

## ТИПЫ ОНТОГЕНЕЗА И ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

© 2004 г. К. В. Маклаков, Г. В. Оленев, Ф. В. Кряжимский

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

Поступила в редакцию 08.10.2003 г..

Выявлены различия в средних размерах индивидуальных участков у мелких грызунов в зависимости от типа онтогенеза и пола. Описана динамика изменений пространственной структуры популяций в течение сезона размножения.

*Ключевые слова:* мелкие грызуны, тип онтогенеза, индивидуальный участок.

Популяционная структура и динамика численности как показатели состояния популяции разных видов животных (Межжерин и др., 2002) тесно связаны с изменениями популяционной пространственной структуры. Пространственная структура популяций выражается в закономерном размещении особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу, отражая свойственный виду тип использования территории. Закономерное размещение особей в пространстве лежит в основе всех форм нормальной жизнедеятельности популяций. Прежде всего оно определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды – кормовых, защитных, микроклиматических и др. Кроме того, пространственная структурированность популяций служит основой устойчивого поддержания необходимого уровня внутривидовых (внутрипопуляционных) контактов между особями (Шилов, 1977).

Конкретные формы пространственного размещения животных на протяжении различных сезонов и в разные годы могут заметно меняться в зависимости от условий среды. Например, показано, что величина участков обитания зависит от размеров тела (MacNab, 1963; Дольник, 1993, 1995), обилия корма (Harestad, Bunnell, 1979; Кряжимский, 1992; Добринский и др., 1994), плотности населения (Окулова и др., 1971), а также ряда других факторов. Кроме того, принадлежность особей к различным внутрипопуляционным группам, играющим разные роли в интегральном отклике популяционной системы на состояние среды, должна выражаться и в характере использования ими территории. Ярким проявлением структурной неоднородности популяций мелких млекопитающих является наличие альтернатив-

ных путей онтогенетического развития у грызунов (Оленев, 2002).

Настоящая работа посвящена выяснению значения принадлежности к тому или иному типу онтогенеза мелких грызунов в формировании пространственной структуры их населения, в частности в определении величины участков обитания этих животных.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методологической основой работы послужила концепция функционального подхода (Оленев, 1981, 1989, 2002), которая состоит в том, что при выделении внутрипопуляционных группировок (структурных единиц) в качестве основного критерия принимается функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния, функциональное единство особей в группах, соответствующих одному из двух путей онтогенеза. На этой основе была предложена схема выделения трех основных физиологических функциональных группировок (ФФГ), представленная на рис. 1. Каждую группировку составляют особи нескольких когорт, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции.

**Первый тип онтогенетического развития.** *Монофазный рост. Сеголетки, размножающиеся в год своего рождения (ФФГ-3).* Зверьки быстро созревают и размножаются, гибнут обычно еще до зимы текущего года.

**Второй тип онтогенетического развития.** *Первая фаза. Сеголетки, неразмножающиеся в год своего рождения (ФФГ-2).* После короткого периода роста в первой фазе зверьки прекращают расти и развиваться, оставаясь в “законсервированном” состоянии, сопровождающемся снижением

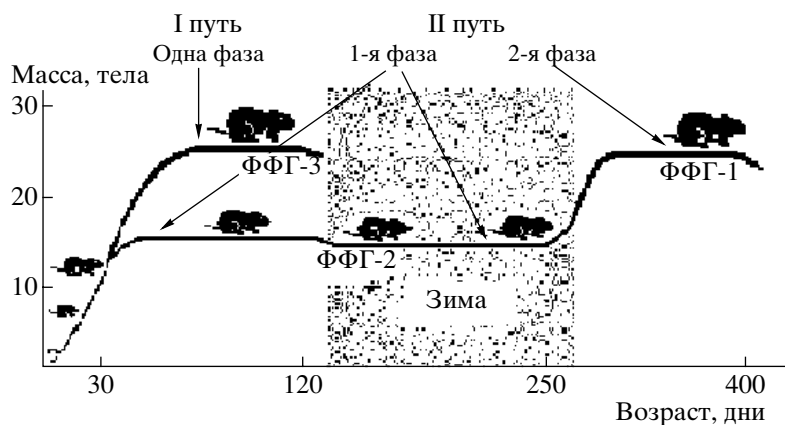


Рис. 1. Схема двух путей онтогенетического развития мышевидных грызунов.

интенсивности процессов обмена, до весны следующего года.

**Вторая фаза. Перезимовавшие особи (ФФГ-1, бывшая ФФГ-2).** Большинство из них размножается, чему предшествуют весенний бурный рост и созревание, наступающие после зимней паузы.

Одно из главных преимуществ функционального подхода – возможность работы с “чистыми” внутривидовыми группировками, которые объединены определенной функциональной ролью в воспроизводстве популяции. Подобные группировки хорошо выделяются, в результате чего анализ становится достаточно простым, удобным и логически оправданным.

Функциональный подход успешно использовался при проведении широкого спектра популяционных исследований. Так, было показано, что у грызунов, демонстрирующих разные пути онтогенетического развития, четко различаются изменения возрастных маркеров во времени (Оленев, 1989), а также уровень метаболизма, скорость старения и продолжительность жизни (Оленев, 1981, 1991). Продemonстрирована специфика животных разных путей онтогенетического развития на тканевом и биохимическом уровнях (Гуляева, Оленев, 1979; Оленев и др., 1983); отмечены различия в радиорезистентности (Оленев, Григоркина, 1998), интенсивности накопления тяжелых металлов и степени их токсического действия (Безель, Оленев, 1989). При этом часто различия оказывались столь очевидными, что не требовалось подробного доказательства их статистической достоверности.

Основной материал данной работы был собран Г.В. Оленевым на стационарном участке облавливаемой площадью 1.5 га, расположенном на мысе оз. Большой Ишкуль в Ильменском государственном заповеднике (Южный Урал). Мониторинговые исследования населения грызунов, в том числе рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*

Schreber, 1780), были начаты в 1975 г. и продолжают в настоящее время. Кроме того, анализировались данные по красной полевке (*Clethrionomys rutilus* Pall, 1779), собранные Ф.В. Кряжимским, Ю.М. Малафеевым и Л.Н. Добринским в 1978 г. на участке мечения размером 1.13 га, расположенном в пойме р. Хадыга-Яха (Южный Ямал).

При проведении работы использовали как традиционные, так и оригинальные подходы и методы полевых и экспериментальных исследований. Основным способом сбора данных по пространственному размещению грызунов был метод мечения и повторных отловов – так называемый CMR-метод (Petruszewicz, Hansson, 1975). В качестве оценки численности использовали общее количество пойманных, т.е. минимальное число живущих на участке особей. Для реконструкции конфигурации и оценки площади участков обитания полевков по координатам их поимок применяли метод гармонической средней (Dixon, Chapman, 1980; Маклаков, 1998; Маклаков, Кряжимский, 2002). В случае однократной поимки животного размер его участка оценивали по сферической модели с центром в точке поимки и радиусом, равным расстоянию до соседних ловушек: 8 м – на Южном Ямале и 10 м – на Южном Урале (рис. 2).

Для анализа роли разных функциональных групп в формировании пространственной организации населения рыжей полевки на Южном Урале были выбраны четыре года, наиболее контрастные по наблюдаемой картине: 1975 г. – необычно засушливый, аномальный по структуре населения рыжей полевки сезон; 1976 г. – сезон, в котором численность и структура населения восстанавливались после этой аномалии; 1977 г. – типичный сезон высокой численности и 1981 г. – типичный сезон низкой численности.

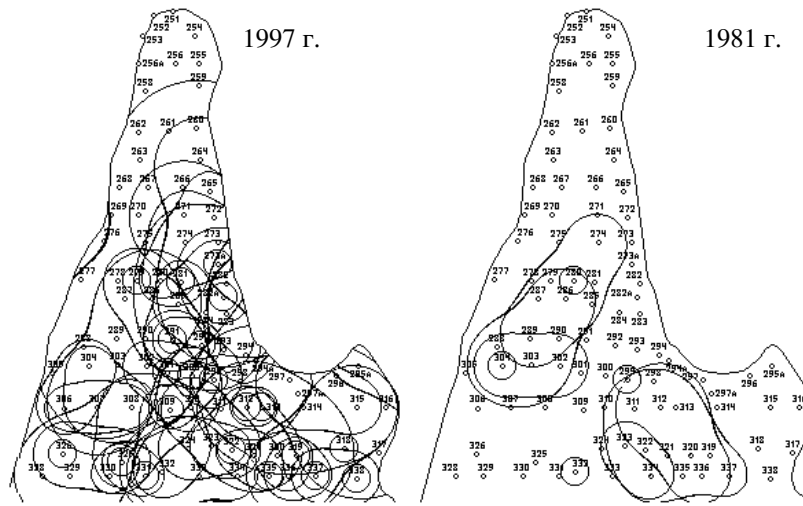


Рис. 2. Карта индивидуальных участков рыжих полевок в начале августа в разные по плотности населения годы.

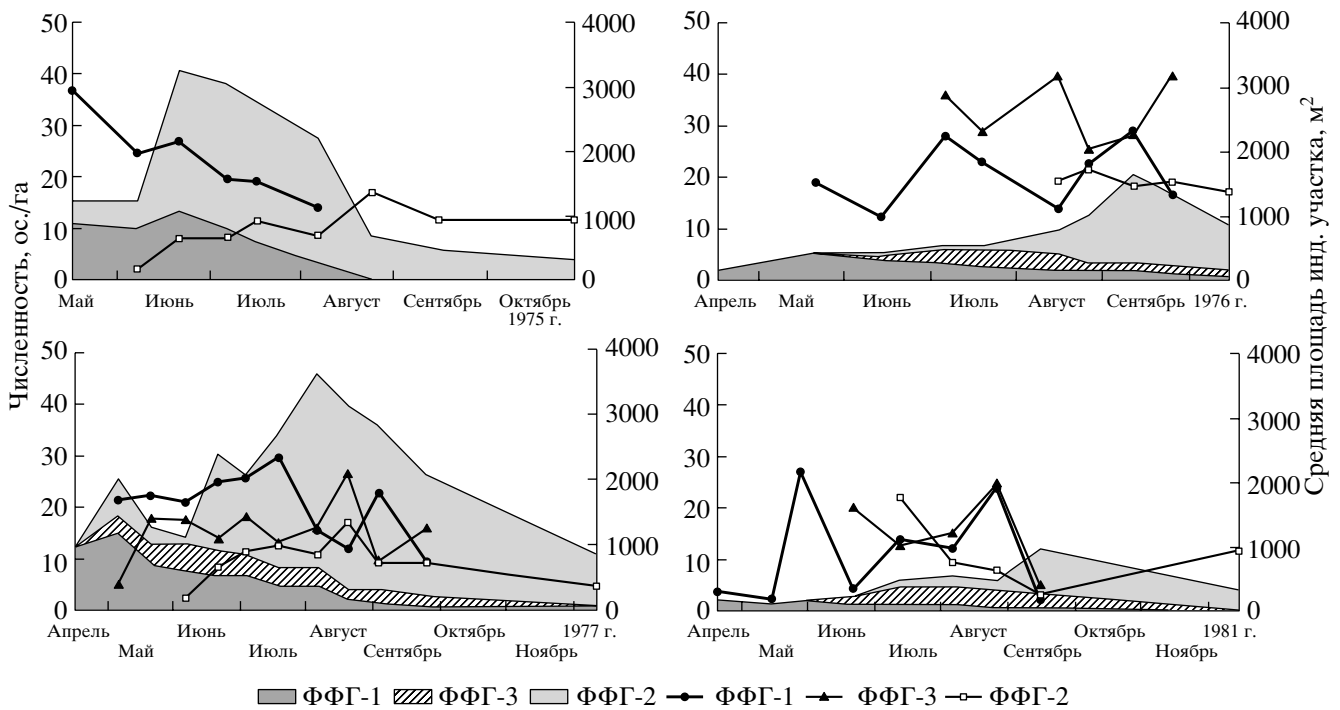


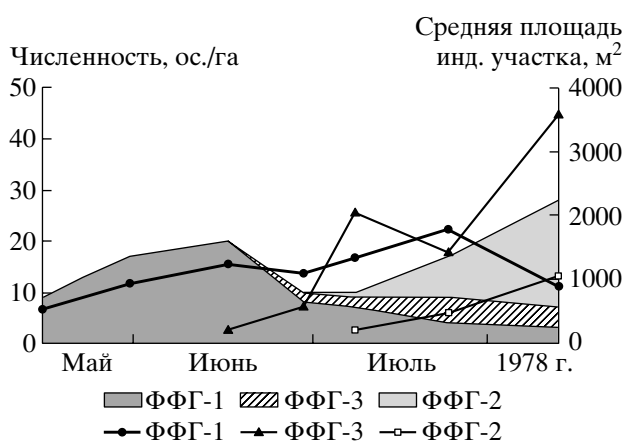
Рис. 3. Динамика плотности (площадная диаграмма) и средних размеров индивидуальных участков (графики) у рыжих полевок различного функционального состояния на оз. Ишкуль.

**КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ  
НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ  
НА ЮЖНОМ УРАЛЕ В АНАЛИЗИРУЕМЫЙ  
ПЕРИОД**

Уже в начале июля 1975 г. под воздействием засухи размножение перезимовавших зверьков прекратилось, а сеголетки вообще не участвовали в размножении. Родителями всех сеголеток

были только перезимовавшие животные. Таким образом, в 1975 г. особи, принадлежащие к ФФГ-3, вообще не встречались (рис. 3)

Следующий после депрессии 1976 г. по погодным условиям был близок к норме и в целом (несмотря на некоторый рост численности после 1975 г.) характеризовался низкой относительной численностью – 23 особи на 100 ловушек в сутки (в среднем за сезон размножения). Прирост чис-



**Рис. 4.** Динамика плотности (площадная диаграмма) и средних размеров индивидуальных участков (графики) у красных полевок различного функционального состояния на р.Хадыта в 1978 г.



**Рис. 5.** Размеры индивидуальных участков (среднесезонные значения) рыжих полевок различного функционального состояния в 1975–1977 и 1981 гг. и у красных полевок в 1978 г.

ленности в основном происходил за счет размножения перезимовавших самок. При этом самки принесли по 5–6 пометов против обычных 3–4, прожив до 16 месяцев. Несмотря на то, что единичные перезимовавшие самки встречались вплоть до октября, большая часть особей из ФФГ-1 (в основном самцы) исчезла к концу июля (см. рис. 3). Во время сезона размножения перезимовавшие самки скрещивались с перезимовавшими самцами лишь до середины лета, до их элиминации. После этого оставшиеся взрослые самки оплодотворялись в основном самцами-сеголетками первых когорт (ФФГ-3), т.е. наблюдался возрастной кросс. Самки, родившиеся в начале сезона, почти не размножались. Самцы, принадлежавшие к ФФГ-3, почти сразу после своего появления (с середины лета) могли беспрепятственно расселяться, занимая освободившуюся после исчезновения перезимовавших животных территорию и выполняя, как это было указано выше, их функцию.

В 1977 г. среднесезонные относительные значения численности составили 34,5 особи на 100 ловушек в сутки, а на участке мечения максимальная численность составила 52 особи на 1 га (см. рис. 3). Животные ФФГ-1 были достаточно разнородны по происхождению (в ее составе имелись представители всех пяти когорт прошлого года рождения). Как самцы, так и самки данной группировки после созревания в этот год имели максимальную массу тела (33,7 г). В этой же группировке отмечалась и самая короткая продолжительность жизни отдельных когорт (Оленев, 1982). Достаточно большая доля (70% в июне) сеголеток размножилась и составила ФФГ-3 (Оленев, 2002).

Наибольшая за весь 1981 г. сентябрьская плотность населения достигала всего 10 особей на 1 га. На протяжении летнего сезона были представлены все три группы, но в очень малых количествах (см. рис. 3).

### ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

На рис. 3, 4 приведена динамика размеров участков обитания полевок, принадлежавших к разным функциональным группам, в течение каждого из анализируемых сезонов размножения, а на рис. 5 – усредненные значения индивидуальных участков для каждого из разных по условиям сезонов. Видно, что размеры участков связаны с функциональным состоянием животных. Размеры участков зверьков, принадлежавших к ФФГ-1 и ФФГ-3 (т.е. размножающихся), всегда (ежегодно) были больше, чем у особей ФФГ-2.

Обращает на себя внимание тот факт, что размеры участков зверьков, принадлежавших к ФФГ-3 (быстро растущих и быстро созревающих сеголеток), были выше, чем у особей ФФГ-1 (перезимовавших), только в двух случаях: первый – это ситуация восстановления структуры и численности рыжей полевки на Южном Урале после засухи (1976 г.), а второй – красные полевки на участке, расположенном на пойменном лугу (Южный Ямал). В последнем случае красные полевки заселяли биотоп, где всегда доминировали полевки-экономки, вселяясь из соседних с участком мечения лесных биотопов. Численность экономок на площадке мечения в течение всего лета 1978 г. резко сокращалась (Кряжковский и др., 1985), что позволило красным полевым заселять “освободившиеся” части территории. При этом размеры участков вселившихся на площадку мечения красных полевок росли в течение лета, что также свидетельствует об увеличении числа “свободных мест” (см. рис. 4).

Таким образом, в обоих случаях (рыжая полевка на Южном Урале в 1976 г. и красная полевка на Южном Ямале в 1978 г.) участки молодых зверь-

ков оказались большими, чем участки перезимовавших в результате быстрого появления “свободных” территорий в течение сезона. Если для рыжих полевков это было связано с ослаблением внутривидовой конкуренции, то для красных полевков главную роль, по-видимому, играло ослабление межвидовой конкуренции за пространство.

Степень достоверности различий (табл. 1), кроме размеров индивидуальных участков, определяется и количеством животных, составляющих конкретные группировки в отловах. Большая разница в численности разных группировок видна (см. рис. 3) в первых отловах, когда сеголетки (ФФГ-2 и ФФГ-3) только начинают ловиться, и в последних отловах, когда происходит гибель отразмножившихся перезимовавших (ФФГ-1) и сеголеток (ФФГ-3). Размеры участков обитания особей ФФГ-2 и ФФГ-3 в начальный период сезона размножения, когда освоение территории ими только начинается (формирование индивидуальных участков), достоверно отличаются от размеров участков особей ФФГ-1, уже имеющих свои участки, и в меньшей степени – друг от друга. В целом же за сезон вероятность сходства зависит от плотности населения и является наименьшей между размножающимися и не размножающимися особями.

Однократные поимки, вероятно, обусловлены отсутствием индивидуальных участков. Эти особи вынужденно более подвижны и их появление на площадке мечения во многом носит случайный характер. Были обсчитаны два варианта анализа: с однократными поимками и без них. Установлено, что без учета однократных поимок достоверность сохраняется, но становится меньше, что опять же говорит о характерной подвижности неполовозрелых особей. В связи с этим в работе приводятся данные с учетом однократных поимок.

В год низкой плотности населения рыжих полевков (1976 г.) площадь участков обитания молодых зверьков (ФФГ-2 и ФФГ-3) была наибольшей, тогда как при высокой плотности (1977 г.) она была меньше (рис. 3, 5). Это вполне соответствует уже упоминавшимся представлениям об отрицательной зависимости размеров участков обитания от плотности населения (Окулова и др., 1971). Такая тенденция проявилась и при неблагоприятных условиях внешней среды и высокой весенней численности перезимовавших, что привело к формированию необычной структуры населения в течение лета-осени 1975 г. В этом году площадь участков обитания молодых рыжих полевков также оказалась весьма небольшой (см. рис. 3, 5).

На величину оценки размеров участков обитания животных по данным, получаемым путем ре-

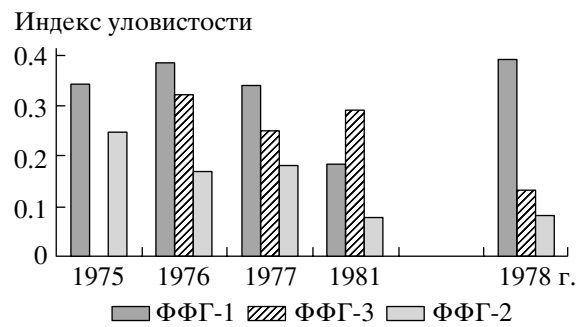


Рис. 6. Индексы уловистости (количество поимок на одну особь на 100 ловушко-суток рыжих полевков различного функционального состояния в 1975–1977 и 1981 гг. и у красных полевков в 1978 г.

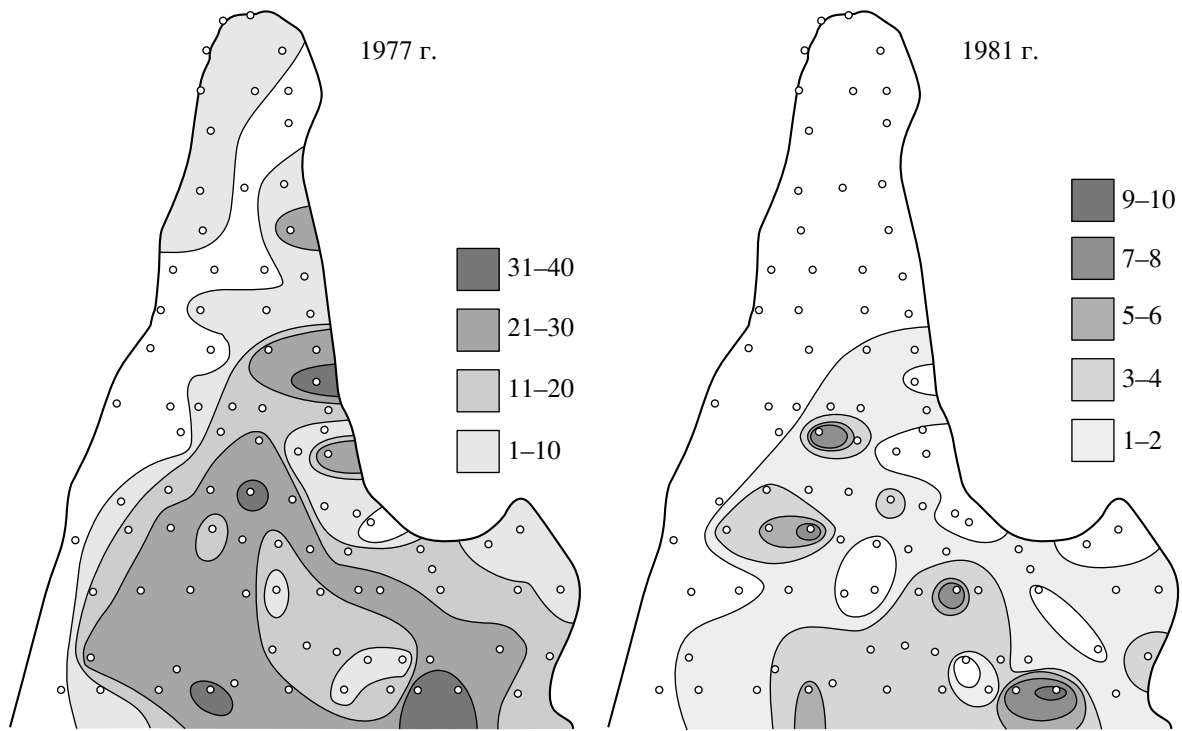
гистрации их попаданий в распределенные по территории ловушки, влияет вероятность поимки, или уловистость, которая в свою очередь определяет количество поимок каждой особи. Сравнение функциональных группировок во все годы по индексу уловистости, который рассчитывали как среднее количество поимок одной особи в пересчете на 100 ловушек в сутки, показало, как и следовало ожидать, что наиболее часто попадают в ловушки зверьки, относящиеся к репродуктивно активным внутривидовым группам (ФФГ-1 и ФФГ-3). Самым низким индексом уловистости тех рыжих полевков, онтогенетическое развитие которых шло по II пути (ФФГ-2 и ФФГ-1), оказался в 1981 г., т.е. при самой низкой плотности населения (рис. 6). Этим можно объяснить то, что для данного года оценки размеров участков обитания полевков, принадлежащих к указанным группам, оказались заниженными по сравнению с другими годами. О том, что причиной занижения оценок размеров участков в год низкой плотности может служить низкая уловистость, свидетельствует и то обстоятельство, что при исключении из расчетов однократных поимок средние размеры участков увеличивались на 400 м<sup>2</sup> для ФФГ-1 и на 800 м<sup>2</sup> – для ФФГ-2.

После гибели перезимовавших особей ФФГ-1 отмечается увеличение площади индивидуальных участков у особей ФФГ-2 (см. рис. 3, 4), так как появляется возможность занимать место взрослых в территориальном распределении. В период гибели размножившихся ранее особей (ФФГ-1 и ФФГ-3) перед уходом зверьков, принадлежавших к ФФГ-2, в зиму ежегодно отмечалось заметное увеличение размеров участков последних (рис. 3). Вероятно, это было обусловлено снижением общей плотности населения и повышением подвижности оставшихся животных, вызванной необходимостью поиска наиболее благоприятных мест обитания перед зимовкой. Это подтверждает и отсутствие подобного всплеска в 1976 г. (см. рис. 3), когда размножав-

**Таблица 1.** Достоверности различий (вероятность сходства по *t*-критерию Стьюдента) индивидуальных участков рыжих и красных полевков с учетом функционального состояния особей в отдельные отловы и в целом за сезон размножения

Вид, район	Год	Группы	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		В целом за сезон	
			начало	конец	начало	конец	начало	конец	начало	конец	начало	конец		
Рыжая полевка, Южный Урал	1975	ФФГ-1 и ФФГ-2				0.01*	0.04*	0.08	0.23				1.7e-6*	
	1976	ФФГ-1 и ФФГ-2							0.27	0.44	0.12	0.43	0.37	
		ФФГ-1 и ФФГ-3						0.37	0.38	0.09	0.35	0.47	0.17	0.04*
		ФФГ-2 и ФФГ-3							0.15	0.28	0.09	0.19	0.02*	
	1977	ФФГ-1 и ФФГ-2			2.1e-4*	2.4e-3*	0.07	0.06	0.22					3.1e-6*
		ФФГ-1 и ФФГ-3	3.5e-3*	0.38	0.34	0.05	0.22	0.08	0.46					0.01*
		ФФГ-2 и ФФГ-3			0.03*	0.14	0.13	0.45	0.24					0.05*
	1981	ФФГ-1 и ФФГ-2							0.32	0.42				0.23
		ФФГ-1 и ФФГ-3					0.27	0.46	0.40					0.22
		ФФГ-2 и ФФГ-3						0.29	0.27	0.09	0.18			0.05*
Красная полевка, Южный Ямал	1978	ФФГ-1 и ФФГ-2							0.18	0.38			0.03*	
		ФФГ-1 и ФФГ-3					0.03*	0.31	0.25	0.16			0.31	
		ФФГ-2 и ФФГ-3							0.30	0.18			0.09	

\* Достоверные вероятности –  $p \leq 0.05$ .



**Рис. 7.** Интенсивность использования территории рыжими полевками в 1977 г. и в 1981 г. Градиентной штриховкой обозначено количество попаданий в ловушки.

шиеся в течение сезона особи (ФФГ-1 и ФФГ-3) встречались вплоть до зимы.

При сопоставлении площадей индивидуальных участков самцов и самок, демонстрировавших разные пути онтогенеза, у перезимовавших особей (ФФГ-1, II путь) наибольшие участки отмечались у самцов (табл. 2). Тем самым наши материалы подтверждают распространённое представление о более высокой подвижности самцов, причем на протяжении всего сезона размножения. В целом за весь сезон участки самцов были достоверно больше, чем самок, у животных ФФГ-1. Аналогичная закономерность отмечена и для особей ФФГ-3 (I путь онтогенеза), но из-за созревания этих животных в течение сезона вероятность различия в целом за сезон недостаточна. У особей ФФГ-2 (сеголетки с замедленным ростом и развитием) различий в размерах участков обитания между животными разного пола не обнаружено. Таким образом, кроме установленной взаимосвязи между средними площадями индивидуальных участков и функциональным состоянием особей, были отмечены существенные различия в использовании территории животными разного пола.

Анализ распределения животных по территории показал, что, несмотря на разную плотность населения и количество поимок, в разные годы чаще всего используются одни и те же части опытного участка (области с наиболее темной штриховкой на рис. 7). Было установлено, что

животных наиболее часто отлавливали в ловушки, находящиеся на тех частях площадки мечения, где много элементов микроландшафта, используемых в качестве убежищ (лежащие деревья, покинутые норы бобров, пни, камни). В год с высокой плотностью животных отлавливали и в менее благоприятных по защитным свойствам участках (открытые каменистые и заболоченные участки). В разные годы изменялась в основном интенсивность использования территории, а само положение, конфигурация и площадь наиболее предпочитаемых местообитаний сохранялись.

## ВЫВОДЫ

1. Размеры участков обитания лесных полевок зависят от функционального состояния особей, т.е. от того, по какому из альтернативных путей проходит их онтогенетическое развитие.

2. Размеры участков взрослых перезимовавших особей (ФФГ-1) наиболее стабильны в разные годы и в наименьшей степени зависят от климатических условий и плотности населения. Размеры участков обитания неразмножающихся сеголеток (ФФГ-2) всегда наименьшие по сравнению с участками особей других групп. Размеры участков перезимовавших особей (ФФГ-1) и размножающихся сеголеток (ФФГ-3) близки. По мере вымирания перезимовавших особей размножа-

**Таблица 2.** Средние площади индивидуальных участков самцов и самок полевков с учетом функционального состояния особей и достоверности их различий (вероятность сходства по *t*-критерию Стьюдента)

Вид, район	Год	ФФГ	Площадь участка, м <sup>2</sup>		Вероятность сходства ( <i>p</i> )
			самки	самцы	
Рыжая полевка, Южный Урал	1975	1	1585	2302	0.05*
		2	950	720	0.07
	1976	1	1570	1749	0.41
		2	1448	1544	0.40
		3	1837	2909	0.08
	1977	1	1331	2045	0.01*
		2	976	867	0.25
		3	1133	1314	0.31
	1981	1	624	1041	0.20
		2	651	674	0.48
		3	829	1547	0.07
	Красная полевка, Южный Ямал	1978	1	1446	2495
2			899	1223	0.32
3			1833	5155	0.31

\* Достоверные вероятности –  $p \leq 0.05$ .

ющиеся сеголетки первыми занимают освобожденные места.

3. По мере исчезновения размножающихся особей (ФФГ-1 и ФФГ-3) осенью отмечается увеличение размеров участков обитания зверьков, принадлежавших к ФФГ-2, что свидетельствует об усилении их подвижности. Освобождающие в конце сезона размножения места могут заполняться как молодыми особями доминирующего вида, так и особями других видов, что говорит о существовании как внутривидовой, так и межвидовой конкуренции за пространство обитания.

Средние размеры участков самцов обычно значительно больше, чем самок, в группах, принимающих участие в размножении (ФФГ-1 и ФФГ-3), в то время как у неразмножающихся (ФФГ-2) различия не отмечены. Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 02-04-49451, № 03-04-06096(мас)) и Миннауки РФ (грант НШ-237.2003.4).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В.С., Оленев Г.В. Внутривидовая структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 1989. № 3. С. 40–45.
- Гуляева И.П., Оленев Г.В. Об изменении электрофоретической картины трансферразной сыворотки крови в зависимости от физиологического состояния животных // Экология. 1979. № 6. С. 47–52.

Добринский Н.Л., Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М. Экспериментальная оценка роли кормового фактора в динамике населения красной полевки на северной границе ареала // Экология. 1994. № 3. С. 76–87.

Дольник В.Р. Затраты времени и энергии на защиту территории у птиц: связь с размерами тела и территории, потребностями особи и выводка и с экономией энергии при выкармливании птенцов // Экология. 1993. № 2. С. 26–38.

Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука, 1995. 360 с.

Кряжмский Ф.В. Участки обитания животных и регуляция энергетического баланса // Экология. 1992. № 4. С. 55–66.

Кряжмский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н. Рост и выживаемость полевков-экономов на разных фазах популяционного цикла // Экологические аспекты роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 3–10.

Маклаков К.В. Определение влияния внутривидовых взаимодействий на рост особей, исходя из оценки степени перекрытия их индивидуальных участков обитания, на примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых Урал. региона. Екатеринбург, 1998. С. 183–189.

Маклаков К.В., Кряжмский Ф.В. Связь индивидуального роста грызунов с пространственной структурой населения и динамикой численности // Докл. РАН. 2002. Т. 387. № 3. С. 422–424.

Межжерин В.А., Мякушко С.А., Семенов С.К. Популяция как тест-система // Изв. РАН. Серия биол. Экология. 2002. № 5. С. 634–640.

Окулова Н.М., Аристова В.А., Кошкина Т.В. Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у мелких грызунов в тайге Западной Сибири // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып.6. С. 908–916.

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. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 4. С. 506–511.

Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 9–22.

Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.

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. 92–108.

Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Явление блокировки полового созревания молодняка в симпатрических популяциях грызунов в зависимости от высокой плотности //



Экологические системы Урала: Изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск, 1987. С. 38.

Оленев Г.В., Колчева Н.Е., Гуляева И.П. и др. Некоторые характеристики физиологических функциональных группировок (ФФГ) грызунов // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983. С. 99–100.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.

*Dixon K.R., Chapman J.A.* Harmonic mean measure of animal activity areas // *Ecology*. 1980. V. 61. № 5. P. 1040–1044.

*Harestad A.S., Bunnell F.L.* Home range and body weight – a reevaluation // *Ecology*. 1979. V. 60. № 2. P.389–402.

*MacNab B.K.* Bioenergetics and determination of home range size // *Amer. Natur.* 1963. V. 97. № 1. P.133–140.

*Petrusewicz K., Hansson L.* Biological production in small mammals populations // *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge–L.–N.Y.–Melborne: Cambridge Univ. Press, 1975. P.153–172.