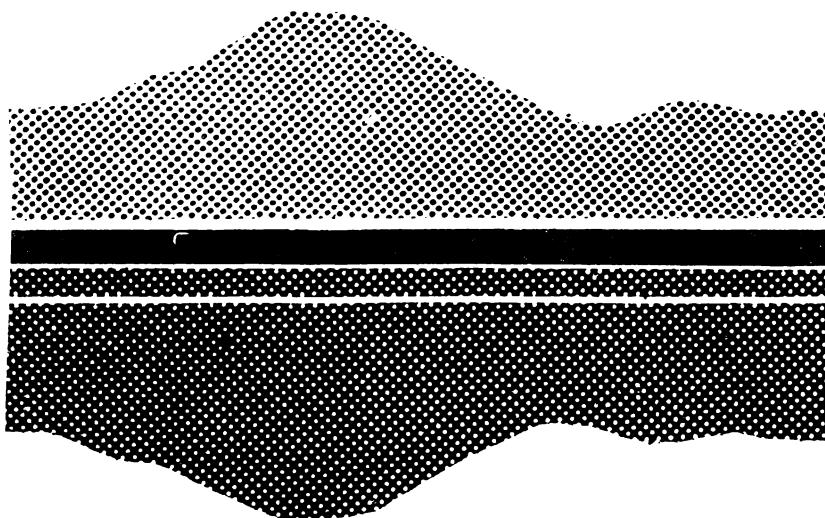


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЖИВОТНЫЕ  
В УСЛОВИЯХ  
АНТРОПОГЕННОГО  
ЛАНДШАФТА



Екатеринбург, 1992

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

---

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

ЖИВОТНЫЕ  
В УСЛОВИЯХ  
АНТРОПОГЕННОГО  
ЛАНДШАФТА

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ, 1992

УДК 591.5:502.5

**Животные в условиях антропогенного ландшафта:** Сб. науч. трудов. Екатеринбург, УрО РАН, 1992. ISBN 5-7691-0206-3.

Представлены материалы полевых и лабораторных исследований по экологии грызунов, амфибий, насекомых. Рассмотрена роль антропогенных воздействий и отдельных факторов среды на структуру и численность популяций животных, их морфо-физиологические и цитологические особенности. Значительное место отведено проблемам зоондикации и экологического мониторинга.

Книга интересна для зоологов широкого профиля, экологов, специалистов по охране природы, студентов биологических факультетов.

Ответственный редактор  
кандидат биологических наук **Л. С. Некрасова**

Рецензент  
кандидат биологических наук **Л. А. Добринская**

ISBN 5-7691-0206-3

© УрО РАН, 1992

Л. Е. ЛУКЬЯНОВА, О. А. ЛУКЬЯНОВ

**ХАРАКТЕРИСТИКА ОБИЛИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ  
СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ  
НА ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

Обилие и пространственная структура населения — показатели, отражающие степень благополучия существования вида в природной среде, его биологический успех и приспособительную пластичность (Шварц, 1960, 1967, 1972; Наумов, 1967; Ивантер, 1975; Флинт, 1977; Шилов, 1977). Эти показатели являются интегральными, отражающими, с одной стороны, степень сбалансированности процессов рождаемости, смертности, миграции в популяциях, а с другой — указывающими на емкость и пригодность местообитаний для данного вида животных (Коли, 1979; Макфедьен, 1965; Одум, 1975).

Для большинства популяций мелких млекопитающих характерно неравномерное размещение особей в пространстве, что в свою очередь определяется значительной гетерогенностью среды обитания животных, а также социальными и информационными отношениями между особями в популяции (Наумов, 1977; Садыков, 1983; Лукъянов, Садыков, 1983; Тимофеев, 1983).

Факты, приведенные в ряде исследований, свидетельствуют о значительном вкладе пространственных характеристик в динамику численности вида (Шварц, 1967; Садыков и др., 1981; Безель и др., 1986; Бененсон, Садыков, 1989; Brown, 1969; Fretwell, Lucas, 1969). Последнее демонстрирует взаимозависимость различных популяционных параметров и их обусловленность факторами эндогенной (плотность) и экзогенной (кормообеспеченность, погодные условия и др.) природы.

В условиях техногенной нагрузки можно ожидать, что как прямое, так и косвенное воздействие техногенных факторов будет отражаться на обилии, на пространственной структуре вида. При этом могут наблюдаться интенсивная инсуляризация местообитаний животных, приводящая к возрастанию мозаичности среды (Биология..., 1983), и сдвиг обилия и характера пространственной структуры в сторону, отражающую степень благополучия вида в данных условиях среды. Исходя из этого можно предположить, что в ряду популяционных параметров показатели обилия и пространственной структуры будут одними из наиболее чутких, улавливающих антропогенное изменение среды. В связи с этим

в настоящем исследовании мы поставили цель — охарактеризовать обилие и пространственную структуру населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber.) на территориях, подверженных воздействию техногенных факторов.

Материал для данного исследования собран в ходе полевых работ, проведенных на Среднем Урале в период 1987—1989 гг. в летне-осенний сезон (июнь—сентябрь). Отлов грызунов проводили на территориях техногенного воздействия, прилегающих к двум предприятиям медеплавильного производства, и на фоновой заповедной территории, расположенной в 22 и 56 км от этих источников промышленного загрязнения. Исследования проводили на трансектах, размещенных в западном направлении от промышленных предприятий, преимущественно в темнохвойных лесах. Для отлова животных использовали проволочные давилки, которые выставляли линиями (обычно по 50—200 ловушек) в 10 м друг от друга на срок от 5 до 10 сут. Отметим, что для анализа обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки мы использовали данные, полученные только по первым пяти суткам отлова. Эта продолжительность изъятия позволяет в значительной степени избежать нежелательного влияния погодных факторов на улавливаемость животных, а также негативных эффектов, связанных с избирательным отловом различных демографических групп (Лукьянов, 1983, 1988а, б). Проверку ловушек проводили ежедневно в утренние часы. Каждая ловушка линии имела порядковый номер, что позволяло регистрировать места поимки животных и служило основой для количественного анализа обилия и пространственной структуры населения животных.

В работе использованы данные, полученные в результате обработки 3455 экз. рыжей полевки. Всех отловленных животных по комплексу признаков (степени развития тимуса, массе и размерам тела, состоянию генеративной системы) разделили на три функциональные группы: перезимовавшие особи, размножающиеся и неразмножающиеся сеголетки.

Для характеристики обилия и пространственной структуры населения животных использовали четыре показателя, на наш взгляд, всесторонне описывающие эти параметры.

Общее обилие ( $I$ ), выражаемое в числе отловленных особей на 100 л/с, рассчитывали обычным способом по формуле:  $I = (c/d) \cdot 100$ , где  $c$  — число отловленных особей за 5 сут,  $d$  — число отработанных ловушко-суток ( $d = a \cdot t$ , где  $a$  — общее число ловушек,  $t$  — число суток отлова, в данном случае  $t=5$ ). Этот показатель отражает совокупное обилие животных на территории, включающей все типы микроучастков, часть из которых непригодна для обитания вида и не заселена им. Общее обилие выражает в некотором смысле емкость и пригодность среды обитания в целом для населения вида.

Частное обилие ( $A$ ) — обилие вида на микроучастках, заселенных животными, выражено числом отловленных особей на

100 л/с, рассчитано по формуле:  $A = c/f \cdot 100$ , где  $c$  — количество отловленных животных за 5 сут,  $f$  — число отработанных ловушко-суток в микростациях (микроучастках) ( $f = b \cdot t$ , где  $b$  — частное число ловушек из общего количества  $d$ , отлавливавших животных, отражает число микроучастков территории, занятых зверьками,  $t$  — количество суток отлова). Этот показатель отражает обилие животных на подходящих микроучастках территории, которые они реально заселяют. Естественно предположить, что частное обилие должно характеризоваться меньшей изменчивостью по сравнению с общим, одновременно отражающим как собственно частное обилие, так и долю территории, пригодную для обитания животных. Отметим, что предложенные нами показатели общего и частного обилия имеют много общего с показателями низшей и экономической плотности, введенными ранее Ч. Элтоном (1934) для описания населения животных. Показатели общего и частного обилия отражают в первую очередь характеристики численности вида. Для описания собственно пространственной структуры населения мы вводим показатели заселенности животными территории и агрегированности населения.

Заселенность территории ( $F$ ) отражает долю (%) от обследованной территории, заселенную животными. Заселенность рассчитывается по формуле:  $F = b/a \cdot 100$ , где  $a$  — общее количество ловушек,  $b$  — частное число ловушек, попавшее на территорию, заселенную животными. Этот показатель отражает совокупную емкость всей территории для особей данного вида. Показатель заселенности равен 0, если территория абсолютно непригодна для животных, и 100 — в случае, противоположном первому, т. е. когда животные осваивают всю территорию.

В качестве меры агрегированности ( $Ag$ ), или степени скученности населения мы используем индекс Уитфорда (Whitford, 1949); который в данном случае равен отношению частного обилия ( $A$ ) и заселенности территории ( $F$ ):  $Ag = A/F$ .

Этот показатель принимает наименьшее значение при выравненном размещении животных по территории и возрастает с увеличением мозаичности (когда небольшое число ловушек попадает на микроучастки, плотно заселенные животными, а оставшиеся — на территорию, не заселенную зверьками).

Поскольку все предложенные нами показатели обилия и пространственной структуры — статистические величины, то для оценки доверительных интервалов, в пределах которых лежат действительные значения интересующих нас параметров, необходимо представить формулы вычисления стандартных ошибок показателей обилия и пространственной структуры. Воспользовавшись основными статистическими правилами и предположениями о варьировании анализируемых случайных величин (Смирнов, 1964; Вентцель, 1969; Плохинский, 1970; Лукьянов, 1983, 1988а; Гласс, Стэнли, 1976), мы приводим формулы для оценок стандартных ошибок показателей.

Стандартная ошибка показателя общего обилия имеет следующий вид:

$$S_I = 100/d \cdot \sqrt{c},$$

где  $c$  — число отловленных животных,  $d$  — общее число отработанных ловушко-суток. Стандартная ошибка показателя частного обилия рассчитывается по формуле

$$S_A = 100/f \cdot \sqrt{c},$$

где  $c$  — число отловленных животных,  $f$  — частное число отработанных ловушко-суток. В этих формулах предполагается, что число отловленных животных варьирует по закону Пуассона, что хорошо подтверждается эмпирическими данными (Смирнов, 1964; Лукьянов, 1983).

Стандартная ошибка показателя заселенности территории вычисляется по формуле

$$S_F = \sqrt{F \cdot (100-F)/a},$$

где  $F$  — заселенность территории, %;  $a$  — общее число ловушек. При этом предполагается, что показатель заселенности — случайная величина, варьирующаяся по биномиальному закону (Плохинский, 1970; Гласс, Стэнли, 1976).

Стандартная ошибка индекса агрегированности имеет следующий вид:

$$S_{Ag} = A/F \cdot \sqrt{(S_A/A)^2 + (S_F/F)^2},$$

где  $A$  — показатель частного обилия,  $S_A$  — его стандартная ошибка,  $F$  — показатель заселенности,  $S_F$  — его стандартная ошибка.

Данная формула основана на правиле вычисления стандартной ошибки частного двух случайных величин (Вентцель, 1969; Плохинский, 1970).

На основе исходных данных по пятисуточным отловам, обилию и пространственной структуре рыжей полевки, полученных в период полевых работ 1987—1989 гг. на техногенных и фоновой территориях, мы получили усредненные оценки показателей обилия и пространственной структуры населения животных (см. таблицу).

Анализируя полученные оценки, следует отметить, что по всем показателям население рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях существенно различается (уровень значимости различий, исходя из критерия Стьюдента, меньше 0,001). Население техногенных территорий характеризуется приблизительно в 7 раз более низким уровнем общего обилия по сравнению с фоновой территорией (3,6 и 24,3 экз/100 л/с). Это связано, на наш взгляд, во-первых, с более низкой долей микроучастков на техногенных территориях, пригодных для обитания рыжей полевки, что находит свое выражение в их меньшей заселенности (13,3%) по сравнению

**Характеристика обилия и пространственной структуры населения  
рыжей полевки на техногенных (А) и фоновой (Б) территориях**

Показатель	А	Б	<i>t</i> -критерий
Общее число ловушко-суток	2540	1275	—
Общее обилие ( <i>I</i> ), экз./100 л/с	$3,59 \pm 0,20$	$24,31 \pm 0,68$	29,2*
Частное обилие ( <i>A</i> ), экз./100 л/с	$26,99 \pm 1,54$	$42,55 \pm 1,19$	8,0*
Заселенность территории ( <i>F</i> ), %	$13,30 \pm 0,67$	$57,14 \pm 1,39$	28,4*
Агрегированность ( <i>Ag</i> )	$2,03 \pm 0,12$	$0,75 \pm 0,02$	10,5*

\*  $\alpha \leqslant 0,001$ , уровень значимости различий по *t*-критерию.

с заповедной (57,1%). Во-вторых, емкость микроучастков, пригодных для обитания рыжей полевки в техногенных районах, в 1,6 раза ниже по сравнению с заповедной территорией (соответственно 27 и 42,6 экз./100 л/с) (см. таблицу). Исходя из аналитических соотношений индексов обилия и заселенности ( $I = A \cdot F/100$ ), можно сделать вывод, что логарифмированное отношение показателей общего обилия рыжей полевки на промышленных и фоновой территориях слагается из суммы логарифмированных отношений частного обилия и заселенности сравниваемых районов ( $I_B/I_A = I_B/(A_B/A_A) + I_B/(F_B/F_A)$ ). В данном случае вклад различий индексов заселенности в логарифмированное отношение показателя общего обилия на фоновой и техногенных территориях составляет 76%, остаток (24%) приходится на компоненту различий в уровне частного обилия рыжей полевки в микроучастках этих районов.

На основании этого можно заключить, что более низкий уровень общего обилия рыжей полевки на техногенных территориях по сравнению с заповедной в первую очередь обусловлен снижением доли микроучастков, пригодных для обитания животных. Существенно меньшую роль в этом процессе играет емкость заселенных микроучастков. Это можно объяснить тем, что при совокупной техногенной нагрузке, выражающейся в загрязнении среды поллютантами, рекреации и т. п., в первую очередь происходит совокупная деградация среды, которая неизбежно приводит к разрушению местообитания вида. Местообитания инсуляризируются, и доля фрагментов с благоприятными условиями существования по сравнению с исходной зоной снижается (при предельных нагрузках она снижается до нуля), что и отражается

на показателях заселенности населением территории. При этом вид сохраняется в тех осколках местообитаний, где емкость микроучастков позволяет поддерживать нормальную жизнедеятельность. Хотя естественно, что деградация среды в какой-то степени снижает и емкость этих микроучастков, что отражается на показателях частного обилия населения. При этом опережающее снижение числа микроучастков, пригодных для обитания вида в техногенных районах, по сравнению со снижением емкости этих микростаций приводит к повышению агрегированности населения. В данном случае агрегированность населения рыжей полевки на техногенных территориях в 2,7 раза выше, чем на заповедной, т. е. животные, обитающие в условиях промышленного воздействия, сосредоточены на ограниченном числе микроучастков, где они достигают значительного уровня обилия.

Представленные данные свидетельствуют о значительном негативном влиянии техногенных факторов на население рыжей полевки. Эти воздействия приводят в целом к сокращению по сравнению с фоновой территорией общего обилия вида на 85%, заселенности территории — 76, возрастанию агрегированности населения — 63 и снижению обилия животных в микроучастках на 37%.

Проанализируем воздействие техногенных факторов по градиенту их нагрузки на обилие и пространственную структуру населения рыжей полевки. Ранее для количественной оценки изменения численности животных нами была предложена математическая модель данного явления (Лукьянова и др., 1990). В настоящем исследовании мы предлагаем несколько иную модификацию модели рассматриваемого явления, базирующуюся на большем количестве эмпирических данных и, на наш взгляд, лучше отражающую суть явления. Предположим, что относительная пригодность пространства для населения рыжей полевки, выражаемая в конкретных показателях общего и частного обилия, заселенности, агрегированности, по мере приближения от фоновой территории к техногенному источнику воздействия уменьшается по экспоненциальному закону (выбор которого продиктован теоретическими и эмпирическими основаниями) (Берзиня, 1980; Петросян, Захаров, 1986; Саппоп, 1976; Okubo, 1980):

$$P_z = e^{k' \cdot z}, \quad (1)$$

где  $z$  — расстояние от фона,  $k'$  — показатель жесткости воздействия техногенных факторов (чем жестче последние, тем значительно снижается пригодность местообитания по мере приближения к источнику на единицу расстояния). Относительная пригодность территории для населения изменяется от единицы (при  $z=0$ ) до нуля. Поскольку  $z=m-x$ , где  $m$  — расстояние от источника до фона,  $x$  — расстояние от источника, то, подставляя  $z$  в выражение (1), получаем уравнение, связывающее относительную пригодность  $P_x$  территории для животных на расстоянии  $x$

от источника воздействия с показателем жесткости  $k$  техногенных факторов, расстоянием от источника воздействия  $x$  и расстоянием между источником и фоном  $m$ :

$$P_x = e^{-k \cdot (m - x)}. \quad (2)$$

Очевидно, что нормированные показатели обилия и пространственной структуры населения по отношению к значениям фона (при принятии характеристик населения фона за единицу) связаны с относительной пригодностью среды для животных, обитающих на расстоянии  $x$  от источника воздействия, следующей функциональной зависимостью:

$$Y_x = P_x^{-\alpha \cdot k \cdot (m - x)}. \quad (3)$$

где  $Y_x$  — нормированные значения показателя на расстоянии  $x$  от источника,  $\alpha$  — коэффициент соответствия между значениями данного показателя и пригодностью среды. При  $x=m$  значения нормированных показателей и пригодности среды равны единице. Подчеркнем, что в данном общем случае мы под  $Y$  подразумеваем любой из четырех нормированных по отношению к фону показателей обилия и пространственной структуры населения (общего и частного обилия, заселенности территории, агрегированности). Естественно, что коэффициенты  $\alpha$  для каждого показателя обилия и пространственной структуры населения специфичны, а их произведение на коэффициент «жесткости» техногенных факторов в целом также отражает «жесткость» воздействия этих факторов на показатели. Обозначая произведение  $\alpha \cdot k$  за  $k'$ , где  $k$  означает жесткость воздействия техногенных факторов на характеристики населения животных, получаем выражение, связывающее нормированные показатели обилия и пространственной структуры населения на расстоянии  $x$  км от источника воздействия с показателем жесткости  $k$  техногенных факторов, расстоянием от источника воздействия  $x$ , расстоянием между источником и фоном  $m$ :

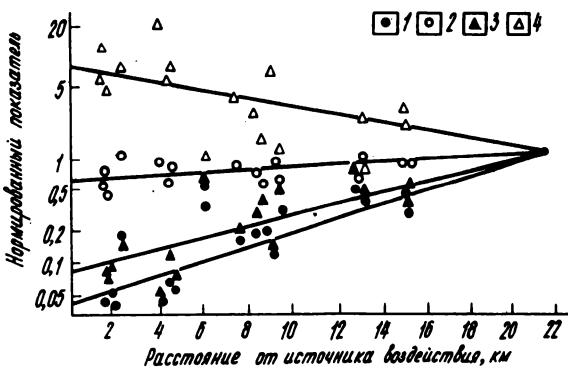
$$Y_x = e^{-k \cdot (m - x)}. \quad (4)$$

Для вычисления коэффициента жесткости  $k$  техногенных факторов прологарифмируем уравнение (4)

$$\ln Y_x = -k \cdot (m - x) = -k \cdot m + k \cdot x \quad (5)$$

и, воспользовавшись методом наименьших квадратов (Ферстер, Ренц, 1983), оценим коэффициент  $k$  последнего уравнения регрессии.

В случае, если влияние техногенных факторов на показатели обилия и пространственной структуры населения животных ока-



Изменение показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки по мере удаления от источника техногенного воздействия  
1 — общее обилие, 2 — частное обилие, 3 — заселенность территории, 4 — агрессированность

зывает определенное воздействие, то коэффициенты корреляции между  $\ln Y_{x,x}$  должны достоверно отличаться от нуля.

Применим разработанную нами процедуру для анализа изменения обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в пространстве «техногенный источник—фон», используя нормированные показатели этих параметров. Процедура нормирования показателей позволяет использовать всю информацию, полученную за весь период исследования.

Изменение нормированных значений показателей общего и частного обилия, заселенности и агрессивности населения рыжей полевки в зависимости от расстояния до источника техногенного воздействия в полулогарифмическом масштабе представлено на рисунке. В данном масштабе для всех показателей характерна линейная зависимость от расстояния до источника техногенного воздействия.

Наибольшее отрицательное воздействие техногенные факторы оказывают на общее обилие животных —  $I: \ln I = -0,144$  ( $m-x$ ), где  $m$  — расстояние от источника до фона. Показатель жесткости техногенных факторов ( $k=0,144 \pm 0,0072$ ) показывает, что по мере удаления от источника техногенного воздействия на 1 км логарифмированное значение нормированного показателя общего обилия возрастает на 0,144 (см. рисунок). Корреляция между логарифмированными значениями показателя и расстоянием от источника воздействия высока и равна 0,93, при  $df=20$  достоверно отличается от нуля ( $\alpha \leqslant 0,001$ ).

Существенно меньшее отрицательное влияние оказывают техногенные факторы на частное обилие особей в микростациях —  $A$ . В данном случае  $\ln A = -0,026$  ( $m-x$ ) и показатель жесткости техногенных факторов  $k=0,026 \pm 0,004$  значительно ниже, чем для общего обилия. Последнее еще раз подтверждает мнение о том, что частное обилие — несравненно более стабильная популя-

ционная характеристика по отношению к показателю общего обилия. По этой причине связь логарифмированных значений этого показателя с расстоянием от источника менее тесная:  $r=0,59$  ( $\alpha \leqslant 0,01$  при  $df=20$ ), что подчеркивает увеличение нормированного показателя частного обилия по мере возрастания расстояния от источника техногенного воздействия (см. рисунок).

Техногенная нагрузка также оказывает существенное воздействие на заселенность животными территории. Логарифмированные значения индекса заселенности возрастают по мере удаления от источника промышленного влияния. Связь между значениями этого показателя и расстоянием от источника воздействия положительна ( $r=0,88$ ,  $\alpha \leqslant 0,001$  при  $df=20$ ) и выражается следующим уравнением:  $\ln F = -0,118 \cdot (m-x)$ , где  $k=0,118 \pm 0,008$  оценивает «жесткость» техногенных факторов для данной характеристики и показывает, что по мере удаления от источника промышленного воздействия на 1 км логарифмированное значение нормированного показателя заселенности возрастает на 0,118.

Отметим, что воздействие техногенных факторов на общее обилие (0,144) складывается из воздействий, оказываемых этими факторами на частное обилие вида (0,026) и заселенность животными территории (0,118). Это вновь подчеркивает определяющую роль заселенности территории в формировании общего обилия вида и большую «чувствительность» этой характеристики к факторам техногенной природы. Значительная уязвимость заселенности территории при воздействии техногенных факторов в конечном итоге приводит к существенному вкладу этой характеристики в снижение общего обилия вида в зонах промышленного загрязнения.

В отличие от показателей обилия и заселенности, агрегированность населения по мере удаления от источника воздействия постепенно снижается, достигая наименьших значений на фоновой территории (см. рисунок). Связь между логарифмированными значениями нормированного показателя агрегированности и расстоянием от источника воздействия ( $x$ ) линейна и отрицательна ( $r=-0,759$ ,  $\alpha \leqslant 0,001$  при  $df=20$ ) и выражается следующим уравнением:  $\ln Ag = 0,093 \cdot (m-x)$ , где  $k=-0,093 \pm 0,011$ . В данном случае показатель жесткости техногенных факторов ( $-0,093$ ) равен разности соответственных значений коэффициентов воздействия техногенных факторов частного обилия (0,026) и заселенности (0,118), что вытекает из функциональной зависимости показателей агрегированности, частного обилия и заселенности. Это, в свою очередь, подчеркивает превалирующее значение последней характеристики в характере пространственного распределения населения рыжей полевки на обследуемых территориях.

Таким образом, изучение изменения обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки в пространстве «техно-

генный источник—фон» показывает, что значение этих характеристик населения в зависимости от удаления от источника воздействия изменяется по экспоненциальному закону. При этом нормированные показатели общего и частного обилия, заселенности территории по мере удаления от источника техногенного влияния постепенно нарастают, достигая на фоновой территории значения единицы. Для показателя агрегированности населения наблюдается обратная зависимость, т. е. наибольшая скученность животных характерна для территорий, прилегающих к источнику промышленного воздействия, по мере удаления от него агрегированности снижается, достигая минимального значения на фоновой территории.

Наибольшее влияние факторы техногенной природы оказывают на общее обилие, заселенность территории животными и их агрегированность. Влияние же техногенных факторов на частное обилие менее значительно. Также отметим, что главная роль в градиентном изменении показателей общего обилия и агрегированности в зависимости от удаления от источника промышленного влияния принадлежит показателю заселенности, что подчеркивает ведущую роль этого параметра в формировании обилия и пространственной структуры населения вида.

#### С П И С О К Л И Т Е Р А Т У РЫ

Безель В. С., Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Влияние техногенного загрязнения среды на динамику численности мелких млекопитающих в мозаичных местообитаниях // Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С. 37—42.

Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде // Журнал общественной биологии. 1989. Т. 50, № 2. С. 244—259.

Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей // Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига, 1980. С. 28—45.

Биология охраны природы / Под ред. М. Сулея, Б. Уилкокса. М.: Мир, 1983.

Вентцель Е. С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1969.

Гласс Дж., Стэнли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

Коли Г. Анализ популяций животных. М.: Мир, 1979.

Лукьянов О. А. Исследование относительного обилия и демографической структуры полевок рода *Clethrionomys* по результатам многодневного вылова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983.

Лукьянов О. А. Изменение основных размерных показателей полевок рода *Clethrionomys* в ходе многодневного вылова давилками // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 1988а. С. 49—63.

Лукьянов О. А. Исследованиеreprезентативности оценок популяционных параметров мелких млекопитающих, получаемых методом ловушко-линий // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск, 1988б. С. 64—79.

Лукьянов О. А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988в. № 1. С. 47—55.

Лукьянов О. А., Садыков О. Ф. Статистический анализ пространственной структуры // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 9—24.

Лукьянова Л. Е., Пястолова О. А., Лукьянов О. А., Микшич Н. В. Изучение популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия // Экология. 1990. № 2. С. 53—61.

Макфедден Э. Экология животных. М.: Мир, 1965.

Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1470—1486.

Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М., 1977. С. 93—110.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Петросян Л. А., Захаров В. В. Введение в математическую экологию. Л.: Изд-во ЛГУ, 1986.

Садыков О. Ф. Значение исследований пространственной структуры популяций // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 3—8.

Садыков О. Ф., Баженов А. В., Жигальский О. А., Лукьянов О. А. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних поясов гор Южного Урала // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 84—86.

Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964.

Тимофеев В. И. Аэровизуальная оценка пространственного распределения обыкновенной полевки в агроценозах // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 39—72.

Ферстер Э., Ренц В. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983.

Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977.

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Свердловск, УФАН СССР, 1960.

Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456—1469.

Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии // Экология. 1972. № 6. С. 13—19.

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

Элтон Ч. Экология животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1934.

Brown J. L. Territorial behavior and population regulation in birds // Wilson Bull. 1969. V. 81. P. 293—329.

Cannon H. L. Lead in vegetation // Geol. Surv. Profess. Pap. 1976. N 957. P. 53—72.

Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds // Acta Biotheor. 1969. V. 19. P. 16—36.

Okubo A. Diffusion and ecological problems: Mathematical models. Berlin; Heidelberg; N-Y: Springer-Verlag, 1980. V. 10.

Whitford P. B. Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth // Ecology. 1949. N 30. P. 199—208.