

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

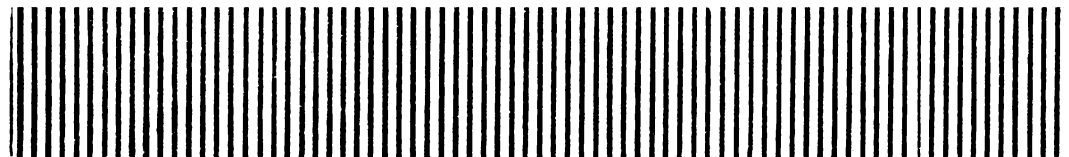
2

МАРТ—АПРЕЛЬ

1989



Издательство «Наука»



ДВА ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ЭНЕРГЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

В. А. Межжерин

Анализируются два подхода к изучению энергетики популяций, сложившиеся в рамках американской и советской школ экологов. Отмечаются сходство и глубокие различия этих подходов. Представители советской школы считают, что в популяции имеет место «разделение труда», которое обусловлено ее структурой. Структура популяции и связанное с ней число реализуемых функций являются важнейшими энергетическими характеристиками. Повышение индивидуальной приспособленности и действие естественного отбора, приводящее к упрощению структуры популяции, снижают эффективность ее функционирования. В связи с этим конкуренция и реализация одной из двух возможных стратегий не могут повышать общей приспособленности. Она возрастает тогда, когда реализация одних функций создает предпосылки для реализации других, и все они осуществляются на каком-то оптимальном уровне.

В недавно вышедшей книге А. В. Яблокова (1987) в числе главных подходов к изучению популяции лишь упоминается энергетический и не раскрываются его возможности и специфика. Последнее он объясняет тем, что одному человеку невозможно быть специалистом в различных областях. К этому следует добавить, что энергетика популяций — сравнительно новая область исследований, развитие которой осуществляется в нескольких направлениях.

Одно из них реализуется в гидробиологии и основывается на использовании уравнения энергетического баланса организма. В его основе лежит предельно упрощенный взгляд на популяцию, которая реализует те же функции, что и последний, отличаясь от него лишь чисто количественно.

Два других, сложившихся во второй половине 60-х годов, основаны на более серьезных теоретических представлениях. Возникновение одного из них связано с работами американских экологов, другого — советских. Основоположниками первого считают Коуди (Cody, 1966) и Мак-Артура (McArthur, 1972), второго — свердловскую школу советских экологов, которую долгое время возглавлял С. С. Шварц. Эти два направления объединяет:

1. Необходимость дифференцированного анализа всей совокупности функций.
2. Оценка совокупных затрат популяции, которые характеризуют ее потребности, и тех возможностей, которыми располагает окружающая среда.
3. Невозможность прямого определения энергетических затрат и потребностей популяции.

Американская школа исходит из двух принципиальных положений, включающих цели (стратегии) и способы их достижения. При этом цели, которые явно привносятся из экономики, рассматриваются как альтернативные и предусматривающие либо получение «прибыли», выражающееся в росте продукции, либо выигрыш в конкурентной борьбе. Достигается цель на основе использования представления об энергетическом балансе организма, в котором распределение энергии между основными функциями отражает баланс между преимуществами и стоимостью каждой функции, обеспечивающей изменения внутренней (генетически детерминированной) скорости роста, что повышает в будущем выживание или приспособление. Оптимизация достигается за счет минимизации времени на добывание пищи (роста «производительности труда») или максимизации чистой энергии (рост «валового продукта»).

В результате того, что популяция представляет собой совокупность особей одного вида, а каждая особь реализует ту или иную стратегию, популяционный эффект достигается благодаря действию естественного отбора, который может привести к реализации одной или другой стратегии уже на популяционном уровне. Стратегия, направленная на по-

лучение прибыли, была названа r -стратегией, а обеспечивающая конкурентоспособность — k -стратегией.

Чтобы выявить одну из двух тенденций, необходимо определить «стоимость» и «доход», которые непосредственно измерить невозможно. Поэтому прибегают к весьма сложным сопоставлениям, которые сводятся к тому, чтобы выявить экологически эквивалентные виды, использующие морфологические, метаболические и поведенческие адаптации для сохранения приспособленности в сходных местообитаниях, но в различных географических областях. Если параметры приспособленности очень сходны, т. е. наблюдается конвергенция, то можно заключить, что отбор приводит к оптимальному решению, несмотря на различия в истории, масштабе времени и генетическом происхождении (дальнее см. Одум, 1986).

В более обобщенном виде эта совокупность идей исходит из того, что потребности популяции включают энергию на поддержание (тот минимум энергии, который необходим для выживания) и производство продукции, т. е. вся совокупность функций сводится к двум основным: сохранению себя и сохранению своего рода. При таком подходе уравнение энергетического баланса имеет предельно простой вид:

$$E_{\text{п}} = E_{\text{пд}} + E_{\text{пр}},$$

где $E_{\text{п}}$ — энергетические затраты популяции, $E_{\text{пд}}$ — затраты на поддержание, $E_{\text{пр}}$ — затраты на производство продукции.

Эти потребности по своей сути альтернативны (конкурентны) — снижение затрат на поддержание обеспечивает прирост энергии, который используется для производства продукции. Распределение энергии между ними и представляет баланс, который определяет эффективность использования энергии. В обычном случае эффективность выражается в виде прибыли, которая оказывается тем выше, чем ниже затраты на поддержание. Прибыль реализуется на «расширенное воспроизводство» — рост продукции. Другим показателем эффективности является повышение конкурентоспособности, обеспечивающей более эффективное выживание отдельных особей и популяции в целом.

С. С. Шварц делает переход к энергетике популяций также на основе представлений об энергетическом балансе организма. Главным в его рассуждениях являлось то, что каждое изменение условий существования непосредственно или косвенно вызывает изменения способов реализации энергетического баланса организма. Это приводит к тому, что приспособление к условиям среды идет на морфофункциональном уровне и обычно связано с интенсификацией функций. Сами же функции организма связаны с конкретными органами. Поэтому усиление функций должно получить соответствующее отражение в изменениях органов, которое прежде всего проявляется в изменениях их относительных размеров. Именно так, судя по всему, он приходит к методу морфофизиологических индикаторов, с помощью которого делается попытка осуществить анализ энергетического баланса. Сама идея реализуется таким образом, что средние показатели индексов органов, присущие животным в той или иной популяции при сравнении их с другими, позволяет определить тот орган, а следовательно, и ту функцию, реализация которой приобретает приоритетное значение.

На первом этапе такой подход к изучению энергетики популяций у советских экологов становится доминирующим. В нем особенно подкупала простота исследований. Тем не менее становилось очевидным, что функции организма, усиление или ослабление которых может быть отмечено по изменениям отдельных органов, не адекватны популяционным. Например, популяционный гомеостаз не может быть сведен к гомеостазу одного, пусть и усредненного, организма. Организм вообще

не в состоянии обеспечивать поддержание численности на каком-то определенном уровне, создавать биомассу и т. п. Значит, необходимо осуществить переход от уровня функционирования отдельных органов к уровню функционирования самой популяции. В самом методе морфофизиологических индикаторов такого перехода не было. Автор метода осуществлял его используя не строго количественный анализ, а силу своего теоретического мышления или присущую ему интуицию. Руководящими принципами ему служили следующие утверждения:

1. Любые изменения среды вызывают перестройку свойств и, следовательно, структуры популяции.

2. Изменения экологической структуры популяций всегда связаны с перестройкой приспособительных особенностей и генетической структуры.

Из этих руководящих принципов отчетливо вытекает, что свойства (популяционные функции) связаны со структурой популяции, изменения которой должны свидетельствовать о числе реализуемых популяцией функций, а также выявлять приоритетные функции.

Такой подход к проблеме оказался новаторским, что особенно стало заметным с позиций представлений, распространившихся в последующий период.

Уатт (Watt, 1973) пришел к заключению, что в экосистемной экологии среду следует рассматривать в качестве совокупности ресурсов, а не факторов. Под ресурсами он понимает все то, что позволяет популяции осуществлять процесс преобразования энергии на оптимальном уровне. По его убеждению, основными категориями ресурсов следует считать пространство, время, вещество, энергию и разнообразие. Однако правильнее говорить, что каждая из них выступает не в роли самостоятельного ресурса, а его переменной, так как в реальной ситуации любой ресурс представляет собой комбинацию этих переменных. Ведь любой популяции требуется не просто пространство, а такое, которое обеспечивает ее необходимым веществом и энергией в определенных формах и в определенное время. Учитывая это, популяция как элементарная единица, осуществляющая процесс преобразования ресурсов, должна иметь средства для достижения этой цели. В качестве таковых и выступают разные формы ее структурированности. С целью освоения пространства, как переменной ресурсов, формируется пространственная структура популяции, времени — возрастная, разнообразия — генетическая, вещества и энергии — фенотипическая. Конечно, в данном случае речь идет не об исключительном освоении той или иной переменной, а о преимущественном — приоритетном. В реальной ситуации каждая структурная единица осуществляет освоение самого ресурса, который представляет собой комбинацию пяти переменных.

В качестве преобразователя ресурсов популяция не только их потребляет, но и создает. Последнее приводит к тому, что она отчетливо дифференцируется и по такому своему качеству, которое имеет отношение к процессу воспроизводства, т. е. мы можем выделить в ее пределах половые группы или ту часть особей, которая осуществляет процесс воспроизводства.

Решение приоритетных задач каждой из структурных единиц дает основания говорить о том, что они реализуют специфические функции, т. е. в пределах общей задачи, связанной с процессом преобразования ресурсов, каждая структурная единица по-своему относится к ним, что обеспечивает более полное их освоение, т. е., образно говоря, в популяции имеет место «разделение труда». Иллюстрацией такого разделения могут служить известные факты, когда разные возрастные, половые или пространственные группировки животных используют разные корма; выбор самцами и самками с молодняком разных мест зимовок и т. п.

Новизна подхода С. С. Шварца к изучению энергетики популяции проявляется также в том, что он стремится совместить индивидуальную стратегию, выявляемую с помощью метода морфофизиологических индикаторов, с популяционной, проявляющуюся через посредство структурированности популяции. Необходимость такого рассмотрения вытекает уже из того, что одна и та же особь входит в состав разных структурных подразделений популяции, т. е. принимает участие в реализации ее различных функций. В результате он фактически приходит к идеям, которые пытаются развивать американские экологи, однако кладет в основу многоуровневый подход, т. е. рассматривает взаимодействие индивидуальной и популяционной стратегий. Об этом фактически и идет речь в подходе американских экологов. Ведь, строго говоря, конкурентоспособность — это сугубо индивидуальное качество, а «прибыль» (рост продукции) — характеристика совокупности.

Итак, из идей, которые развивал С. С. Шварц, вытекало, что для анализа состояния популяции необходимо сопоставление числа реализуемых функций организмом с числом таковых, которые реализует вся популяция. Сразу отметим, что полного развития эта мысль в его трудах не получила. Ему удалось определить направление поиска и поставить на повестку дня понимание такой необходимости. Последнюю он связывал со вторым принципом энергетического баланса организма Н. И. Калабухова (см. Межжерин, 1987), в котором утверждается, что организм обеспечивает достижение соответствия между своими энергетическими затратами и средствами для их восстановления, предоставляемыми окружающей средой, путем сочетания разнообразных возможностей. Из этого со всей очевидностью вытекало, что поддержание энергетического баланса достигается лишь тогда, когда организм реализует всю совокупность присущих ему функций. Чтобы это могло произойти, взаимодействие между функциями должно быть не конкурентным, а взаимодополняемым. Иными словами, реализация одной функции должна вести не к ослаблению другой или всех остальных вместе взятых, а обеспечивать возможность перехода к реализации другой. Чтобы это стало возможным, каждая из них должна реализоваться на каком-то оптимальном уровне. Любой сдвиг в сторону усиления одних функций, вызывающий ослабление других, должен нарушать энергетический баланс, снижать эффективность использования энергии и в результате делать систему менее приспособленной к условиям существования. В сущности всю эту совокупность идей можно перенести и на популяционный уровень, а поэтому и проиллюстрировать соответствующими примерами.

Сложилось достаточно устойчивое представление, что при суровых условиях существования целесообразнее усиливать какие-то отдельные функции. Однако исследования показывают, что типичные субаркты характеризуются более низким уровнем обмена в сравнении с другими видами, осваивающими эту зону, а относительно более низкая плодовитость леммингов в сравнении с другими субарктическими полевками обуславливает более быстрое развитие молодняка, что обеспечивает эффективное воспроизводство популяции (Шварц, Большаков, 1979).

Многолетние наблюдения за состоянием популяции рыжей полевки грабовой дубравы Каневского заповедника показывают, что обычно изменения плотности популяции этого вида сопряжены с изменениями величины выводка, а ее варьирование достигает 20%. Однако в годы, когда на стадии выкармливания молодняка отмечается высокая смертность, а состояние кормовой базы не характеризуется максимальными показателями, отмечается существенное изменение всей картины. Размер выводка оказывается близким к средним значениям, а его варьирование сокращается вдвое. Такая стратегия обеспечивает максимальный размер выводка при минимальной эмбриональной смертности. В ре-

зультате популяция снижает затраты на воспроизводство и обеспечивает его максимальную эффективность. Она переходит с экстенсивного на интенсивный путь развития и ей удается поддерживать численность на оптимальном уровне. Чтобы понять существо различий, возникающих в этом случае, сделаем одно отступление.

Совершенно очевидно, что эволюционный прогресс определяется не просто повышением жизненной энергии (ростом энергии на поддержание), хотя и это имеет место. В процессе эволюции возрастает качество энергии, уровень которой тем выше, чем большее число функций может реализовать организм. Например, в процессе эволюционного развития у млекопитающих появляется ряд новых функций: вынашивание детенышей, деторождение, выкармливание молодняка молоком, поддержание постоянной температуры тела (эндотермия), более сложные формы поведения, совершенные формы обработки пищи и передвижения. Увеличение их числа требовало более высокого суммарного расхода энергии, что объясняется не просто возрастающей мощностью энергетического обмена, а возрастающим качеством энергии, которая для своего поддержания требует больших количеств энергии низкого качества. Однако суть прогресса заключается в том, что расход на поддержание каждой конкретной функции у млекопитающих оказывается ниже. Иными словами, прогресс имеет место тогда, когда одновременно с увеличением суммарных затрат энергии затраты на каждую реализуемую функцию снижаются. Эта мысль хорошо иллюстрируется классическими исследованиями С. А. Северцова (1951), который показал, что у млекопитающих до одного года не доживает 50—60% приплода, у птиц — 85—90%, у рептилий и рыб смертность оказывается еще большей. В результате эффективность размножения у млекопитающих оказывается наибольшей, что требует меньших затрат энергии на воспроизводство.

Можно полагать, что это утверждение неверно, если мы будем рассматривать затраты энергии на терморегуляцию, которые у млекопитающих очень высокие. Однако это не так. Млекопитающие чаще всего используют для поддержания температуры своего тела вторичное тепло, которое образуется в результате реализации всех функций. Так, в процессе пищеварения они могут получать до 1/3 всего необходимого тепла. В состоянии покоя на долю органов грудной и брюшной полости вместе с головным мозгом приходится 72% всего производимого тепла. При переходе к двигательной активности млекопитающие используют тепло, которое образуется в результате выполнения мышечной работы (рабочий термогенез). И только в определенных случаях АТФ или другие энергоносители специально используются для поддержания постоянной температуры тела. Поэтому эффективность поддержания постоянной температуры тела у млекопитающих зависит от числа реализуемых функций, а максимальное их число реализуется тогда, когда каждая из них осуществляется на оптимальном уровне.

Для реализации функций на оптимальном уровне необходима специфичность их оптимумов. Это возможно при условии, если каждая функция дифференцирована в пространстве и во времени, или, что то же самое, она должна быть связана с какой-то конкретной структурной единицей популяции. Неслучайно по инициативе С. С. Шварца была принята программа исследовательских работ под общим названием «Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных».

Оптимизация структуры приводит к тому, что мы не можем рассматривать популяцию как сумму особей, реализующих разные функции, и только под действием естественного отбора осуществляющая ту или иную стратегию. В действительности в популяции каждая ее структурная единица преимущественно реализует ту или иную функцию и тем

самым создает условия для реализации всей совокупности популяционных функций.

С точки зрения экологического баланса организм или популяция могут расходовать такое количество энергии, которое в состоянии предоставить им окружающая среда. В этом случае биоэнергетическое уравнение приобретает следующий вид:

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 + F_5 = E_0 = E_c,$$

где F — затраты энергии на функции 1, 2, 3, 4, 5, E_0 — совокупные затраты энергии организма, E_c — количество энергии, предоставляемое средой.

Нарушение этого баланса может произойти в двух случаях, когда

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 + F_5 = E_0 < E_c,$$

или

$$F_1 + F_2 + F_3 + F_4 = E_0 = E_c.$$

Во втором случае из всех реализуемых функций чаще всего страдает последняя, обеспечивающая процесс размножения. В результате нарушения экологического баланса проявляется либо через усиление, либо через ослабление процесса воспроизводства, что, собственно, дало основания говорить о реализации r - и k -стратегий.

Всю эту систему рассуждений можно перенести и на популяцию, правда, используя для рассуждений совокупность популяционных функций. Такой переход, казалось бы, и обеспечивает решение всей проблемы. Однако это не так. При обсуждении энергетики популяций возникает необходимость осуществлять одновременное рассмотрение числа функций, реализуемых на организменном и популяционном уровнях. Объясняется это тем, что стратегии организма и популяции не совпадают. При ухудшении условий существования организму выгоднее увеличивать число реализуемых функций, а популяции — снижать. Классическим примером в этом отношении может служить проявление неотении у амбистом в зависимости от высоты над уровнем моря. Напротив, когда количество доступной энергии возрастает, организму выгоднее становиться монофункциональным, а популяции увеличивать число реализуемых ею функций, резко усложняя свою структуру. Именно с этим и следует связывать существенное упрощение структуры популяций зимой и ее усложнение летом.

Таким образом, вся совокупность идей в плане изучения энергетики популяций, которую предложил С. С. Шварц, предстает перед нами в следующем виде:

1. Анализ морфофизиологических индикаторов позволяет обнаружить нарушение энергетического баланса организма, так как он позволяет выявить усиление одних и ослабление других функций.

2. Анализ структуры популяций дает основания судить о числе реализуемых ею функций.

3. Число реализуемых функций связано с эффективностью использования энергии: чем больше реализуется функций, тем выше эффективность использования энергии.

4. Сопоставление числа реализуемых функций организмом и популяцией позволяет выявить доминирующую стратегию и определить степень приспособленности популяции к ее условиям существования.

Представляет интерес практическая проверка этих идей на конкретном материале. С этой целью была поставлена задача определить эффективность зимней депрессии массы тела обыкновенной бурозубки. Для этого была использована следующая система рассуждений.

Величина, характеризующая отдачу от вложений, должна быть связана с энергией самого метаболизма, которую можно определить на ос-

новании данных о потреблении кислорода. Сами вложения связаны с энергией потребляемой пищи. Чтобы оценить и то и другое, необходимо одновременно охватить абсолютное и удельное потребление кислорода, а также абсолютное и удельное потребление пищи, и только после этого рассмотреть их отношение. С этой целью были взяты данные по сезонным изменениям потребления кислорода у обыкновенной бурозубки,

полученные в лабораторных условиях (Gebczynski, 1965), а также результаты по изучению потребления однообразной пищи этим же видом в условиях, приближенных к естественным (Wolk, 1969). Были рассчитаны произведения абсолютных и удельных величин для каждого сезона, которые в дальнейшем выражались в процентах от максимальных значений. Затем для этих величин, выраженных в процентах, рассматривалось отношение отдача/вложение. Все изменения оценивались не

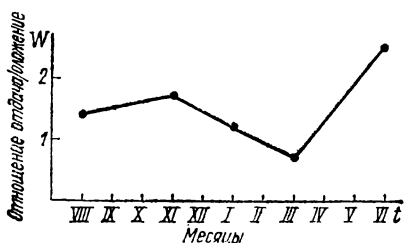


Рис. 1. Сезонно-возрастная динамика отношения энергии метаболизма к энергии потребляемой пищи (отдача/вложение) у обыкновенной бурозубки.

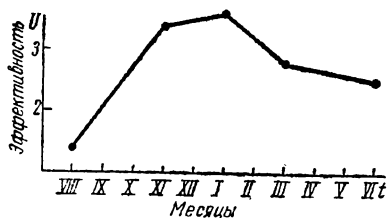


Рис. 2. Сезонно-возрастная динамика отношения отдача/вложение у обыкновенной бурозубки с учетом числа реализуемых ею функций.

только с учетом сезона, но и возраста зверьков (начинали с анализа прибылых и заканчивали перезимовавшими).

Результаты анализа (рис. 1) показывают, что летом у прибылых землероек эффективность поддерживается на каком-то среднем уровне. В период зимней депрессии массы тела (ноябрь) она возрастает, а затем снижается. Самая низкая эффективность отмечается в марте, а самая высокая — летом у перезимовавших особей. Тем не менее такой результат не может нас удовлетворить, поскольку оказалось неучтенным число реализуемых функций, которое непостоянно.

В августе прибылые не растут и не размножаются, а затраты энергии на теплоотдачу сравнительно невелики. Это дает основания считать, что они с напряжением реализуют только одну функцию — пищедобывательную. В ноябре, когда происходит первое снижение массы тела, терморегуляционная функция должна усиливаться (возрастает индекс бурой жировой ткани), хотя температура воздуха еще не настолько низкая как зимой. И все же в ноябре зверьки реализуют две функции: пищедобывательную и терморегуляторную. В январе, когда у них еще больше снижается масса тела, а температура воздуха достигает минимальных значений, терморегуляция приобретает приоритетное значение. Следовательно, и в этом случае зверьки реализуют две функции. Однако в эксперименте масса тела у них была на 2 г больше, чем в естественных условиях. Такое увеличение массы тела зимой обусловлено резервированием жира в области бурой жировой ткани, что свидетельствует о реализации еще одной функции, которых становится уже три.

В марте у зверьков начинается повторная волна роста и половое созревание, к которым следует приплюсовать пищедобывательную и терморегуляторную функции. В июне, когда зверьки уже достигли репродуктивных размеров и половой зрелости, они реализуют лишь одну функцию — пищедобывательную, так как в условиях эксперимента не

размножались, а затраты на терморегуляцию оказываются самыми низкими в течение всей их жизни.

Разное число реализуемых функций — это разные виды работы, которые выполняются за счет однообразной энергии, потребляемой организмом. Из этого можно сделать вывод, о том, что качество ее использования существенно меняется в зависимости от того, какое число функций реализует организм. Оно тем выше, чем больше видов работы выполняется за ее счет. Это дает основания умножить отношение отдачи/вложение на число реализуемых функций. В результате оказывается, что максимальная индивидуальная эффективность использования энергии у землероек отмечается зимой (рис. 2). Тем не менее на основании этого факта еще нельзя говорить об аналогичных изменениях эффективности использования энергии популяций в целом, если, конечно, не считать, что популяция представляет собой простую сумму функционирующих индивидуумов. Ведь зимой популяция реализует наименьшее число функций, так как она представлена практически одновозрастными неполовозрелыми зверьками. Нельзя также говорить о наличии у них выраженных фенотипических различий, поскольку изменчивость морфометрических показателей оказывается самой низкой. Следовательно, популяционная эффективность выше летом, когда усложняется половая, возрастная и фенотипическая структура популяции и осуществляются воспроизводство и рост молодняка.

Таким образом, проведенный анализ позволяет сделать вывод о том, что при повышении индивидуальной приспособленности, когда все особи реализуют одну и ту же стратегию, снижается эффективность функционирования популяции в целом. На этом основании можно считать, что отбор, реализующий только одну из двух стратегий r и k , должен приводить не к возрастанию приспособленности популяции, а напротив, к ее снижению. Такое снижение может иметь смысл в период эволюционных преобразований популяции, когда в ее пределах должны получить распространение новые тенденции.

Отсюда можно заключить, что в процессе функционирования популяции действительно реализуются две стратегии, однако каждая из них соответствует иному уровню организации. Первая стратегия связана с индивидуальным уровнем (u -стратегия) и предусматривает реализацию большого числа индивидуальных функций, что обеспечивает более высокую эффективность использования энергии каждым индивидуумом. Реализация такой стратегии наиболее целесообразна тогда, когда снижаются количество и разнообразие ресурсов, обеспечивающих компенсацию расходов. Вторая связана с популяционным уровнем (n -стратегия) и предусматривает реализацию большого числа популяционных функций, что сопровождается уменьшением числа функций, реализуемых каждым индивидуумом. В результате индивидуальная эффективность использования энергии несколько снижается, однако возрастает популяционная эффективность. Реализация n -стратегии наиболее целесообразна в периоды, когда у окружающей среды существуют большие возможности для компенсации возрастающих затрат.

Киевский госуниверситет
имени Т. Г. Шевченко

Поступила в редакцию
23 марта 1988 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Межжерин В. А. Концепция энергетического баланса в современной экологии. — Экология, 1987, № 5, с. 15—22.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. — М.: Мир, 1986. — 376 с.
- Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Т. 1. — М.: Изд-во АН СССР, 1951. — 171 с.
- Шварц С. С., Большаков В. Н. Экология субарктических *Micro mammalia* Западной Сибири и их роль в экосистемах. — Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. филиала АН СССР, 1979, вып. 122, с. 3—20.

- Яблоков А. В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.
- Cody M. L. A general theory of clutch size. — *Evolution*, 1966, N 2, p. 174—184.
- Gebczynski M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus*, 1858. — *Acta theriologica*, 1965, N 22, p. 303—331.
- McArthur R. H. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. — N. Y.: Harper and Row, 1972. — 269 p.
- Watt K. E. F. *Principles of environmental science*. — McGraw-Hill, 1973. — 319 p.
- Wolk E. Body weight and daily food intake in captive shrews. — *Acta theriol.*, 1969, N 4, p. 35—47.
-