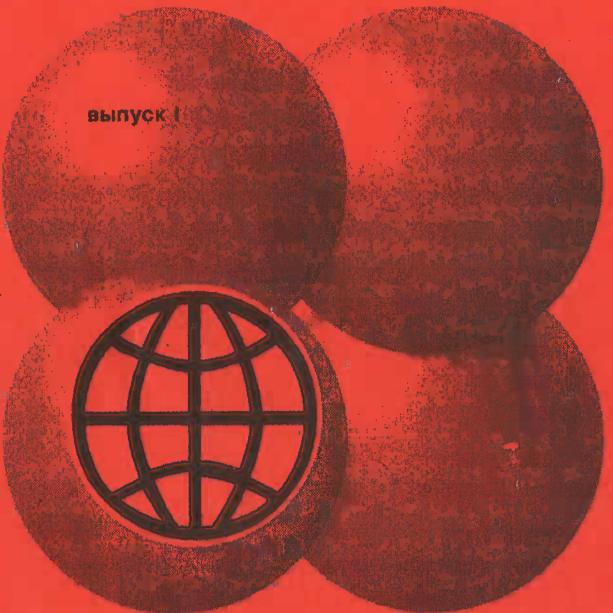


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ



СЕРИЯ
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
В ИЛЬМЕНСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ
ЗАПОВЕДНИКЕ

Миасс 1994

УДК 577.4+470.55:502.72

Экологические исследования в Ильменском государственном заповеднике: Сборник статей. — Миасс: ИГЗ, 1994.

Сборник посвящен экологическим исследованиям, проводившимся в Ильменском заповеднике в последние годы. В энтомологических статьях подводятся итоги многолетних стационарных наблюдений за популяциями полиморфных видов насекомых, анализируется стратиграфическая структура комплекса беспозвоночных травостоя, приведены сведения о редких жукокрылых.

Несколько статей посвящены экологии птиц, лесной мыши, речного бобра в условиях Ильменских гор, подводятся итоги почти столетних ихтиологических исследований на озерах заповедника, дан анализ возможностей применения различных методов зимних учетов охотниче-промышленных животных.

В двух ботанических статьях рассматривается высшая водная растительность заповедных озер и синантропная растительность заповедника. Завершает сборник статья по геохимической оценке состояния территории г. Миасса и его окрестностей.

Сборник рассчитан на научных работников и аспирантов.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **А.В. Лагунов**

Рецензент
Кандидат биологических наук **В.Д. Захаров**

ISBN 5-7691-0485-6

21002 - 134(94) ПВ1994
8П6(03) - 1444

© ИГЗ УрО РАН, 1994

РОЛЬ МЕТЕОУСЛОВИЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСНОЙ МЫШИ В ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЭТОГО ВИДА В ИЛЬМЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

В условиях возрастающего антропогенного пресса (в разных его аспектах) очевидна необходимость создания системы экологического мониторинга на заповедных территориях и всестороннего изучения эталонных фаунистических комплексов (и их компонентов) с целью установления закономерностей их функционирования, прогнозирования, создания теории экологических основ охраны природных ресурсов, решения задач экологической оптимизации природопользования [7, 15, 20]. При этом немаловажное значение имеют исследования, касающиеся не только фоновых видов, входящих в биоценотическое ядро, но и видов-сателлитов, определяющих устойчивость всей системы.

В настоящей работе мы приводим результаты многолетних (1979 — 1987 г.г.) наблюдений за динамикой численности лесной мыши, оцениваем роль метеорологических факторов в этой динамике, а также характеризуем особенности пространственной структуры популяции этого вида на территории Ильменского государственного заповедника (северная часть). Автор выражает признательность к. б. н. Оленину Г.В. за организацию и помошь при сборе полевого материала, а также за предоставленные данные по 1979 году.

Учет животных проводили методом ловушко-линий в двух типах, характерных для этого вида биотопов: «сухих» (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвопокровного липника) и «влажных» (ольхово-черемуховые заросли по берегам небольших лесных речек). Параллельно в сухом типе биотопов применяли метод мечения с повторными отловами (площадь участка 1.5 га). Всего за период исследований отработано 32869 ловушко-суток и отловлено на давилки 682 лесных мыши, помечено 282 экземпляра этого вида.

Наши материалы и литературные сведения за последние 60 лет о численности лесной мыши в Ильменах свидетельствуют о значительных ее флуктуациях. Этот вид отмечался как в первом описании фауны млекопитающих заповедника [4], так и при последующих детальных исследованиях экспедиции Е.С. Данини [2] и в инвентаризационном списке млекопитающих С.Л. Ушкова [18]. По данным этих авторов лесная мышь была широко распространена по всей территории заповедника и занимала обычно второе по численности место среди мышевидных. Как свидетельствуют материалы, полученные Е.С. Данини, З.С. Володиной, В.Г. Котлековым в 1937 году, наиболее часто этот вид встречался в березовых лесах равнинной части заповедника (36.7 %) и в меньшем количестве в заболоченных и горных лесах (13.2 — 16 %). В конце 50-х и в 60-е годы территория заповедника была включена в зону многолетних наблюдений Челябинской ОблСЭС. (Сведения по численности грызунов за этот период были любезно предоставлены начальником Отдела особо опасных инфекций Челябинской ОблСЭС Октябрем Андреевичем Левошиным). В 1959 — 1960 г.г. сотрудниками СЭС лесная мышь не отмечалась. В 1959 — 1963 г.г. и в 1969 г. отловы грызунов (в том числе сезонные) в районе озер Больцой и Малый Ишкуль, речек Черная и Темир-Елга (то есть непосредственно на участках наших последующих исследований) показали очень незначительную долю лесных мышей в выборках. Лишь в 1961 г. осенью была зафиксирована численность 6 экз./100 лов. — суток. В 70-х годах последующими исследователями (Н.С. Гашев, Г.В. Оленев) высокая численность этого вида никогда не отмечалась. Проводившиеся в 80-е годы параллельно с нашими исследованиями учеты численности мышевидных в центральной части заповедника свидетельствуют об обычно второстепенном уровне численности лесных мышей [8]. По нашим данным среди всех мышебордных грызунов стабильно доминирует в отловах рыжая полевка, составляя в разные годы от 25 до 93 % выборок. Здесь это фоновый вид [9]. Лесная мышь обычно выступает в качестве субдоминанта, лишь в некоторые годы (единственный раз за девятилетний период наших наблюдений над этой популяцией) достигая сходного с рыжей полевкой уровня численности, становится содоминантом (а в некоторых биотопах даже превышает ее по численности) (рис. 1). Сходное явление кратковременной смены доминирующих видов грызунов (рыжей и пашенной полевок) в Ильменском заповеднике отмечал Н.С. Гашев [1].

В (в разн систем риях и компл мернос теории решен ния [7 ледова в биот щих у

много леннос факто сти п терри верна неву И риала

в двух (смеши ровно по бе типе с вами отраб лесны

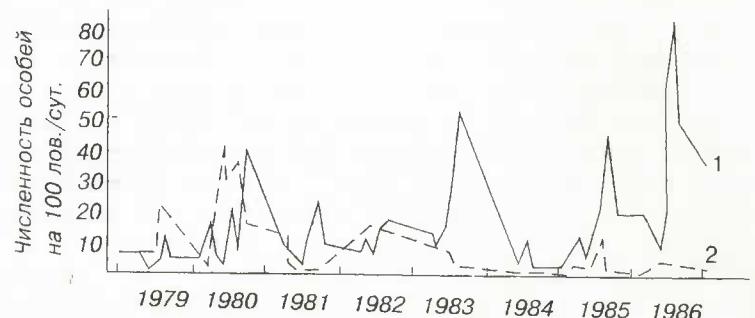


Рис.1. Многолетняя динамика относительной численности рыжей полевки (1) и лесной мыши (2) (на примере сухих биотопов).

Численность лесной мыши очень вариабельна по годам (рис. 2, 4): после многолетней депрессии в 1979 г. она стала нарастать, достигнув к осени 16 особей/га. Доля мышей в общих выборках составила 50 % в сухих и 44 % во влажных биотопах [9]. В 1980 г. численность продолжала увеличиваться, достигнув пика (21.5 особей/га) уже в мае, превысив в сухих биотопах численность рыжей полевки, которая лишь к сентябрю достигла 20 особей/га. В выборках этого года значительная доля приходилась на лесную мышь (71.3 % в сухих и 87.6 % во влажных биотопах). Последующий период характеризовался снижением численности в 1981 г. и небольшим подъемом в 1982 г. до 11.5 — 13.5 особей/га (на сезонном пике численности). Процент мышей в отловах снизился в среднем до 19 — 23 % в сухих и 6.5 — 9 % во влажных биотопах. В 1983 — 1984 г.г. численность была не выше 6.5 особей/га (5 — 17.5 % общего вылова). В 1985 г. наметившееся было восстановление численности популяции сменилось затяжной депрессией 1986 — 1987 г.г., продолжающейся по наблюдениям Г.В. Оленева (устное сообщение) по настоящее время (1988 — 1991 г.г.). За год при ежемесячных отловах в разных типах биотопов попадаются единичные экземпляры этого вида. Итак, период исследований охватывает различные фазы популяционной динамики, включая периоды подъемов чис-

ленности, спада и депрессии. Ритмичных годичных колебаний численности лесных мышей в этом районе, как показывают наши десятилетние исследования, не обнаружено. При этом в период выхода популяции на более высокий уровень численности в 1979 — 1988 г.г. на меченных мышах прослеживается закономерное чередование высокой и низкой весенней численности перезимовавших и соответственно весенних и осенних пиков, а также высокой и низкой численности по годам (в период депрессии это нарушается) (рис. 2). Следует отметить, что общий ход численности, изменения которой оценены разными способами (живоловками — абсолютная численность на участке мечения и давилками — относительная численность в сходных типах биотопов) в целом совпадают (рис. 2, 4).

Плотность населения на участке мечения за период наблюдений изменяется по максимальным годовым показателям примерно в 3 раза (от 6.4 до 21.5 особей/га). Общий размах данных по абсолютной численности достигает десятикратных различий (от 2.1 до 21.5 особей/га) (рис. 2). Таким образом, результаты многолетнего анализа динамики численности этой популяции согласуются с представлениями о том, что для зон низкой численности (в областях пессимума) характерны значительные по размеру, но небольшой частоты и обычно неправильного ритма флюктуации с глубокими длительными депрессиями, редкими и кратковременными подъемами, с типичной для них общей растяженностью цикла [14, 6]. Такой тип динамики обычно называют «лимитируемых» [13].

В последние годы все большее число исследователей придерживается многофакторной теории динамики численности, однако это не исключает возможности выделения в конкретных экологических ситуациях одного или нескольких ведущих факторов, в разных условиях меняющих свою субординацию, будучи подверженными воздействию многих переменных.

В изменениях численности обследуемой популяции лесной мыши большое значение имеют метеорологические факторы, связанные с ландшафтно-климатическими особенностями этой территории. В целом комплекс климатических факторов в районе заповедника не соответствует оптимальности условий для жизнедеятельности этого вида. Характерно, что даже при обычных погодных изменениях в течение нескольких лет численность мышей держится относительно стабильно на низком уровне.

РОЛЬ ДИФ МЫШ В

В (в разные системы риях и комплекснотеории решений [7, ледован в биоценозах уст

В многогодичности фактора пр террито верная неву Г. риала,

в двух (смешан ровног по бертипе б вами (отрабо лесны

Весна и осень в этом регионе обычно характеризуется контрастными сменами тепла и холода с неравномерным распределением осадков. Весной часты возвраты холодов с заморозками (вплоть до июня в разгар вегетации), бурные снеготаяния с последующими обледенениями, неоднократные восстановления снежного покрова; осень — ранние (иногда в конце августа) заморозки, многократные установления снегового покрова с оттепелями и гололедицей, сильные морозы при небольшой высоте снега. Эти погодные явления в начале сезона размножения грызунов могут носить для них катастрофический характер, приводя к увеличению смертности (особенно молодняка), изменению интенсивности размножения и, наряду с плохими внешними условиями в конце сезона размножения, лимитируют продолжительность и эффективность генеративного периода мышевидных, подрывают их кормовую базу, сказываются на условиях добывания пищи и состоянии убежищ. Неблагоприятные сочетания погодных факторов в эти сезоны, влияя прямо и опосредованно, имеют часто ведущее значение в динамике численности лесных мышей. В то время как в оптимуме ареала популяции приобретают некоторую автономность от обычных колебаний факторов среды [12].

Результаты анализа метеорологических данных за 15 лет (Метеорологический ежемесячник, 1976 — 1990 гг.) с учетом многолетних изменений численности лесной мыши дают основание полагать, что важными моментами в жизни изучаемой популяции, во многом определяющими уровень ее численности, являются следующие друг за другом благоприятные погодные условия осени и весны. Такое сочетание последних было отмечено лишь в 1979 — 1980 гг. и совпало с пиком численности, что дает нам право объяснять зафиксированный в 1980 г. пик численности (единственный за весь период наших наблюдений) повышенной выживаемостью молодняка 1979 г. и перезимовавших весной 1980 г.

Действительно, для температурного режима осени 1979 г. были характерны резкие аномалии. С конца августа стояла теплая (даже жаркая) и сухая погода, переход среднесуточной температуры через + 15 С осуществился в сентябре на 15 — 20 дней позже среднемноголетних сроков, устойчивый переход через 0 — также позднее обычного. В конце октября резкое похолодание сопровождалось установлением постоянного достаточно высокого (до 15 см) снежного покрова без последующих оттепелей. Ранняя зима была долгой, умеренно холодной (в январе, однако, морозы достигали местами

— 48 С), малоснежной с резкими колебаниями температуры, приводящими к разрушению, а затем — смерзанию снежного покрова. Весна пришла в среднеклиматические сроки и дружная. Окончательный сход снега и устойчивый переход среднесуточных температур через + 5 С произошел к 15 — 20 апреля (на 5 — 8 дней раньше обычного). В третьей декаде температура достигала + 14 — + 19 С° и более. Май стоял сухой и теплый без заморозков. Таким образом, несмотря на зимние контрастные условия численность поголовья, ушедшего в зиму и перезимовавшего, существенно не изменилась (рис. 2). В зимнее время погодные факторы, очевидно, оказывают слабое воздействие.

В 1981 — 1982 г. наблюдалась сходная ситуация. После необычно теплой и сухой осени в среднеклиматические сроки установился снежный покров. Наступила малоснежная зима с частыми сменами волн тепла и холода при недостаточном количестве осадков. В декабре осадки порой переходили в дождь, сопровождаясь гололедными явлениями и образованием на поверхности снега ледяной корки, что повлекло местами вымерзание озимых на сопредельных территориях. Однако неблагоприятные условия зимы не повлияли на успешную зимовку мышей (рис. 2). Повышенный температурный фон апреля и первой половины мая сменился устойчивым вторжением холодных воздушных масс с заморозками на почве до — 10°C. Подобные по интенсивности заморозки наблюдаются раз в 10 лет. В начале июня поздние сильные снегопады с кратковременным установлением снежного покрова, сопровождающиеся заморозками до — 2°C, а затем бурное снеготаяние окончательно подорвали кормовую базу грызунов и погубили первых сеголеток лесной мыши (потенциальных производителей), что привело к последующему снижению численности (рис. 2).

Благоприятная осень 1985 г. (преимущественно теплая, умеренно сухая, с ровным ходом температуры и ранним устойчивым снеговым покровом), теплая и многоснежная зима, ранняя и дружная теплая весна могли способствовать подъему численности мышей в 1986 г. Все весенние процессы в этом году происходили в ранние сроки. На 5 — 10 дней раньше обычного возобновилась вегетация растений. Сухая ветреная погода способствовала быстрому просыханию и прогреванию почвы. Но продолжительная волна холода в мае с установлением временного (около недели) снежного покрова вызвала временное прекращение вегетации трав и деревьев и привела к гибели первых сеголеток лесной мыши. Низкая

(в раз
систем
риях
компл
мерно
теори
решен
ния [
ледов
в био
щих]

много
ленно
факт
сти
терр
верн
неву
риал

в дв
(сме
ровн
по б
типе
вам
отра
лесн

численность мышей в 1986 г., вялое течение репродукции, подорванная кормовая база, а, возможно, и межвидовые отношения мышевидных в биоценозах [11] повергли популяцию в глубокую депрессию, которая затянулась на несколько лет. Эти годы сопровождались неблагоприятным для грызунов сочетанием метеоэлементов в осенние и весенние периоды.

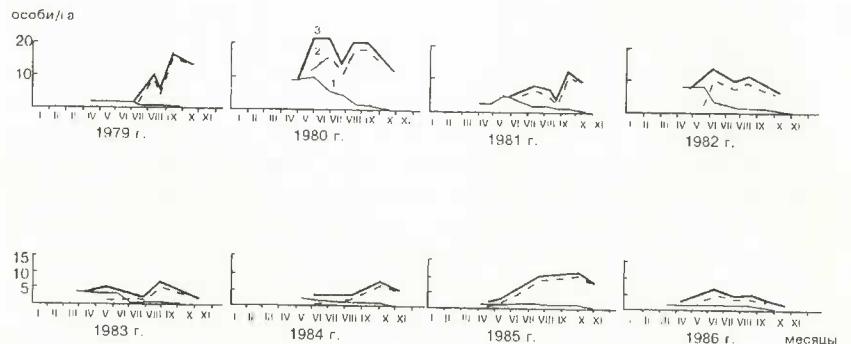


Рис.2. Изменение абсолютной численности основных возрастных категорий в популяции лесной мыши на участке мечения. 1 - перезимовавшие зверьки; 2 - сеголетки; 3 - общая численность зимовавших и сеголеток.

Интересно, что на популяцию совместно обитающей рыжей полевки экстремальные весенние условия 1986 г. пагубно не повлияли. Более того, наблюдался небывалый подъем численности этого вида [17]. Это могло быть связано с высокой численностью и хорошей выживаемостью зверьков, а также несколько более поздним началом размножения, чем у лесной мыши. Майская волна холода застала первые выводки мышей в момент перехода от подсоснового периода к смешанному питанию и выходу из гнезда, что привело к их массовой гибели, а у рыжих полевок в это время детеныши только появились и находились в гнезде.

В беснежный период, летом, изменчивость погодных условий значительно уже [3] и роль метеорологических факторов в регуляции численности снижается. Например, оценка вклада различных факторов, определяющих численность и структуру населения рыжей полевки в Удмуртии, показывает, что в летние месяцы метеорологические и кормовые условия не оказывают влияния на популяционные процессы [5]. Последнее утверждение несправедливо лишь в экстремальных

годы, что бывает достаточно редко, но не может быть исключено. Так, в 1975 г. большинство районов Среднего и Южного Урала было охвачено сильной засухой. По данным Миасской метеостанции (ближайшей к району наших исследований) осадков выпало меньше трети нормы — явление чрезвычайно редкое, произошедшее впервые за 55 лет ее наблюдений. В этом году Г.В. Оленевым [16] в ильменской популяции рыжей полевки отмечались значительные изменения структуры и численности. Очевидно и для находящейся и без того в депрессии популяции лесных мышей этот период не прошел бесследно. Так, в 1976 г. численность всех видов мышевидных была низка, и на участке мечения не было поймано ни одной лесной мыши, лишь единицы их сохранились во влажных биотопах [Оленев, неопубликованные материалы].

Наличие сложного рельефа и многообразие микроклимата, обусловленное условиями экспозиции и увлажнения, пестрота почвенного покрова определяет большую мозаичность растительного покрова этой территории. Разнообразие элементов ландшафта способствует выживанию грызунов даже в самые неблагоприятные по метеоусловиям годы, так как включает ряд участков, которые могут быть использованы ими как «стации переживания» [14]. Особо важное значение приобретает наличие таких стаций в пессимальных условиях обитания. Поэтому при исследовании динамики численности грызунов необходимо учитывать их пространственное распределение с учетом мозаичности, среди и роль различных биотопических группировок (микропопуляций) в формировании структуры популяции, поддержании ее нормального функционирования и общего ритма жизни.

Между двумя типами характерных для нашей местности биотопов (обозначенных как сухие и влажные) имеется ряд существенных отличий по температурному и гидрологическому режиму, специфике защитных условий, обилию и разнообразию кормов. Для лесной мыши как эвритопного с признаками малой специализации вида характерна выраженная сезонная подвижность. В других частях обширного ареала ей свойственна местами резкая сезонная смена стаций в виде интенсивных переселений из биотопа в биотоп. Известно, что с повышением степнотопности к периферии ареала пространственно-временная динамика поселений уменьшается [14]. Вследствие неоптимальности условий обитания лесной мыши в исследуемом районе мы можем наблюдать миграци-

РОЛЬ МЕТДИФФЕМЫШИ ВИДА

В усло
(в разных ег
системы экол
риях и всест
комплексов (и
мерностей их
теории экол
решения зада
ния [7, 15, 20
ледования, ка
в биоценотич
цих устойчив

В нас
многолетних
ленности лес
факторов в э
сти простран
территории [1
верная часть)
неву Г.В. за с
риала, а также

Учет ж
в двух типах
(смешанный
ровного липи
по берегам н
типе биотопо
вами (площад
отработано 32
лесных мыши

онные явления лишь в период высокой численности популяции.

В свете изложенных выше представлений биотопические особенности распределения лесной мыши в Ильменском заповеднике имеют определенное значение в сохранении популяции. Влажные биотопы можно рассматривать в качестве стаций переживания для этого вида. Так замечено, что в период депрессии численности (1983 — 1987 г.г.) мыши в основном приурочены к влажным биотопам (рис. 4), обладающим большей защитностью условий обитания и более богатым кормовыми ресурсами. При значительном повышении численности возможны перестройки пространственной структуры популяции за счет сезонных миграций зверьков (влажные — сухие - влажные биотопы). Так, в год пика численности (1980) дружная весна привела к быстрому освобождению от снежного покрова сухих биотопов, во влажных снег сохранился дольше. Судя по резким изменениям численности в течение краткого периода в сопредельных сухих и влажных биотопах, это повлекло за собой многочисленные миграции перезимовавших зверьков на свободные от снега участки, где они дружно размножались (рис. 3). Во влажных биотопах численность повысилась лишь к концу лета — осени. Поскольку интенсивного размножения на этих участках в весенне-летний период мы не наблюдали, можно считать, что это произошло за счет направленности осенних миграций в сторону зимних стаций во влажных биотопах.

Пользуясь классификацией типов пространственных структур В.Е. Флинта [19] мы полагаем, что в данном случае имеет место, очевидно, промежуточное положение между пульсирующим и инсулярным типами с доминированием последнего: периодически в годы высокой численности мозаичное распределение сменяется на пульсирующий тип. Таким образом, для ильменской популяции лесной мыши характерен инсулярный (частично пульсирующий) тип пространственной структуры.

Немаловажно, что здесь, в условиях экологического пессимума для лесной мыши в некоторых случаях и влажные биотопы теряют роль стаций переживания из-за резких изменений метеорологической обстановки. Так, в 1982 г. кратковременный июньский снежный покров, задержавшийся во влажных биотопах и погубив только что перешедший к самостоятельной жизни молодняк, привел к депрессии численности в этом типе биотопов; биотопическая группировка сухих биотопов в этой ситуации получила преимущество. А например, в

1981 г. в середине мая в результате вторжения активного циклона со значительными снегопадами и последующим похолоданием установился снежевой покров до полуметра. Снег в сухих биотопах сохранялся около недели, а во влажных — еще дольше, что привело к массовой гибели мышей в обоих типах биотопов и, соответственно, падению численности (рис. 4). Кроме того, в периоды интенсивного снеготаяния часть влажных биотопов может оказаться подтопленной и тогда преимущества и основную роль в поддержании численности популяции приобретает биотопическая группировка сухих биотопов.

Не исключено, что низкая численность мышей в обследуемом районе в определенной степени обусловлена нестабильностью и ненадежностью стаций переживания. Таким образом, биотопическая (пространственная) дифференциация популяции лесной мыши повышает ее адаптированность

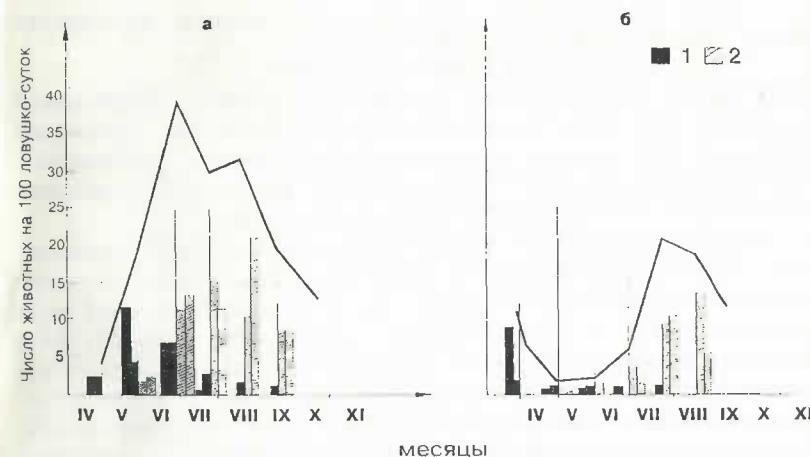


Рис.3. Динамика численности и структуры ильменской популяции лесной мыши в 1980 г. в разных биотопах (а - сухие; б - влажные). В каждой выборке столбиками обозначены: 1 - перезимовавшие (слева - самцы, справа - самки); 2 - сеголетки (слева - самцы, справа - самки).

В (в разн системах и комплemerностеории решениия [7, ледовав в биоцецищих уст

В многоле лленности фактор сти про террито верная неву Г.Д риала, а у в двух (смешан ровного по бере типе би вами (п отработ лесных

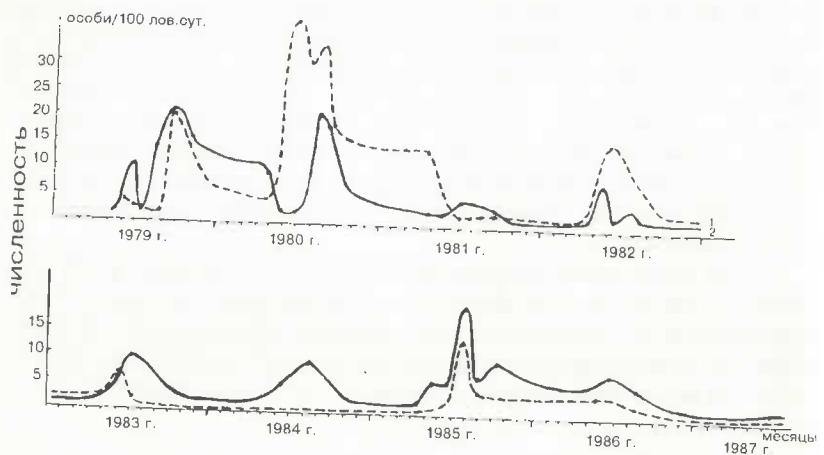


Рис.4. Многолетняя динамика относительной численности лесных мышей в разных типах биотопов.

1 - сухие биотопы, 2 - влажные биотопы.

к постоянно меняющимся условиям среды, обеспечивая ее сохранение, что существенно отражается на процессах динамики численности, поскольку биотопические группировки отличаются по срокам и особенностям репродукции, уровню численности и возрастной структуре населения [10].

Итак, подводя итог вышесказанному, следует подчеркнуть, что для ильменской популяции лесной мыши, обитающей в неоптимальных условиях среды, ведущее значение для существования и поддержания численности приобретают погодные факторы. Особенно важным в жизни этой популяции является весенний период, благоприятное течение которого позволяет животным в срок вступить в размножение, сохранить появившийся молодняк, участвовать в дальнейшем наращивании численности, иметь удовлетворительную кормовую базу. В сочетании с благоприятным осенним периодом, обеспечивающим сохранение численности популяционного населения, уходящего в зиму, эти два ключевых момента во многом определяют уровень ее численности. На этой основе возможно построение краткосрочных прогнозов численности грызунов и оценка периодов наибольшей уязвимости их популяции.

Литература

- Гашев Н.С. О смене доминирующих видов грызунов Ильменского заповедника // Исп. мат-лы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. — Свердловск, 1974. Ч. 2. — С. 28 — 30.
- Данини Е.С., Володина З.С., Котлеков В.Г. Материалы по экологии и биологии *Micromammalia* Ильменского заповедника и его окрестностей // Уч. зап. Молотовского университета. — Молотов, 1940. — Т. 4, вып. 1. — С. 2 — 58.
- Дроздов О.А., Григорьева А.С. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. — Л.: Гидрометеоиздат, 1971. — 157 с.
- Дукельская Н.М. Опыт обзора млекопитающих Государственного Ильменского заповедника // Тр. по изучению заповедников. — М., 1928. — С. 1 — 30.
- Жигальский О.А., Берштейн А.Д. Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. — 1989. — № 1. — С. 13 — 21.
- Ивантер Э.В. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. — Владивосток, 1980. — С. 55 — 60.
- Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. — М.: Гидрометеоиздат, 1984. — 560 с.
- Киселева Н.В. Особенности динамики численности грызунов в Ильменском заповеднике с 1982 по 1987 год // Грызуны. — Свердловск, 1988, — Т. 2, — С. 119.
- Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Особенности многолетней динамики численности мышевидных грызунов Ильменского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. — Свердловск, 1985. — С. 28 — 29.
- Колчева Н.Е. Динамика возрастной структуры и численности популяции лесных мышей (*Apodemus sylvaticus* L.) на Южном Урале // Экология. — 1986. — № 6. — С. 51 — 58.
- Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Сопряженность популяционных изменений у лесной мыши и рыжей полевки

РОЛЬ
ДИ-
МЫ

В (в разни-
системы
риях и
компле-
мерност
теории
решени-
ния { 7,
ледован
в биоце-
зущих ус-

В
многоле-
ленист
фактор
сти про-
террито-
верная
неву Г.
риала,
у

в двух
(смена
ровного
по бере-
типе би-
вами (г
отработ-
лесных

- в лесных биогеоценозах Южного Урала // Экология. — 1991. — № 1. — С. 43 — 51.
12. Кошкина Т.В., Коротков Ю.С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. — М.: МГУ, 1975. — № 12. — С. 5 — 61.
 13. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: Изд-во иностранной литературы, 1957. — 404 с.
 14. Наумов Н.П. Экология животных. — М.: Высшая школа, 1963. — 618 с.
 15. Одум Ю. Экология. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 376 с.
 16. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособления к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Общая биология. — 1981. — № 4. — С. 506 — 511.
 17. Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Явление блокировки полового созревания молодняка в симпатических популяциях грызунов в зависимости от высокой плотности // Экологические системы Урала. — Свердловск, 1987. — 88 с.
 18. Ушков С.Л. Звери и птицы Ильменского заповедника. — Екатеринбург: Наука, 1993. — 268 с.
 19. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. — М.: Наука, 1977. — 183 с.
 20. Шварц С.С. Проблемы экологии человека // Вестник АН СССР. — М., 1976. — С. 80 — 88.