности — индивидуальные участки, где проявляется кормовая активность, у горных видов значительно меньше. С точки зрения общей теории адаптации и с учетом экологических механизмов приспособлений видов и популяций можно говорить о различном типе энергетических подходов этих групп к освоению среды, так как "адаптация" — сохранение энергетического баланса со средой (Калабухов, 1946).

Следовательно, усиление тенденции к групповому пространственному распределению и увеличение разнообразия по толерантности к присут-

ствию других особей должны приводить к росту общей продуктивности популяционной группировки при одной и той же средней плотности (общего числа особей на данной территории).

Важно подчеркнуть, что как увеличение гетерогенности пространственного распределения, так и разделение животных на два поведенческих типа получают трактовку групповых реакций на ухудшение условий среды, связанных с оптимизацией потока энергии через население животных. Другими словами, группировка, состоящая из особей, по-разному реагирующих на присутствие других индивидуумов (локальную плотность населения), которые распределены по территории неравномерно, должна обладать большей продуктивностью, чем группировка такой же общей численности и биомассы, состоящая из одинаковых и равномерно распределенных животных.

РАСХОД ЭНЕРГИИ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПО РАЗМЕРАМ

Известно, что показатели расхода энергии на разные нужды (основной обмен, затраты на мышечную работу, на химическую терморегуляцию и др.) гипометричны массе тела: аллометрический экспонент зависимости этих показателей от массы тела (фрактальная размерность) меньше чем единица (Kleiber, 1932; Дольник, 1968, 1995; и др.). Это, как было показано довольно давно (Kleiber, 1961, 1965; Poczoroko, 1979), справедливо как при рассмотрении представителей разных видов, систематически близких и (или) относящихся к одной экологической группе (например, первичных консументов), так и при сравнении особей одного вида. Такая зависимость вогнута; вторая производная энергетических показателей по массе тела отрицательна. Физические обоснования того факта, что коэффициент b всегда меньше единицы, начиная с работ Рубнера (Rubner, 1883), многократно обсуждались (Дольник, 1978). Следовательно, увеличение вариабельности по массе тела при данной средней массе должно приводить к снижению среднего расхода энергии, а при фиксированном размере группы особей и средней массе – и к снижению общих энергетических затрат группы.

Рассмотрим аллометрическую зависимость показателя расхода энергии E от массы тела W :

$$E = aW^b,$$

где W – масса тела, a и b – коэффициенты, причем $0 < b < 1$. Ранее геометрически было показано (Кряжимский, 1985; рис. 3), что если число особей в группе N фиксировано, а масса тела варьирует от W_0 до W_m при среднем значении W_a , то расход энергии (как в среднем на особь, так и для всей группы) должен возрастать с увеличением вари-

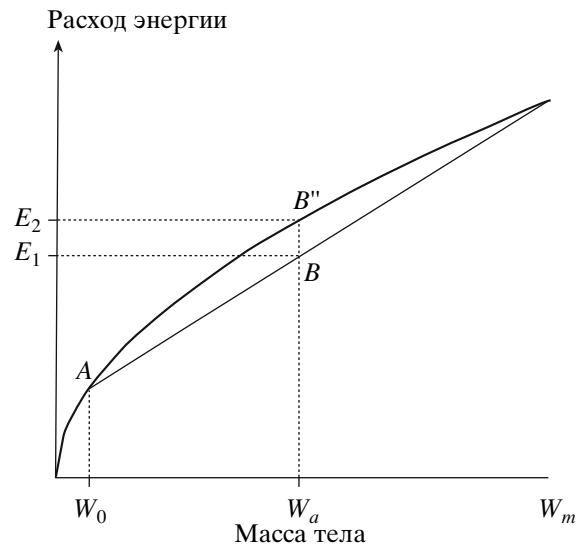


Рис. 3. Зависимость энергетических показателей от массы тела.

бельности по массе тела. Минимальный расход E_1 будет наблюдаться, если группа будет состоять только из двух групп особей – “мелких” (масса тела равна W_0) и “крупных” (с массой тела W_m). Максимальный расход энергии E_2 при этих условиях должен наблюдаться, когда все особи будут иметь одинаковую массу W_a .

Изложенные выше соображения могут пролить свет на функционально-экологический смысл феномена альтернативных типов роста животных, явно проявляющийся у грызунов умеренных и северных широт (Оленев, 1991, 2002), который получает трактовку как групповая адаптивная реакция, позволяющая снижать уровень общих энергетических затрат. При этом максимальный эффект наблюдается, когда выделяются альтернативные дискретные размерные группы животных.

Ранее была предложена теоретическая схема возникновения резких различий по скорости роста и размерам у одновозрастных особей, которые могут быть связаны с нелинейностью поведения энергетических характеристик (Кряжимский, 1989). Вырисовывается определенный системный механизм, работающий на двух уровнях – организменном и популяционном. Ухудшение условий среды приводит к тому, что часть особей снижает скорость роста, оставаясь мелкими, в то время как другая часть достигает относительно крупных размеров. Одновременное существование тех и других позволяет сохранить численность и общую продукцию населения грызунов с меньшими энергетическими затратами.

Заметим, что явление дифференциации по размерам тела у одновозрастных особей харак-

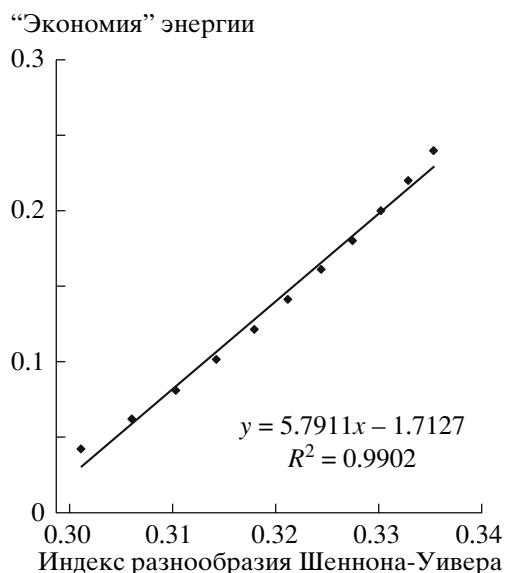


Рис. 4. Расчетные значения “экономии” энергии как отношения расхода энергии группы, состоящей только из мелких (масса тела W_0) и крупных особей (масса тела W_m), к расходам группы одноразмерных особей в зависимости от показателя разнообразия Шеннона-Уивера (при фиксированной численности).

терно не только для грызунов – оно наблюдалось при увеличении плотности экспериментальных групп одновозрастных животных различных видов (Добринская, Следь, 1974; Мина, Клевезаль, 1976; Шварц и др., 1976).

Нетрудно показать, что при данной численности и фиксированных пределах изменения массы тела животных всегда существует такое распределение численностей “мелких” и “крупных” животных, которое позволяет добиться максимального эффекта экономии энергии, обусловленного нелинейностью зависимости энергетических затрат от массы тела. При этом максимальный эффект должен наблюдаться при максимальном разнообразии населения (рис. 4).

Кроме того, имеются основания для того, чтобы полагать, что дифференциация животных по размерам играет роль стабилизатора потока энергии через их популяции при значительных колебаниях численности и биомассы. В качестве примера приведем данные оценок продукционных характеристик населения полевков-экономок в годы с контрастными уровнями численности.

В летний сезон года пика численности (июнь–август 1977 г.) полевки-экономки в луговых ассоциациях Южного Ямала потребили, согласно расчетам, около 674000 кДж/га и ассимилировали порядка 370000 кДж/га. На создание биомассы было затрачено 27600 кДж (около 7% ассимилированной энергии), на дыхание – около 342400 кДж (93%). За тот же период года при резком спаде

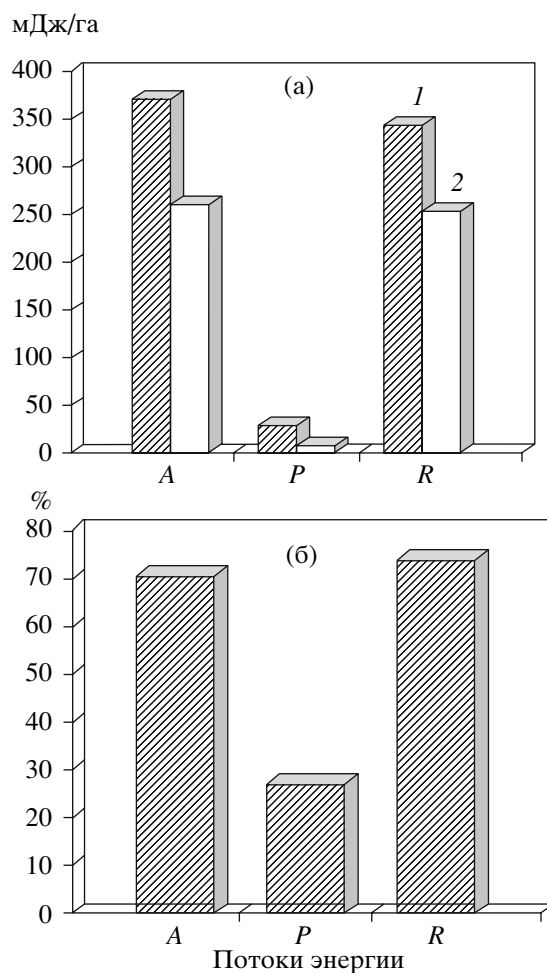


Рис. 5. Потoki энергии (в расчете на год) через население полевков-экономок на Южном Ямале в годы пика (1 – 1977 г.) и падения (2 – 1978 г.) численности (A – потребление энергии, P – продукция, R – дыхание): а – абсолютные значения; б – отношение потоков энергии в год спада численности к таковым в год пика.

численности на следующий год полевки потребили 478000 кДж/га и ассимилировали примерно 259400 кДж, из которых 7400 кДж (около 3%) составила энергия, накопленная в новых тканях. Нетрудно подсчитать, что величина потребления энергии населением полевков в год пика и год спада численности различалась на 30%, величина затрат энергии на дыхание – на 26%, тогда как продукция во время спада численности снизилась на 73% (рис. 5). Таким образом, поток энергии, проходящий через население грызунов, изменился в гораздо меньшей степени, чем сама численность (и соответственно биомасса).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного анализа показывают, что увеличение внутривидового разнообразия, т.е. дифференциации особей, по ис-

следованным характеристикам с неизбежностью должно приводить к увеличению эффективности потока энергии: общий приход энергии с пищей должен при всех прочих равных условиях увеличиваться, а расход – уменьшаться. Исследованные характеристики – это тип освоения территории (экстенсивный или интенсивный по И.А. Шилову, 1977) разными внутривидовыми группировками, выраженность реакций на присутствие в пределах обнаружения других особей (при этом реакция необязательно должна быть антагонистической) и размерные характеристики (масса тела). Наибольший эффект должен достигаться, когда население распадается на альтернативные группы.

В связи с этим, возможно, уместно вспомнить гипотезу “поведенческого полиморфизма” Читти (Chitty, 1960), которая сыграла большую стимулирующую роль для популяционно-экологических исследований, хотя и не смогла привести к окончательному ответу на вопрос о причинах циклического характера динамики численности (Krebs, 1978). В соответствии с нашими результатами те особи, которые тратят мало времени на контакты с другими (“толерантные” или, лучше, “равнодушные”) для оптимизации притока вещества и энергии в популяционную систему, должны существовать в условиях низкой (локальной) плотности, а те, которые чувствительны к присутствию других особей, – в условиях высокой. До некоторой степени это напоминает схему Читти: смену поведенческих стереотипов в ходе популяционных циклов. Различие, однако, в том, что в соответствии с нашими выводами к повышению эффективности потока энергии должна приводить не смена этими группами друг друга, а их сосуществование. Кроме того, результаты проведенного анализа могут пролить новый свет на функциональное значение такого явления, как альтернативные типы роста и развития, обнаруженные у мелких грызунов (и не только у них), а в целом позволяют ближе подойти к пониманию функционально-экологического значения биологического разнообразия на разных уровнях организации экологических систем.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”, гранта Президента РФ по поддержке научных школ (НШ-1022.2-2008.4), а также РФФИ (грант 08-04-01028-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
Большаков В.Н. Изучение и сохранение биологического разнообразия горных регионов // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы: Мат-лы Междунар. конф. “Юбилейные чтения, по-

свящ. 170-летию ЗИН РАН”. М.; СПб.: КМК, 2004. С. 51–57.
Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
Горшков В.Г. Пределы устойчивости окружающей среды // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301. № 4. С. 1015–1019.
Горшков В.Г., Кондратьев К.Я. Принцип Ле-Шателье применительно к биосфере // Экология. 1990. № 1. С. 7–16.
Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
Добринская Л.А., Следь Т.В. Рост мальков карпа в экспериментальных условиях // Экология. 1974. № 6. С. 62–68.
Дольник В.Р. Энергетический обмен и эволюция животных // Усп. совр. биол. 1968. Вып. 66. С. 276–293.
Дольник В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных: физические основы соотношения между ними // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 805–815.
Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. 360 с.
Калабухов Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 6. С. 417–434.
Корытин Н.С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц // Экология. 1983. № 2. С. 79–81.
Корытин Н.С., Кряжмский Ф.В., Бененсон И.Е. Исследование динамики эксплуатируемой популяции обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) на математической модели // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 1. С. 60–71.
Кряжмский Ф.В. Энергетический обмен и дифференциация животных по размерам тела // Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 3–10.
Кряжмский Ф.В. Факторы среды и оптимальная регуляция бюджетов времени и энергии у гомойотермных животных // Экологическая энергетика животных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 5–33.
Кряжмский Ф.В. Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 4. С. 481–490.
Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М. Внутривидовая регуляция роста полевок-экономок в естественных условиях // Экология. 1983. № 5. С. 69–74.
Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Институт компьютерных исследований, 2002. 656 с.
Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.
Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991. С. 93–108.
Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной дина-

- мике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 151 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Beachem T.D. Size and growth characteristics of dispersing voles, *Microtus townsendii* // Oecologia. 1979. V. 42. № 1. P. 1–10.
- Bolshakov V.N., Kryazhimski F.V. Ecology of Populations and Communities // Our Fragile World. Challenges and Opportunities for Sustainable Development. Vol. 2. Oxford: EOLSS Publishing Co, 2001. P. 1313–1326.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38. № 1. P. 99–113.
- Holling C.S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation // Mem. Entomol. Soc. Canada. 1965. № 45. 60 p.
- Houston A.I., McNamara J. The effect of environmental variability on growth // Oikos. 1990. V. 59. № 1. P. 15–20.
- Huxley J. Problems of relative growth. L.: Methuen, 1932. 276 p.
- Kleiber M. Body size and metabolism // Hilgardia. 1932. № 6. P. 315–353.
- Kleiber M. The Fire of Life: an Introduction to Animal Energetics. N.Y. – L.: Wiley & Sons, 1961. 454 p.
- Kleiber M. Metabolic body size // Energy metabolism. L. – N.Y.: Academic Press, 1965. P. 427–435.
- Krebs C.J. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation // Can. J. Zool. 1978. V. 56. № 12. P. 2463–2480.
- Lovelock E. Gaia: A New Look at the Life on Earth. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1979. 157 p.
- Malthus T.R. An Essay on the Principle of Population. L.: J. Johnson, 1798. 452 p.
- Peters R.H. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. 329 p.
- Poczopko P. Metabolic rate and body size relationships in adult and growing homeotherms // Acta theriol. 1979. V. 24. № 12. P. 125–136.
- Pyke G.H. The economics of territory size and time budgets in the golden-winged sunbird // Amer. Natur. 1979. V. 114. № 2. P. 131–145.
- Rubner M. Über den Einfluss der Körpergröße auf Stoffund Kraftwechsel // Z. Biol. 1883. Bd 19. S. 535–562.
- Stephens D.W., Krebs J.R. Foraging Theory. N.Y.: Princeton Univ. Press, 1986. 247 p.