

УДК 574.34 : 599.323

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО НАСЕЛЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК

© 2010 г. Н. Л. Добринский

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

E-mail: dobrin@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 16.11.2009 г.

На основе 25-летних мониторинговых исследований разработан локальный подход к исследованию пространственно-временной динамики населения грызунов. Рассмотрены основные процессы формирования структуры населения грызунов в гетерогенной среде обитания, опираясь на экспериментально полученные в природных условиях количественные оценки. Обоснована возможность выделения в масштабе реального времени элементарных хорологических ячеек видового населения. Установлено, что продолжительность полных завершённых циклов их жизнедеятельности у модельного вида грызунов, как правило, не превышает 18 мес. С новых позиций показана стратегия функционирования населения у видов с коротким жизненным циклом особей.

Ключевые слова: популяция, видовое население, грызуны, циклы численности, элементарные ячейки населения.

В настоящее время видовое население животных традиционно рассматривается в свете представлений о популяции и популяционной структуре вида, причем в рамках эволюционной парадигмы неodarвинизма принято понятие популяции как элементарной единицы эволюции (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1974; Шварц, 1980; Васильев, Большаков, 1994 и др.). В то же время в другой не менее важной области исследования видового населения, которая охватывает масштаб реального времени (в противовес эволюционному измерению), до сих пор недостаточно разработаны научные основы и исходные принципы его организации. Характерные времена существования популяции как элементарной эволюционной единицы, с одной стороны, и как системы реально существующих пространственных группировок — элементарных территориальных поселений, с другой, принципиально различны. При изучении пространственной структуры видового населения в масштабе реального времени, с нашей точки зрения, необходимо использовать элементарный принцип классификации биохорологических единиц (Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966). Конкретное население любого вида всегда и везде существует в масштабе реального времени (в прошлом его уже нет, а в будущем еще нет), поэтому имеет смысл продолжить поиск исходных базовых форм организации и функционирования видового населения, опираясь на принцип элементарности (в понимании Н.В. Тимофеева-Ресовского) как “дальнейшей неделимости без потери прежних свойств”.

В настоящей работе приведены результаты многолетних экспериментальных исследований динамики населения грызунов в условиях южной тайги на Среднем Урале исходя из представлений о существовании элементарной хорологической структуры локального видового населения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для работы послужили 25-летние мониторинговые исследования динамики населения грызунов на Среднем Урале. В состав первичного полевого материала входят как материалы по безвозвратному изъятию животных на стандартных учетных линиях, так и данные по мечению и повторным отловам грызунов на стационарных неогороженных площадках размером от 0.5 до 1.5 га. Применяли метод мечения Н.П. Наумова (1951), который обеспечивает получение наиболее точных и детальных результатов при интенсивной работе с населением грызунов на относительно небольших территориях. Для многократного отлова живых зверьков использовали деревянные ящичные ловушки с качающимся трапом, которые в течение всего периода исследований находились в углах квадратной сетки со стороной 8 м. Отловы проводили сериями по 4–5 сут с двумя проверками — утром и вечером. Ежегодно проводили от 2 до 5 серий отловов с апреля по декабрь. В промежутках между сериями приманку и дополнительную подкормку не применяли, задние крышки всех живоловок оставляли открытыми, а все ловушки накрывали специально

изготовленными крышками для защиты от атмосферных осадков.

На контролируемых территориях зафиксированы поселения рыжей, красной, красно-серой полевки, обыкновенной полевки, полевки-экономки и двух видов мышей. У всех перечисленных видов обнаружены сходные закономерности формирования и функционирования населения. Поэтому в качестве основного модельного объекта в данной работе представлен один наиболее многочисленный вид – рыжая полевка. За период с 1983 по 2008 г. включительно только на стационарных площадках было отловлено и помечено более 3200 полевки модельного вида и зафиксировано более 12000 заходов рыжих полевки в ловушки.

Для статистического анализа учетных данных применяли стохастический метод Джолли-Зебера (Jolly, 1965; Seber, 1965), который основан на вероятностном подходе. Кроме того, использовали и наиболее полные учетные данные тотальных отловов, которые соответствуют абсолютной численности полевки на контролируемой территории в определенные промежутки времени. На наш взгляд, это оправдано потому, что при правильном проведении отловов с соблюдением необходимых требований методики за 4–5 сут в ловушки попадают практически все оседлые и регулярно посещающие площадки грызуны. Поэтому анализ результатов охватывает всю реально существующую совокупность особей, населяющих в данный период учетную площадь.

С осени 1983 г. до лета 1985 г. на Среднем Урале в Шалинском районе Свердловской области были проведены круглогодичные непрерывные полевые эксперименты с использованием подкормки. Одна из двух равных площадок размером 1 га служила контролем. На второй, расположенной на удалении 0,7 км в сходном биотопе, были размещены 100 кормушек оригинальной конструкции, куда помещали овес. Таким образом, подкормка была надежно защищена от атмосферных осадков и доступна только мышевидным грызунам. Всего за период проведения постановочных экспериментов в природе было использовано 300 кг подкормки.

Поскольку отловы животных проводили во все сезоны года, на каждой площадке в точках отлова устанавливали вертикальные цилиндры из водостойкого картона диаметром 80 см и высотой 120 см. Сверху их закрывали металлическими крышками. В зимний период для защиты от снега ловушки устанавливали внутрь цилиндров на поверхность почвы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полевки являются наиболее ярко выраженными эфемерами и г-“стратегами” (MacArthur, Wilson, 1967; Stearns, 1992) среди млекопитающих. Поэтому главная особенность функционирования

их населения заключается в том, что составляющие его особи стремятся на основе наличных ресурсов среды как можно более полно реализовать репродуктивный потенциал в короткие сезоны размножения для компенсации высокой смертности и обеспечения переживания зимних сезонов в состоянии репродуктивной паузы. В эти относительно более длительные периоды происходит только массовая гибель особей без пополнения населения. В результате к началу следующего сезона размножения население оказывается сосредоточенным в относительно небольших дискретных “станциях переживания” (Наумов, 1948). Так формируются своеобразные элементарные агрегации взрослого населения (Наумов, 1965, 1971; Шварц, 1960), которые, по всей вероятности, играют ключевую роль в обеспечении жизнедеятельности населения грызунов.

Нами была выдвинута следующая гипотеза: элементарные агрегации перезимовавших особей могут иметь размер не более 1 га, а главная роль в их формировании принадлежит трофическому фактору. В результате проведения полевых экспериментов с подкормкой эта гипотеза неоднократно подтвердилась (Добринский и др., 1988; Добринский, 1990). Два года подряд на экспериментальной площадке (1 га) в условиях глубокой депрессии численности, наблюдавшейся на окружающей территории, нормально функционировал самостоятельный “островок” населения полевки с достаточно высокой локальной численностью особей (рис. 1), причем его обособленность сохранялась даже в летнее время, так как в окрестностях в весенние периоды не было других скоплений половозрелых особей. Когда таковые имеются в достаточном количестве, сеголетки из разных “станций переживания” во время сезонов размножения, как правило, смешиваются между собой, образуя в разной степени неравномерный континуум населения. Однако к началу каждого следующего сезона размножения население грызунов вновь концентрируется в дискретно расположенных территориальных ячейках, т.е. там, где достаточно для выживания зимой кормовых ресурсов. В гетерогенных условиях среды обитания такие ячейки всегда образуют сложную мозаику. Причем неизбежная ежегодная динамика своеобразной “биогеоценотической матрицы” среды приводит к существенному изменению размеров, формы и расположения отдельных ячеек и их комбинаций. Неизменным остается только одно – из года в год к началу размножения население концентрируется в отдельных очагах, которые всегда образуются там, где имеется достаточная кормообеспеченность. На остальной территории происходит массовая, чаще всего поголовная гибель животных в длительные осенне-зимние периоды. Поэто-

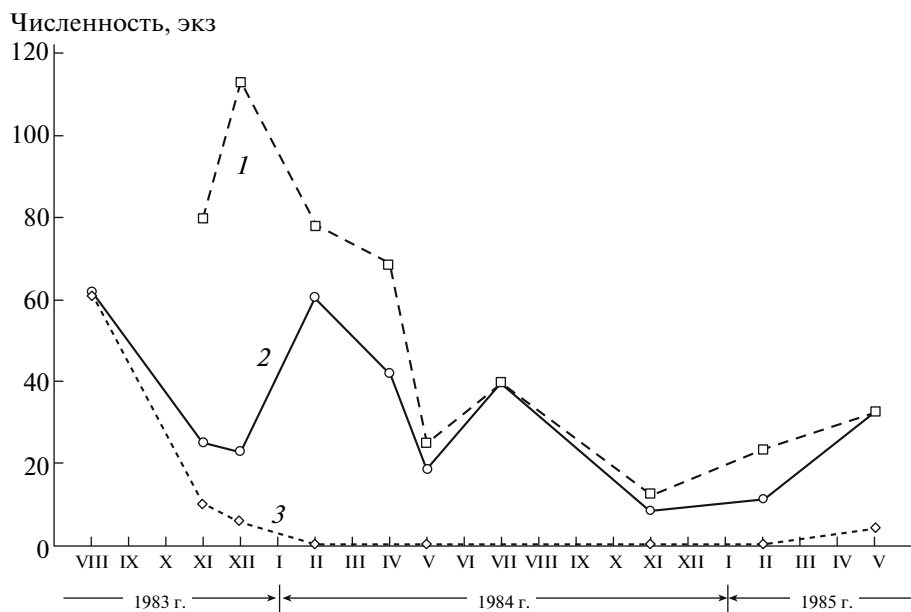


Рис. 1. Динамика численности рыжей полевки на экспериментальной (0.5 га) и контрольной (0.5 га) площадках мечения в Шалинском районе Свердловской области (Средний Урал). 1–3 – численность: 1 – по методу Джолли-Зебера (опыт); 2 – абсолютная (опыт); 3 – абсолютная (контроль).

му “эстафету” жизни следующим поколениям передают именно особи из полностью сформированных к весне элементарных территориальных ячеек. Более подробно закономерности формирования и функционирования ячеек населения рассмотрены в отдельной работе (Добринский, 2007).

Грызуны отличаются малыми размерами тела и в связи с этим у них ограничена способность к дальним перемещениям. Поэтому и элементарные ячейки их населения тоже оказываются небольшими – от одного до нескольких гектаров. Это является необходимым условием для того, чтобы каждая из них функционировала как единое целое на основе тесного взаимодействия особей.

Дальнейшие исследования (после прекращения в 1985 г. подкормки) показали, что вслед за катастрофическим ветровалом леса в 1995 г. в районе исследований на Среднем Урале в результате спонтанного крупномасштабного, теперь уже самопроизвольного “природного эксперимента”, кормообеспеченность местообитаний полевков во второй раз существенно превысила максимально возможные в обычных условиях показатели. Одновременно в возникших вывалах леса кардинально улучшились и защитные условия за счет многократного увеличения количества доступных грызунам убежищ. Взаимодействие этих двух ведущих факторов среды привело к сочетанному эффекту, по сути сходному с рассмотренным выше, но выражен он в последнем случае был значительно сильнее. Вероятно, поэтому можно констатировать проявление феномена синергизма (Добринский, 2005).

Как результат одновременного действия двух ведущих экологических факторов особенно важно то, что население грызунов перешло на особый режим функционирования без значительных многолетних колебаний итоговой летней численности. Достаточно наглядно этот эффект может быть продемонстрирован на примере данных, полученных в период с 1998 по 2004 г. Показатели абсолютной численности полевков после завершения размножения были нетипично выровненными и уложились в интервал от 63 до 69 экз. на площадке мечения 0.5 га (рис. 2). Только в 2002 г. зафиксирован относительно низкий показатель послерепродукционной численности (25 экз.). В обычных условиях он соответствует среднему уровню плотности населения грызунов – 50 экз. в пересчете на 1 га. Произошло это из-за более позднего проведения отловов в 2002 г. Поэтому выпадающий из общего ряда показатель не включен в дальнейший анализ. После его исключения средняя по 6 годам абсолютная численность рыжей полевки составила 66.7 ± 0.8 экз., т.е. существенных многолетних колебаний послерепродукционной численности рыжих полевков не зафиксировано.

После катастрофического вывала леса сохранившиеся климаксные таежные биогеоценозы со стабильной “экологической ёмкостью” среды и расположенные на их территории площадки мечения оказались в окружении коренным образом трансформированных и очень благоприятных для грызунов “донорных” (Hansson, 1977; Садыков, Бененсон, 1992) местообитаний. Независимо от специфических условий отдельных лет грызуны

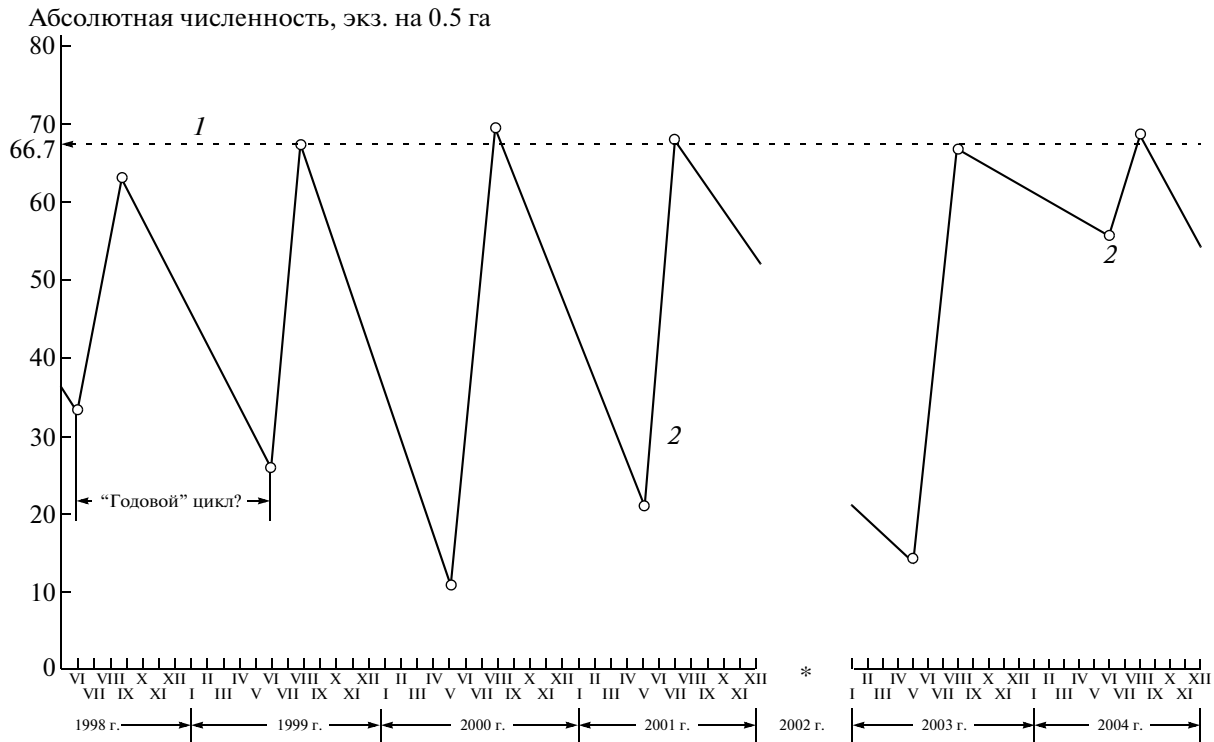


Рис. 2. Традиционное графическое представление данных по динамике численности грызунов на примере результатов серий отловов рыжих полевков в пределах площадки мечения (0.5 га) на Среднем Урале. 1 – уровень средней численности (включая перезимовавших и сеголеток) рыжей полевки за 6 лет учетов (66.7 экз/0.5 га); 2 – кривая динамики численности населения рыжей полевки; * – данные за 2002 г. исключены (пояснения см. в тексте).

из года в год к концу лета полностью заполняли доступную “емкость среды” на контролируемых участках. С позиции предлагаемого нами подхода можно сказать, что на их территории формировались и длительное время существовали жизнеспособные, насыщенные и полноценные в функциональном отношении надорганизменные биологические системы открытого типа (первичные базисные ячейки населения), способные при необходимости и к самостоятельному независимому существованию.

Как уже упоминалось выше, ведущий принцип функционирования населения грызунов сводится к тому, чтобы за относительно короткие сезоны размножения на основе наличных ресурсов среды как можно более полно реализовать репродуктивный потенциал для компенсации убыли населения в значительно более длительные зимние периоды. В результате интегральная кривая динамики численности, в нашем случае рыжей полевки, приобретает характерную волнообразную конфигурацию, которая графически представлена на рис. 2. Следует подчеркнуть, что точки перегиба линии строго соответствуют количественным данным с площадки мечения грызунов. Конфигурация интегральной кривой не только отражает естественные, так называемые сезонные колебания численности животных, но ее тра-

ектория всегда имеет регулярные периодические подъемы и снижения. Каждую весну линия начинается более или менее круто подниматься и примерно за 4 мес. достигает своего предела, а затем более полого снижается за период около 8 мес. до относительно низкого уровня. Иными словами, всегда реализуются так называемые “годовые” циклы, или регулярные “сезонные колебания” численности полевков (Жигальский, Кшняев, 2003), в рамках приблизительно 12-месячных отрезков времени. Вторая половина нисходящих ветвей кривой динамики численности на рис. 2 отражает убыль перезимовавших животных, а непосредственно следующие за ними восходящие ветви демонстрируют прибыль сеголеток. Поэтому формально получается, что перезимовавшие особи включаются в группу сеголеток. Другими словами, в содержательном смысле традиционного графического представления динамики численности заложено не явное противоречие.

В то же время можно предложить иную периодизацию исходя из строгого определения цикла, принципа кругооборота циклов численности и вклада в размножение разных структурно-функциональных групп населения полевков (перезимовавшие, размножавшиеся и не размножавшиеся сеголетки). На наш взгляд, это оправдано, так как, по данным Г.В. Оленева (1991, 2002) и нашим

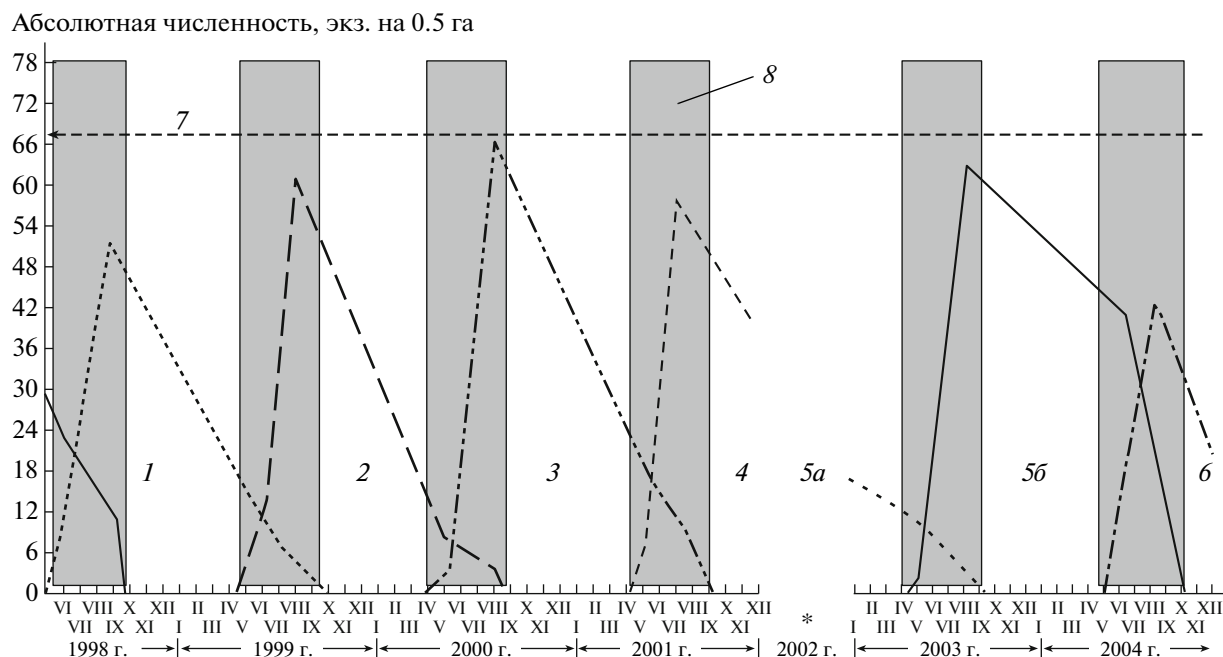


Рис. 3. Предлагаемая графическая интерпретация циклов численности грызунов на примере многолетних данных по отловам рыжих полевков на площадке мечения (0.5 га) на Среднем Урале:

1 – динамика численности ТЭС 1998 г. зарождения; 2 – то же, 1999 г.; 3 – то же, 2000 г.; 4 – то же, 2001 г.; 5а – часть нисходящей ветви кривой динамики численности ТЭС 2002 г. зарождения; 5б – динамика численности ТЭС 2003 г. зарождения; 6 – то же, 2004 г.; 7 – уровень средней численности (включая перезимовавших и сеголеток) рыжей полевки за 6 лет учетов (66.7 экз/0.5 га) за исключением данных 2002 г. (см. пояснения в тексте); 8 – переходные периоды.

многолетним наблюдениям, в составе населения полевков всегда значительная доля особей имеет продолжительность жизни, которая на 1.5–4.5 мес. превышает годовой рубеж. Очевидно, что жизненные циклы отдельных особей не могут быть более продолжительными по сравнению с циклами надорганизменных систем – популяционных группировок, в состав которых они входят. Решить эту задачу можно следующим образом.

Нисходящие ветви волнообразной кривой динамики численности полевков имеет смысл опустить до нулевых отметок, поскольку отход перезимовавших животных и после начала сезона размножения продолжается также интенсивно в течение всего лета. Вместе с тем все восходящие ветви кривой тоже следует начинать с нулевых значений, так как до начала размножения в составе населения сеголеток нет. Графически это представлено на рис. 3, который выполнен на основе строго количественных данных с площадки мечения.

После таких преобразований в картине динамических процессов обновления населения грызунов удастся выделить новые содержательные аспекты. Прежде всего появляется возможность отчетливо выделить особые переходные периоды, когда в составе населения присутствуют и перезимовавшие полевки, и их потомство – сеголетки. Это время интенсивной передачи наследственного материала следующим поколениям. Кроме того, в

эти периоды через непосредственные контакты и поведенческие стереотипы возможна передача новым поколениям важной дополнительной информации, которая генетическим путем не наследуется. После завершения переходных периодов каждый год продолжается формирование новых, хотя и преемственных, но не полностью тождественных предыдущим локальных группировок – надорганизменных систем. В их составе больше нет полевков прошлого года рождения, т.е. они на 100% состоят из новых особей, а значит, обладают и новыми свойствами. Каждое такое новое небольшое по размерам поселение в силу локальной (от 0.5 га до нескольких) гетерогенности (мозаичности) природных ландшафтов приобретает уникальные по многим параметрам свойства, которые отличают его от всех других окружающих элементарных поселений. Более того, поскольку экологические условия любого года своеобразны и неповторимы, то и вновь образующееся локальное население грызунов каждый год приобретает специфические местные свойства, которые отличают его от всех предыдущих и всех последующих элементарных группировок. Возможно, этому способствует то, что все основные развитые онтогенетические процессы у животных из каждой новой ячейки конкретного года протекают в уникальных условиях среды.

Наконец, полный цикл жизнедеятельности элементарных хорологических структур грызунов с позиции развиваемого нами подхода составляет уже не один год и не несколько лет, а целиком укладывается в промежуток времени от 16 до 18 мес. Другими словами, полностью завершённый цикл всегда существенно больше года, но в то же время практически никогда не превышает 1.5-летний рубеж, что согласуется с данными Г.В. Оленева (2004). Поэтому внешне выглядящие непрерывными “волны жизни” (Четвериков, 1905) у грызунов при более детальном рассмотрении оказываются состоящими из частично перекрывающихся дискретных “всплесков”, каждый из которых в отдельности все же имеет и непрерывную волновую составляющую.

Таким образом, локальному пространственно-масштабу элементарных ячеек населения грызунов соответствует и адекватный временной интервал их жизнедеятельности. Отсюда следует вывод о том, что фундаментальные различия на организменном уровне между видами с г- и К-стратегиями жизненных циклов особей могут сохраняться и на популяционном уровне.

На наш взгляд, приведенные выше основополагающие свойства первичных структурных единиц населения позволяют рассматривать их в качестве основы для комплексного экологического процесса поддержания необходимой численности населения вида на локальном уровне в масштабе реального времени. Поэтому для обозначения элементарных агрегаций, являющихся структурными единицами видового населения в реальном времени, требуется специальный термин. Мы считаем, в этом есть необходимость, так как ни одно из достаточно широко известных определений или понятий биосистем популяционного уровня не охватывает всего многообразия свойств первичных хорологических элементов населения вида и в должной мере не соответствует их содержанию и/или статусу. Кроме того, в классических понятиях популяционного уровня не всегда достаточно четко прописаны критерии для их надежного и объективного выделения в реально существующих биогеоценозах. В связи с этим необходимо особо подчеркнуть, что целью автора не является изобретение очередного нового термина в дополнение к длинному ряду уже существующих. Новизна предлагаемого подхода заключается в обратном. Суть его состоит в попытке корректного синтеза всех достаточно широко известных определений биологических систем, которые относятся к элементарному уровню организации видового населения. В результате такого синтеза сделан вывод о том, что в рамках элементарного уровня организации видового населения (на наш взгляд, вполне обоснованно) для масштаба реального времени возможно и достаточно предложить одно обобщенное понятие.

Предлагаемый автором обобщающий термин нацелен на непротиворечивое объединение всех соответствующих данному уровню понятий. В наиболее сжатом и строгом виде определение объединительного термина может быть сформулировано следующим образом:

Элементарная хорологическая структурная единица — хорус — целостная, далее неделимая (и/или не делящаяся без потери основополагающих качеств) территориально-пространственная ячейка населения вида, наделенная функциональным единством, генетическим своеобразием и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений.

Термины “дем”, “мерус”, “микрораспуляция”, “парцелла”, а также “локальная популяция” (“local population” — Hanski, 1996; Hanski, Gaggiotti, 2004) характеризуют иные аспекты надорганизменного уровня жизни. В качестве синонимических замен понятия хорус (элементарной хорологической структурной единицы видового населения) можно рекомендовать термин демион или следующие словосочетания: *территориальная (пространственная) элементарная структура (ТЭС) и территориальная (пространственная) элементарная ячейка (ТЭЯ).*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Синтез различных точек зрения на понятие популяции возможен в рамках объединительной концепции. В составе видового населения в масштабе реального времени базовое значение имеет элементарная хорологическая структурно-функциональная единица — хорус, или *территориальная элементарная ячейка (ТЭЯ)*. Можно полагать, что фундаментальные различия на организменном уровне между видами с г- и К-стратегиями жизненных циклов особей могут сохраняться и на более высоком популяционном уровне. Поэтому исходные формы самоорганизации населения млекопитающих с короткими жизненными циклами отдельных животных тоже имеют короткие и строго определенные циклы функционирования, т.е. подчиняются г-стратегии.

Из существования территориальных элементарных ячеек населения вытекает еще одно важное следствие. В природе естественный отбор может осуществляться не только на уровне отдельных особей и их групп, но и на уровне элементарных хорологических единиц населения — хорусов. Поскольку формирование таких элементарных ячеек в природе происходит на основе самоорганизации, то можно сделать вывод о том, что необходимую селекционную работу выполняют сами животные, которые активно взаимодействуют между собой в составе целостных и достаточно автономных ячеек населения. Другими словами, в этом случае правомерно говорить о явлении самоотбора (автоселекции) или о том, что активной

действующей “силой” естественной селекции являются сами особи, объединенные в тесное функциональное единство на элементарном уровне.

В случае искусственного отбора люди обеспечивают объекты селекции (сосредоточенные в составе искусственно сформированных элементарных ячеек населения) кормом и необходимыми укрытиями. Концентрация подходящего селекционного материала на локальном уровне является необходимым условием для эффективной работы селекционеров. При естественном отборе животные самостоятельно образуют элементарные ячейки только там, где для этого есть необходимые трофические ресурсы и защитные условия среды. Не вошедшие в состав элементарных хорологических структур менее “приспособленные” (менее жизнеспособные) особи оказываются в худших условиях и гибнут в первую очередь от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды. В то же время на животных из ячеек влияние неблагоприятных условий среды не столь сильно и смертность среди них значительно ниже. Поскольку большинство “приспособленного” (жизнеспособного) населения всегда концентрируется в составе элементарных хорологических структурных единиц (хорусов), то генетический материал именно этих особей составляет основу и в массовом количестве передается дальше по “эстафете” поколений. В данном случае происходит, вероятно, именно так называемый “дифференциальный вклад генетического материала в следующие поколения” (Fisher, 1930). Таким образом, понятие элементарной хорологической структурно-функциональной единицы видовой популяции применимо и для дальнейшего развития представлений о способах реализации естественного отбора на популяционном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г., Большаков В.Н.* Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // *Экология*. 1994. № 3. С. 4–15.
- Добринский Н.Л., Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М.* Зависимость динамики населения лесных полевков от кормообеспеченности (результаты полевых экспериментов) // *Грызуны*. Нальчик, 1988. Т. 2. С. 80–81.
- Добринский Н.Л.* Экспериментальное изучение роли кормового фактора в формировании структуры населения и динамике численности полевков рода *Clethrionomys*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1990. 26 с.
- Добринский Н.Л.* Особенности динамики численности полевков после катастрофического ветровала леса на Среднем Урале // *Млекопитающие горных территорий*: Мат-лы междунар. совещ. М.: КМК, 2005. С. 57–61.
- Добринский Н.Л.* Трофический фактор и динамика численности лесных полевков в условиях низкогорного ландшафта на Среднем Урале // *Млекопитающие горных территорий*: Мат-лы междунар. совещ. М.: КМК, 2007. С. 101–107.
- Жигальский О.А., Кишняев И.А.* Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // *Экология*. 2003. № 5. С. 383–390.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 343 с.
- Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
- Наумов Н.П.* Новый метод изучения экологии лесных грызунов // *Фауна и экология грызунов*. Материалы по грызунам. М.: МОИП, 1951. Вып. 4. С. 3–21.
- Наумов Н.П.* Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // *Журн. общ. биол.* 1965. Т. 26. № 6. С. 625–633.
- Наумов Н.П.* Пространственная структура вида млекопитающих // *Зоол. журн.* 1971. Т. 50. № 7. С. 965–980.
- Оленев Г.В.* Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // *Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии*. М., 1991. С. 92–108.
- Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // *Экология*. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В.* Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 47 с.
- Садыков О.Ф., Бененсон И.Е.* Динамика численности мелких млекопитающих. Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н.* Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1966. Вып. 1. С. 123–132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В.* Микроэволюция. М.: Знание, 1974. 64 с.
- Четвериков С.С.* Волны жизни (из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.) // *Дневн. зоол. отд. Импер. о-ва любителей естеств. и этногр. Московско-го ун-та*. 1905. Т. 3. № 6. С. 106–110.
- Шварц С.С.* Принципы и методы современной экологии животных // *Докл. на философском семинаре по вопросам биологии*. Свердловск: УФАН СССР, 1960. 51 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Fisher R.A.* The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Hanski I.* Metapopulation ecology // *Population Dynamics in Ecological Space and Time*. Chicago: Univ. Chicago Press, 1996. P. 13–43.
- Hanski I., Gaggiotti O.* Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. San Diego: Elsevier Acad. Press, 2004. 696 p.
- Hansson L.* Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes // *Oikos*. 1977. V. 29. P. 539–544.
- Jolly G.M.* Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration — stochastic model // *Biometrika*. 1965. V. 52. P. 225–247.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Seber G.A.* A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. 1965. V. 52. P. 249–259.
- Stearns S.C.* The evolution of life histories. New York: Oxford Univ. Press, 1992. 456 p.