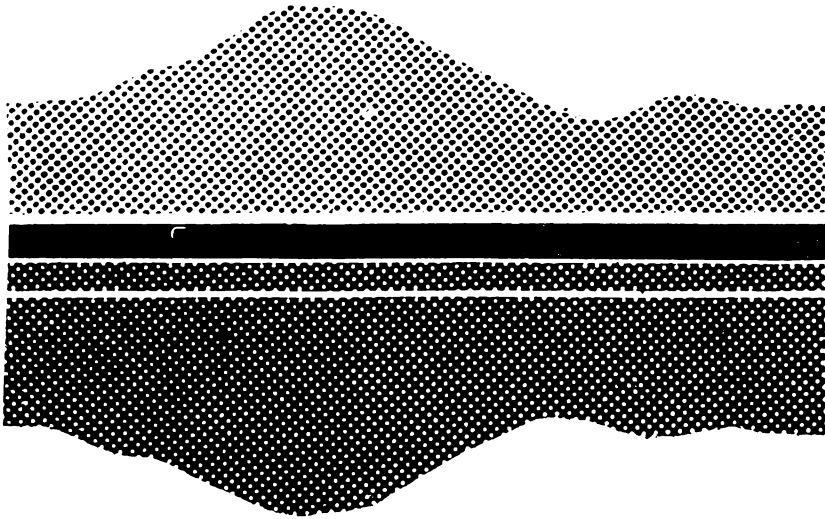


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

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 морфофизиологические и цитологические особенности. Значительное место отведено проблемам зооиндикации 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

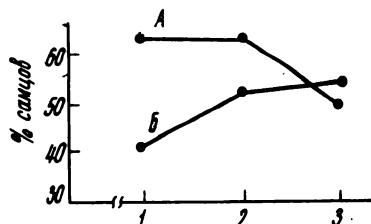
**ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Структура популяции в известной мере является отражением основных происходящих в ней процессов — размножения и смертности (Европейская..., 1981). Интенсивность и сбалансированность этих процессов в конечном итоге формируют демографическую структуру населения животных (Коли, 1979). Поэтому можно предположить, что воздействие негативных факторов антропогенной природы на демографические процессы, протекающие в популяциях, приводит к существенным изменениям демографической структуры вида. Последнее (несмотря на некоторую противоречивость) показано многими авторами, изучавшими воздействие антропогенных факторов на демографические характеристики (плодовитость, смертность, число поколений, скорость созревания животных) и половозрастную структуру мелких млекопитающих (Исаев, 1975; Исаев, Покаржевский, 1978; Дьяконов, Кубанцев, 1978; Большаков, Кубанцев, 1984; Литвинчук, 1984; Игнатова, 1986; Катаев, 1987, 1989; и др.).

Исходя из представления о популяции как самоорганизующейся системы (Наумов, 1977 а; Шилов, 1977), можно ожидать, что в условиях антропогенного воздействия большую роль в демографических процессах будут играть компенсаторные механизмы, способствующие адаптации населения к этим воздействиям. Исходя из сформулированных положений, перейдем к основной цели нашего исследования — анализу демографической структуры населения рыжей полевки, обитающей в условиях воздействия техногенных факторов.

Для анализа демографической структуры населения рыжей полевки мы использовали данные, полученные в период с 1987 по 1989 гг. по пятисуточным отловам животных на техногенных и фоновой территориях (табл. 1). Исследования проводили на трансектах, размещенных на территориях, прилегающих к двум предприятиям медеплавильного производства. В качестве фоновой территории использовали заповедную зону, расположенную в 22 и 56 км от источников промышленного загрязнения.

Рис. 1. Изменение доли самцов среди особей трех функциональных групп рыжей полевки, %



1—3 — функциональные группы: 1 — перезимовавшие, 2 — размножающиеся, 3 — неразмножающиеся сеголетки на техногенных (А) и фоновой (Б) территориях

Для анализа демографической структуры населения рыжей полевки животных делили на группы по комплексу таких признаков, как масса и размеры тела, степень развития тимуса, состояние генеративной системы. На основании этих признаков для каждого пола были выделены три функциональные группы: перезимовавшие особи, размножающиеся и неразмножающиеся сеголетки.

Анализ демографической структуры населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях выявил ряд особенностей. На сравниваемых территориях демографическая структура населения (соотношение как полов, так и функционально-возрастных групп) существенно различается ($\alpha \leq 0,001$; $\chi^2 = 171,2$ при $df = 5$). Общее соотношение полов, суммарное по всем функциональным группам у животных фоновой территории сбалансировано ($\alpha > 0,1$; $\chi^2 = 2,1$, $df = 1$), в то время как на техногенных территориях оно смещено в пользу самцов (58%) ($\alpha \leq 0,001$; $\chi^2 = 12,4$ при $df = 1$). К тому же на этих территориях закономерности изменения соотношения полов с увеличением возраста животных различны. Так, для техногенных территорий характерно возрастание доли самцов среди перезимовавших особей и размножающихся прибылых (до 63%) по сравнению с неполовозрелыми сеголетками (51%), в то время как для фоновой территории имело место противоположное явление — снижение доли самцов среди перезимовавших животных (до 41%) по сравнению с неразмножающимися прибылыми (54%) (рис. 1). Этот факт существен, поскольку подчеркивает специфику процессов формирования соотношения полов населения техногенных и фоновой территорий. В естественных условиях окружения соотношение полов среди перезимовавших особей рыжей полевки смещено, как правило, в сторону преобладания самок (Европейская..., 1981; Большаков, Кубанцев, 1984). Это объясняется тем, что в период размножения гибель постоянно активных самцов увеличивается, тогда как ведущие более скрытый образ жизни беременные и кормящие самки имеют больше шансов выжить.

Соотношение функциональных групп рыжей полевки (см. табл. 1), отражающих возраст и физиологическую зрелость особей, на сравниваемых территориях существенно различается ($\alpha \leq 0,001$; $\chi^2 = 142,2$ при $df = 2$). В населении рыжей полевки фоновой территории преобладают неполовозрелые прибылые (70%), в то время как на техногенных — половозрелые животные (58%), включающие как перезимовавших особей, так и раз-

множающихся сеголеток. Подобное явление обнаружено в популяции кустарниковой полевки, населяющей биогеохимическую молибденовую провинцию Анкавана (Сюзюмова, Карагезян, 1986).

Проанализируем основные причины, связанные с процессами воспроизводства и гибели животных, которые могут приводить к различию функционально-возрастной структуры населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях. Можно предполагать, что следующие три причины могут приводить к преобладанию половозрелых животных в населении техногенных зон по сравнению с фоном:

1) пониженная интенсивность размножения животных в техногенных зонах по сравнению с контролем;

2) повышенная гибель прибылых особей на техногенных территориях, связанная с дополнительными негативными воздействиями совокупного антропогенного фактора;

3) более интенсивная скорость созревания сеголеток на техногенных территориях, приводящая в итоге к повышению доли половозрелых сеголеток в населении и снижению доли неполовозрелых.

Эти причины, на наш взгляд, как отдельно, так и при совместном влиянии могут приводить к существенным различиям функционально-возрастной структуры населения техногенных и фоновой территорий.

Проанализируем последовательно каждую из гипотез. Рассмотрим интенсивность размножения животных на сравниваемых территориях. Оценим ее по следующим показателям: частоте пометов на половозрелую самку и характеристикам плодовитости (среднее число эмбрионов в помете и среднее число желтых тел беременности на самку). При этом следует отметить, что показатель частоты пометов на половозрелую самку является, по видимому, смещенной оценкой действительной частоты пометов, поскольку он оценивается на основе числа рядов плацентарных пятен, выделяемых по их различной интенсивности, а также по наличию эмбрионов в матке. Используя эти признаки, можно в полевых условиях выделять до трех пометов у самки (два ряда плацентарных пятен и наличие эмбрионов). При этом необходимо учитывать, что скорость рассасывания плацентарных пятен так же, как и рубцов беременности, неодинакова и характеризуется значительной индивидуальной изменчивостью, а также связана с размерами пометов, интервалами между родами у самок (Тупикова, 1964; Alibhai, 1982). Последнее в итоге приводит к несоответствию числа рядов плацентарных пятен числу последовательных беременностей самок. Несмотря на некоторое смещение, оценка числа пометов тем не менее тесно коррелирована с действительным числом пометов (Grimnes, Semb-Johansson, 1988), поэтому может с достаточным основанием использоваться в качестве оценки последней.

Исходя из изложенного, проанализируем интенсивность размножения рыжей полевки на техногенных территориях и в заповедной зоне. Репродуктивная характеристика половозрелых самок на сравниваемых территориях приведена в табл. 2. Из этих данных следует, что интенсивность размножения животных на техногенных территориях не только не ниже, но даже выше по сравнению с фоновой территорией. Плодовитость самок, оцененная по среднему числу эмбрионов, на техногенных территориях достоверно выше (5,9), чем на фоновой (5,4) ($\alpha \leq 0,01$; $t = 2,62$ при $df = 153$). Потенциальная плодовитость самок, оцениваемая по количеству желтых тел беременности, в зонах техногенного воздействия также оказалась выше (6,5) по сравнению с фоновой территорией (5,8) ($\alpha \leq 0,01$; $t = 2,6$ при $df = 143$). Оценки же числа пометов для сравниваемых территорий статистически не различаются ($\alpha > 0,05$; $t = 1,68$ при $df = 469$). Следует отметить, что эмбриональная смертность оказалась несколько выше для рыжей полевки техногенных территорий по сравнению с фоновой. Последнее относится как к доимплантационной (отношение разности между средним числом желтых тел беременности и эмбрионов к числу желтых тел, умноженное на 100%), так и к постимплантационной гибели (доля самок с резорбирующимися эмбрионами; в данном случае встречалась резорбция только единичных эмбрионов).

Из проведенного анализа следует, что гипотеза о пониженной интенсивности размножения животных на техногенных территориях по сравнению с фоновой зоной не подтверждается, и для объяснения различий в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на сравниваемых территориях необходимо привлечь другие гипотезы.

Проанализируем гипотезу о повышенной гибели сеголеток на территориях, подверженных техногенному воздействию, по сравнению с фоновой территорией. При этом естественно предполагать, что в случае, если техногенное воздействие на прибылых особей несущественно, то их доля в населении техногенных территорий должна равняться соответствующей доле на фоновой территории. Более того, в рассматриваемом случае из-за более интенсивного размножения животных техногенных зон доля молодняка в населении рыжей полевки должна даже несколько превышать аналогичную характеристику населения заповедной территории. При негативном воздействии техногенных факторов на выживаемость молодых особей доля прибылых зверьков в населении техногенных территорий должна снижаться, поэтому логично в качестве относительной оценки выживаемости молодняка на техногенных территориях по сравнению с заповедной зоной предложить отношение числа сеголеток на одну перезимовавшую особь на сравниваемых территориях. (Данные, используемые для этого анализа, приведены в табл. 1.).

Для получения полной картины мы используем суммарные

Таблица 1

**Демографическая структура населения рыжей полевки
на техногенных и фоновой территориях**

Территория исследования	Демографическая группа				
	Пол	Перезимовавшие особи	Размножающиеся сеголетки	Неполовозрелые сеголетки	Σ
Техногенные	самки	49/9,7	60/11,9	104/20,6	213/42,2
	самцы	84/16,6	102/20,2	106/21,0	292/57,8
	Σ	133/26,3	162/32,1	210/41,6	505/100
Фоновая	самки	175/9,9	116/6,5	566/31,9	857/48,3
	самцы	123/6,9	127/7,2	668/37,6	918/51,7
	Σ	298/16,8	243/13,7	1234/69,5	1775/100

Примечание. В числителе — число животных данной демографической группы, знаменателе — % от суммарного числа животных, отловленных на данной территории.

Таблица 2

**Репродуктивная характеристика размножающихся самок
на техногенных и фоновой территориях**

Территория исследования	Число пометов			Показатель плодовитости			Смертность, %*	
	n	Оценка	n	Эмбрионы	n	Желтые тела	до имплантации	эмбриональная
Техногенные	104	1,63±0,041	53	5,91±0,166	50	6,51±0,257	9,2	5,7
Фоновая	367	1,71±0,024 t=1,68	102	5,37±0,122 t=2,62	95	5,76±0,132 t=2,6	6,8	2,9

* Доля самок с резорбированными эмбрионами, %.

Таблица 3

**Характеристика смертности перезимовавших особей на техногенных
и фоновой территориях (по данным пятисуточных отловов)**

Территория исследования	Первый период	Второй период	Промежуток между периодами, сут	Мгновенная смертность, d	Смертность за месяц, % 100 · (1 _e - d · 30)
Техногенные	7740/0,672	4610/0,195	46	0,027	55,5
Фоновая	2790/1,9	2700/0,704	43	0,023	49,8

Примечание. В числителе — число л/с, в знаменателе — обилие на 100 л/с.

данные по самцам и самкам. Доля прибылых в населении полевки техногенных территорий (73,7%) оказалась достоверно ниже аналогичной характеристики населения фона (83,2%) ($\alpha \leq 0,001$; $\chi^2 = 23,3$ при $df = 1$). В техногенных зонах на одну перезимовавшую особь приходилось 2,8 прибылых, в то время как на фоновой территории практически вдвое больше — 4,96. На этом основании можно считать, что выживаемость прибылых особей на техногенных территориях существенно ниже, чем на фоновой, и составляет 56,4% от выживаемости сеголеток заповедной территории. Таким образом, из-за дополнительного негативного воздействия техногенных факторов гибель прибылых особей в техногенных зонах на 43,6% превышает соответствующую характеристику населения фоновой территории. Этот факт хорошо согласуется с полученными данными о повышенной эмбриональной смертности животных в техногенных зонах и позволяет полагать, что повышенная интенсивность размножения животных в условиях техногенного воздействия является, скорее всего, компенсаторным механизмом, позволяющим популяции адаптироваться к дополнительному негативному воздействию техногенных факторов.

Следует отметить, что повышенная гибель животных в условиях техногенного воздействия характерна не только для прибылых особей, но также и для перезимовавших животных. Оценки смертности последних получены на основе учета их обилия в начале и конце летнего сезона. В данном случае очевидно, что обилие перезимовавших особей в течение летнего сезона должно постепенно снижаться вследствие их гибели. Значительное число эмпирических данных показывает, что снижение численности животных определенной возрастной группы со временем с достаточной высокой степенью приближения описывается экспоненциальной зависимостью (законом снижающейся геометрической прогрессии) (Макфедьен, 1965; Одум, 1975; Коли, 1979; Пианка, 1981). Принимая это утверждение за основу, можно оценить мгновенную смертность перезимовавших особей, располагая информацией по обилию животных (I_1 и I_2) в два разных периода обследования, разделенных временным промежутком t . В данном случае

$$d = (\ln I_1 - \ln I_2) / t.$$

(Коли, 1979). Этот показатель связан с показателем гибели животных D_t за определенный промежуток времени t зависимостью:

$$D_t(\%) = (1 - e^{d \cdot t}) \cdot 100\%.$$

Применяя эту процедуру для анализа обилия перезимовавших особей в два разных периода обследования, мы обнаружили (см. табл. 3), что смертность перезимовавших особей в техно-

генных зонах выше (56%/мес), чем на фоновой территории (50%/мес). Но эти различия несравнимы с различиями показателей смертности прибылых особей на фоновой и техногенных территориях, последние существенно выше. Это может объясняться различием жизненных ситуаций, в которых оказываются молодые и зрелые животные на техногенных территориях. Выживаемость прибылых в условиях ограниченного числа микростаций техногенной среды в первую очередь определяется успешностью поиска подходящих микроучастков. На стадии поиска, по-видимому, и гибнет большая часть сеголеток. В случае же успешного выбора подходящих микростаций животные как бы уходят из-под прямого влияния техногенных факторов и вероятность их выживания поэтому может существенно возрастать. Последнее, вероятно, и характерно для перезимовавших особей, прошедших «сито» предшествующего поискового этапа.

Полученные нами факты однозначно свидетельствуют, что в условиях повышенной техногенной нагрузки смертность особей рыжей полевки возрастает. Гибель особенно велика для группы прибылых особей, что полностью подтверждает гипотезу о повышенной смертности сеголеток на техногенных территориях и в значительной степени объясняет различия в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на фоне и территориях, подверженных техногенному воздействию. Но это, в свою очередь, не исключает правомерности гипотезы о более интенсивном созревании сеголеток в техногенных зонах, компенсирующем дополнительные потери животных и вносящем определенный вклад в функционально-возрастную структуру населения. Проверку этой гипотезы проведем следующим образом. Если скорость созревания сеголеток не различается на сравниваемых территориях, то отношение размножающихся прибылых к перезимовавшим на этих территориях будет одинаковым. В случае, если в одной из сравниваемых зон интенсивность созревания будет выше, то соответственно и отношение размножающихся сеголеток к перезимовавшим животным должно возрасти во столько раз, во сколько выше скорость созревания.

Анализ данных (см. табл. 1) показывает, что доля (54,9%) размножающихся прибылых среди половозрелой части населения рыжей полевки на техногенных территориях существенно превосходит эту характеристику населения (45,1%) фоновой территории ($\alpha \leq 0,01$; $\chi^2 = 7,65$ при $df = 1$). На техногенных территориях на одного перезимовавшего приходится по 1,22 размножающемуся прибылому зверьку, в то время как на фоновой — 0,82. Таким образом, интенсивность созревания сеголеток на техногенных территориях приблизительно в 1,5 раза превышает аналогичную характеристику населения фоновой территории, что в очередной раз подчеркивает важность саморегулирующих механизмов адаптации популяций к неблагоприятным условиям среды.

Таким образом, в популяциях рыжей полевки на техногенных территориях демографические процессы, связанные с рождаемостью, гибелью, созреванием особей протекает по-разному. Вследствие неблагоприятного воздействия техногенных факторов смертность животных в зонах промышленного влияния существенно повышена, что в результате обратной связи приводит к интенсификации процессов воспроизводства населения. Воспроизводство животных на техногенных территориях увеличивается как за счет возрастания скорости созревания сеголетов, так и за счет повышения плодовитости полевок. Этот ответ популяции на воздействие негативных техногенных факторов и позволяет в какой-то степени компенсировать повышенную дополнительную гибель животных.

Своеобразие демографических процессов в конечном итоге определяют различия в функционально-возрастной структуре населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях. Функционально-возрастная структура населения техногенных зон в основном определяется взаимно дополняющими процессами, связанными с повышенной гибелью прибылых и повышенной скоростью созревания выживших молодых животных. Другие процессы, связанные с повышенной гибелью перезимовавших особей, более выраженной эмбриональной смертностью, увеличенной плодовитостью рыжей полевки на техногенных территориях, также подчеркивают негативное воздействие техногенных факторов, но не вносят больших изменений в функционально-возрастную структуру населения.

Природные популяции животных относятся к открытым биологическим системам, большую роль в поддержании целостности которых играют миграционные процессы (Петрусевиц, 1962; Наумов, 1977; Шилов, 1977; Щипанов, 1987). Ненаправленно перемещающиеся особи почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Эти особи, по мнению Н. П. Наумова (1977), выполняют информационную роль между структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен. По-видимому, не менее значительна их роль в освоении новых территорий. Поэтому есть все основания полагать, что миграционная структура населения рыжей полевки на техногенных и фоновой территориях будет различной. Для исследования этого положения мы использовали анализ (Лукиянов, 1988, 1989), который позволяет на основе последовательных суточных отловов животных количественно оценивать численность оседлых животных, обитающих на территории изъятия, а также поток проходящих через территорию отлова и уловистость животных.

Последовательные суточные уловы рыжей полевки, полученные на техногенных и фоновой территориях и выраженные в виде относительной численности животных на 100 ловушек, представлены на рис. 2. Для техногенных территорий мы располагаем

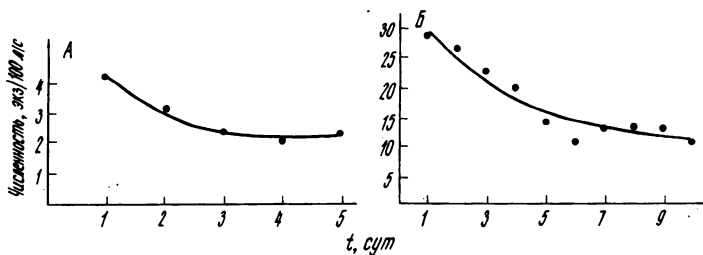


Рис. 2. Кривые вылова рыжей полевки на техногенных (А) и фоновой (Б) территориях

А: $N=4,1$, $M=3,7$, $p=0,56$; Б: $N=81,4$, $M=36,1$, $p=0,26$, где N — численность оседлых особей, M — поток мигрирующих особей за сутки, p — улавливаемость животных

данными по пятисуточным отловам, а для фоновой — десятисуточным (для этого анализа различия в продолжительности изъятия значения не имеют, хотя более длительное изъятие, как правило, дает и более достоверную информацию). Всего в зонах техногенного воздействия и на фоновой территории было отработано 12 650 и 12 750 л/с и отловлено 364 и 2196 особей, соответственно.

Обработка кривых вылова (см. рис. 2) по предложенной ранее процедуре (Лукьянов, 1989) показала, что численность оседлых особей в техногенных зонах составляла 4,1 на 100 л/с, суточный поток транзитных особей был равен 3,7 на 100 л/с, улавливаемость — 56%/сут. Коэффициент подвижности населения, равный отношению проходящих к оседлым особям, в данном случае был равен 90,5% (этот коэффициент по смыслу близок к показателю, предложенному Н. И. Наумовым (1955)). На фоновой территории население характеризовалось следующими показателями: численность оседлых особей — 81,4 животных на 100 л/с, суточный поток мигрантов — 36,1 особей на 100 л/с, улавливаемость животных — 26%/сут., коэффициент подвижности населения — 44,3%.

Из полученных характеристик наибольший интерес представляют коэффициент подвижности населения и улавливаемость животных. Первая характеристика отражает в целом интенсивность миграционных процессов, протекающих в популяциях, вторая же в значительной степени зависит от поисковой активности животных (Смирнов, 1964; Коли, 1979; Лукьянов, 1988, 1989; Gurnell, 1978).

Коэффициент подвижности населения на техногенных территориях вдвое выше, чем на фоновой, что может, вероятно, служить иллюстрацией авторегуляторной информационной роли проходящих особей в поддержании целостности пространственной структуры вида в условиях разреженной плотности. Поддержание необходимого уровня информационных контактов в

пессимальных условиях техногенной среды, а также, вероятно, и ограниченность кормовых ресурсов могут определять повышенную поисковую активность особей, что в итоге и может объяснить двукратное возрастание уловистости рыжей полевки на техногенных территориях по сравнению с фоновой.

Отмеченный эффект возрастания подвижности населения в техногенной среде хорошо согласуется с данными о возрастании подвижности населения в pessимальных условиях существования, причем вне зависимости от того, имеет ли это отношение к периферии ареала либо к фазе депрессии численности популяций (Наумов, 1955; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Кутенков, 1979, 1979а; Stickle, 1960).

Таким образом, приспособление рыжей полевки к воздействию негативных техногенных факторов определяется высокой экологической валентностью данного вида. В популяциях рыжей полевки в условиях техногенного воздействия вырабатываются специфические демографические особенности, позволяющие животным существовать в этих условиях среды. В первую очередь это связано с интенсификацией процессов воспроизводства, что выражается в увеличении плодовитости животных и более раннем созревании молодых особей. Одновременно с этим механизм регуляции информационных связей между особями в популяции приводит к повышению подвижности населения, что в итоге позволяет поддерживать целостность популяционной структуры вида в условиях разреженной плотности. Эти адаптации — ответная реакция популяции на негативное воздействие, они позволяют компенсировать повышенную смертность животных в техногенных условиях.

Приведенные данные в целом подтверждают, а также и далее развивают концепцию адаптации популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям существования, предложенную уральскими экологами (Шварц, 1959а, б, 1963, 1980; Шварц и др., 1964; Пястолова, 1967; Большаков, 1969, 1972; Шварц, Большаков, 1979). По этой концепции, приспособление популяций широко распространенных видов к экстремальным условиям Субарктики и горным условиям связано с большей интенсификацией процессов жизнедеятельности по сравнению с популяциями, обитающими в нормальных условиях существования (центр ареала вида, равнинные популяции). Это выражается в раннем половом созревании животных, увеличении численности помета и периода размножения, что позволяет компенсировать повышенную гибель животных в экстремальных природных условиях существования.

Таким образом, комплексы адаптаций вида к экстремальным условиям как природной, так и техногенной среды аналогичны и характеризуют общую неспецифическую реакцию популяций эврибионтных видов к экстремальным условиям существования. Это подчеркивает активную роль популяционных систем, позволяющих

виду осваивать уже имеющиеся и вновь возникающие экстремальные условия существования — основу эволюционных преобразований вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 28—36.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972.

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984.

Дьяконов В. Н., Кубанцев Б. С. Влияние биологического метода борьбы на популяционные характеристики обыкновенной полевки в условиях северных районов Нижнего Поволжья // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1978. С. 126—135.

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981.

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

Игнатов Н. К. Население мышевидных грызунов в зоне импактного техногенного воздействия // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. М., 1986. С. 55—56.

Исаев С. И. Некоторые вопросы экологии размножения диких грызунов в связи с обитанием в загрязненных ^{90}Sr биогеоценозах // Экология. 1975. № 1. С. 45—51.

Исаев С. И., Покаржевский А. Д. Рост и половое созревание лесных мышей при повышенном содержании ^{90}Sr в биогеоценозе // Экология. 1978. № 3. С. 64—68.

Катаев Г. Д. Влияние измененной окружающей среды на состояние мелких млекопитающих северной тайги // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. С. 89—90.

Катаев Г. Д. Мелкие млекопитающие как индикаторы состояния окружающей среды на Кольском полуострове // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л., 1989. Вып. 5. С. 228—235.

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

Кутенков А. П. Использование территории европейской рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber.) в разных типах лесов заповедника «Кивач». Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979 а.

Кутенков А. П. Использование территории рыжей полевкой в условиях низкой плотности популяций // Зоол. журн. 1979 б. Т. 58, вып. 2. С. 234—240.

Литвинчук Н. К. Некоторые данные по накоплению тяжелых металлов в организме азиатской лесной мыши // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Пущино, 1984. С. 117—118.

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

Лукьянов О. А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одностепенной ловушки // Экология. 1989. № 2. С. 32—41.

Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1966.

Наумов Н. П. Изучение подвижности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179—202.

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

- Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М., 1977 а. С. 336—397.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.
- Петрусевич К. К. Экологическая характеристика мигрирующей части популяции мелких грызунов // Вопр. экологии. М., 1962. Т. 6. С. 116.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981.
- Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967.
- Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1964.
- Сюзюмова Л. М., Карагезян А. Р. Особенности экологии кустарниковой полевки и лесной мыши в Анкаване // Техногенные элементы и животный организм. Свердловск, 1986. С. 14—22.
- Тупикова Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М., 1964. С. 154—191.
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широкораспространенных видов полевок на Крайнем Севере // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959 а. Т. 1, вып. 1. С. 239—254.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959 б. Т. 1, вып. 1. С. 177—219.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1963. Т. 1, вып. 33.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980.
- Шварц С. С., Большаков В. Н. Экология субарктических *Micromammalia* Западной Сибири и их роль в экосистемах // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 3—20.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 4. С. 483—487.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Щипанов Н. А. Функциональная структура популяции и синантропизм мелких млекопитающих // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987. Ч. 1. С. 78—80.
- Alibhai S. K. Persistence of placental scars in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* // J. Zool. 1982. V. 197. N 2. P. 157—162.
- Grimnes A., Semb-Johansson A. Duration and reliability of placental scars in the Norwegian lemming *Lemmus lemmus* (L.) // Fauna Norv. Ser. A. 1988. V. 9. P. 53—57.
- Gurnell J. Observations on trap response in confined populations of wood mice, *Apodemus sylvaticus* // J. Zool. Lond. 1978. V. 185. N 2. P. 279—287.
- Stickel L. F. Peromyscus ranges at high and low population densities // Mammal. 1960. V. 41, N 4. P. 433—441.