

ВЛИЯНИЕ ЭКОТОНА НА ГРАНИЦЕ НАРУШЕННЫХ ВЕТРОВАЛОМ И ПОЖАРОМ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗОВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ГРЫЗУНОВ И МИКРОСРЕДОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ИХ МЕСТООБИТАНИЙ

© 2017 г. Л. Е. Лукьянова

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

e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 09.03.2016 г.

Выявлено, что условия среды, сложившиеся на границе лесных биоценозов, нарушенных ветровалом и пожаром, на разных стадиях восстановительных сукцессий оказывают положительное влияние на общую численность грызунов, однако в формировании микросредовой структуры их местообитаний роль экотона неоднозначна. На размеры площади покрытия участков кустарником и численность подроста сложившийся комплекс абиотических и биотических условий в экотоне оказывает положительное воздействие, на других микросредовых характеристиках (покрытие травянистой растительностью и мхом) краевой эффект проявляется негативно либо он нейтрален.

Ключевые слова: экотон, краевой эффект, ветровал, пожар, биоценоз, грызуны, микросреда, заповедник.

DOI: 10.7868/S036705971703009X

В экологии существует понятие экотон – переходная зона, где соприкасаются границы двух отличающихся местообитаний или сообществ, и связанное с ним явление краевого эффекта, обозначающее тенденцию к увеличению разнообразия и плотности организмов на границе сообществ. Однако рост численности биоты в краевых местообитаниях – не универсальный процесс, поскольку реакция живых организмов на условия среды обитания в экотонах неоднозначна [1, 2]. В связи с этим выделяют три типа “экологического отклика” биоты краевых зон, т.е. влияние экотона может быть позитивным, негативным или нейтральным [3], когда соответственно плотность (или численность) организмов в краевых местообитаниях увеличивается, снижается либо остается неизменной.

Показано [4–6], что между сообществами растений и животных лесных краевых зон существует динамическое взаимодействие, а гетерогенность пограничного ландшафта может иметь стабилизирующий эффект для популяций разных видов. Мелкие млекопитающие, являясь важным биотическим компонентом природных экосистем, играют существенную роль в потоке энергии и возобновлении биоценозов, поэтому широко используются в экологических исследованиях в качестве модельных объектов. Большинство работ посвящено изучению структуры населения грызунов и мелких насекомоядных животных,

обитающих в пограничных лесных биоценозах, фрагментированных антропогенным воздействием. Из-за различий в экологических предпочтениях реакция одних видов на условия краевых местообитаний положительна [6–8], для других краевой эффект противоположен [6, 9–13]. Наряду с этим негативное влияние экотона может быть связано с повышением риска хищничества в краевых местообитаниях [14, 15].

Воздействие таких природных факторов, как пожары, приводит к образованию четких границ между сообществами [1]. Мозаичность местообитаний, формирующаяся на границе участков, включающая древесный, кустарниковый и травянистый ярусы, а также открытые пространства, образовавшиеся после пожаров, оказывает влияние не только на физические свойства биотических условий животных (ветер, температуру, снежный покров, освещенность), но и отражается на структуре их населения. Изучение особенностей формирования численности животных в краевых местообитаниях на границе анемогенных и пирогенных биоценозов имеет важное экологическое значение для решения проблем лесного менеджмента, а также для сохранения биоразнообразия экосистем в целом [2, 3, 16].

Цель настоящей работы – изучить влияние экотона на формирование численности грызунов и основные микросредовые характеристики их местообитаний на границе лесных биоценозов,

образованных после воздействия природных катастрофических факторов – ветровала и пожара.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (57°20′–57°31′ с.ш., 59°30′–59°50′ в.д.) в 1998–2011 гг. Природа заповедника характерна для южной тайги Урала, в которой в качестве зональных типов растительности представлены в основном пихтово-еловые (бореальные) леса. В июне 1995 г. охраняемые биоценозы подверглись воздействию катастрофического ветровала, которым в разной степени были затронуты все леса заповедника. Позже нарушенные ветровалом лесные биоценозы дважды (1998 и 2010 гг.) подверглись мощному пирогенному воздействию. Оба пожара имели природный характер – они возникли от молний во время “сухих гроз”. После первого пожара (1998 г.) на обширной части заповедника накопилось большое количество горючего материала в течение трех засушливых летних сезонов после ветровала. На исследуемой нами заповедной территории площадью 4 га, включающей участки крупнопоротникового и липнякового типов пихто-еловых лесов, расположенных на пологом склоне горы Липовый Сутук, от ветровала пострадало до 90% древесного яруса [17]. Первый пожар охватил около половины площади исследуемой нами территории (2 га), в результате этого между незатронутым огнем ветровальным (анемогенным) и сгоревшим (пирогенным) участками появилась граница, выраженная благодаря сохранившемуся подросту березы пушистой (*Betula pendula*) на ветровальном участке, и сформировался своеобразный экотон. Второй интенсивный пожар (2010 г.) в отличие от первого охватил исследуемую территорию полностью, вследствие чего анемогенный участок подвергся пирогенному воздействию первично, а гаревый (пирогенный) – вторично.

На нарушенных участках заповедной территории проводили отловы мелких млекопитающих стандартным методом ловушко-линий [18]. Общее число ловушек составило 200 шт. Их расставляли в виде линейной трансекты на расстоянии 10 м друг от друга (общая протяженность линии составила 2 км). Граница, возникшая после первого пожара между несгоревшим (анемогенным) и гаревым (пирогенным) участками, прошла через центр линии, в результате этого по обе стороны от границы на смежных участках находилось по 100 ловушек. Условно было принято, что экотон имеет ширину 400 м и включает граничащие анемогенную зону I, равную 200 м (со стороны ветровального участка), и аналогичную по ширине зону II со стороны пирогенного участка.

Ловушки экспонировали пять суток и снабжали постоянными порядковыми номерами, что позволяло картировать места отловов животных, а также проводить количественные описания среды микроместообитаний грызунов. Для оценки микросредовых характеристик использовали методику, предложенную О.А. Лукьяновым и Г. Буяльской с некоторыми изменениями и дополнениями [19].

Сравнительный анализ динамики численности грызунов проводили на основе материала, собранного на начальных стадиях постпирогенного восстановления нарушенных биоценозов после первого и повторного пожаров (1998, 2010 и 2011 гг.), на ранней сукцессионной стадии (2001 г.) и в ходе развития восстановительных процессов (2004 и 2007 гг.). Исследование по изучению влияния краевого эффекта на формирование численности грызунов проводили поэтапно. На первом этапе анализировали данные по отловам животных, попавшихся за первые пять суток в приграничные (20 шт. в зонах I и II) и в отдаленные от границы ловушки (также 20 шт. со стороны каждого из участков). Учитывая, что абсолютные значения численности разных видов имели большой разброс, мы проводили их логарифмирование по формуле $\lg X + 1$. На втором этапе сравнивали значения суммарной численности грызунов в экотоне между зонами I и II и соответственно между отдаленными (контрольными) зонами двух участков. На заключительном этапе объединяли данные по численности животных за те годы, где отличия между зонами выявлены не были, и анализировали их усредненные значения по результатам отловов в 40 ловушек в экотоне и контроле.

В целом для данного исследования использован материал по отловам грызунов в 80 ловушек. Вокруг каждой из них в пределах 80 квадратов площадью 10 м² (с ловушкой в центре) нами было проведено количественное описание по четырем основным микросредовым характеристикам, определяющим кормо-защитные условия местообитаний животных: площадь покрытия участков (м²) травянистой растительностью, кустарником и мхом, а также учитывали численность (экз.) древесного подростка. Первое количественное описание проведено через год после первого пожара (1999 г.), затем через каждые четыре года (2003, 2007 и 2011 гг.) были выполнены повторные описания. Таким образом, в сумме на 80 квадратах было проведено 320 описаний. Места расстановки ловушек на протяжении всего периода исследований не менялись, что позволяло изучать динамику численности мелких млекопитающих и микросредовые характеристики в одних и тех же местообитаниях на разных стадиях посткатастрофического восстановления.

В работе использован материал по отловам 363 особей 6 видов грызунов: лесные полевки – рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), красно-серая (*Cl. rufocanus* Sund.) и красная (*Cl. rutilus* Pall.); серые полевки – темная (пашенная) (*Microtus agrestis* L.) и полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), а также малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall.).

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе “Statsoft STATISTICA for Windows 6.0” с использованием множественного регрессионного анализа и непараметрического критерия Манна–Уитни для проведения парных сравнений значений переменных в независимых выборках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Очевидно, что роль краевого эффекта в формировании структуры среды местообитаний грызунов может быть охарактеризована значениями конкретных показателей. Результаты количественного описания микросредовых характеристик местообитаний животных в краевых зонах и на расстоянии 1000 м от границы нарушенных участков на разных стадиях посткатастрофического восстановления лесных биоценозов оказались неоднозначными. Сравнение размеров площади покрытия микроучастков травянистой растительностью на начальных постпирогенных сукцессионных стадиях (1999 и 2011 гг.) выявило отличия между краевыми и отдаленными от границы биотопами как на анемогенном (зона I), так и на пирогенном (зона II) участках.

Использование непараметрического критерия Манна–Уитни показало, что в 1999 г. эта микросредовая характеристика на двух участках на расстоянии 200 м от границы была статистически значимо ниже по сравнению с ее значениями на удалении от границы ($U = 85$; $Z = 3.11$; $p = 0.001$ и $U = 65$; $Z = 3.65$; $p < 0.001$ соответственно), что свидетельствует о негативной роли экотона в формировании данного показателя среды микроместообитаний животных (см. таблицу и рис. 1, I). На размеры площади мохового покрытия пирогенного участка на начальной стадии восстановления после первого пожара влияние условий краевых биоценозов также оказалось негативным, а на этой же характеристике анемогенного участка краевого эффект не проявился (см. таблицу и рис. 1). Сложившийся в краевых местообитаниях анемогенного участка до пожара 2010 г. комплекс абиотических и биотических условий оказал положительное воздействие на размеры площади кустарника, а на пирогенном участке на начальных стадиях восстановления (в 1999 и 2011 гг.) значения этого микросредового показателя не изменились (нейтральный эффект экотона) (см. таблицу).

На начальной стадии пирогенной сукцессии лесных биоценозов после первого пожара (1999 г.) численность подроста в приграничных местообитаниях на несгоревшем анемогенном участке была ниже по сравнению с отдаленными биотопами, что свидетельствует о негативном влиянии условий краевой зоны I на этот показатель (см. таблицу и рис. 1, I). В начальный период восстановления после второго пожара (2011 г.) на обоих сравниваемых участках отмечено положительное влияние экотона на значения данной характеристики (см. таблицу и рис. 1). В ходе восстановительных сукцессий в 2003 г. краевого эффект не отразился на размерах площади покрытия участков травянистой растительностью на анемогенном участке так же, как и на пирогенном в 2007 г. (см. таблицу). В этот же восстановительный период (2003 г.) площадь, занятая травой в приграничных пирогенных местообитаниях, оказалась статистически значимо меньше площади в отдаленных биотопах ($U = 118$; $Z = 2.22$; $p < 0.05$), что свидетельствует о негативном влиянии экотона (см. таблицу и рис. 1, II).

Отрицательное влияние экотона проявилось на формировании мохового покрытия микроучастков в ходе восстановительной сукцессии в 2007 г.: площадь, занятая мхом в приграничных зонах I и II, была меньше по сравнению с отдаленными местообитаниями ($U = 60.5$; $Z = 3.77$; $p < 0.001$ и $U = 40.5$; $Z = 4.31$; $p < 0.001$ соответственно). В этот же период положительная роль краевого эффекта выявлена для микросредовых показателей, оценивающих площадь покрытия кустарником и численность подроста (см. таблицу и рис. 1). Значения критерия Манна–Уитни подтвердили статистическую значимость отличий: на анемогенном и пирогенном участках в 2003 г. размеры площади кустарника в краевых местообитаниях были больше по сравнению с отдаленными от границы местообитаниями ($U = 93$; $Z = 2.89$; $p = 0.003$ и $U = 108.5$; $Z = 2.48$; $p = 0.01$ соответственно). Численность подроста была значимо выше в приграничных биотопах по сравнению с биотопами на расстоянии 1000 м от границы в 2007 г. на пирогенном участке ($U = 88$; $Z = 3.03$; $p = 0.001$). Таким образом, можно заключить, что экотон оказывает неоднозначное влияние на формирование среды микроместообитаний мелких млекопитающих в разные периоды посткатастрофического восстановления лесных биоценозов.

Анализ численности отдельных видов грызунов на разном расстоянии от границы нарушенных биоценозов исследуемой территории заповедника выявил неоднозначную реакцию животных на сложившиеся условия среды их обитания. Мы приводим данные лишь для двух наиболее многочисленных на исследуемой территории видов – рыжей и красно-серой полевок, до-

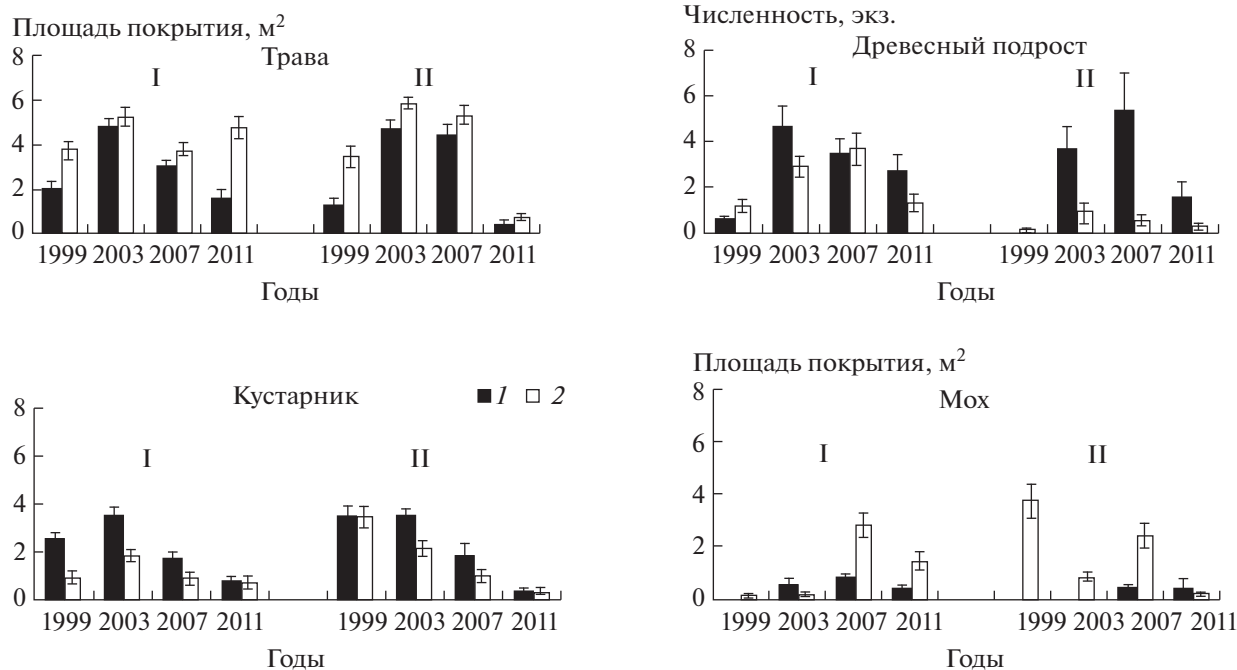


Рис. 1. Динамика характеристик микросреды обитания грызунов в краевых (I – 200 м) и отдаленных от границы (2 – 1000 м) местообитаниях анемогенного (а) и пирогенного (б) участков исследуемой территории Висимского заповедника (среднее значение ± ошибка среднего).

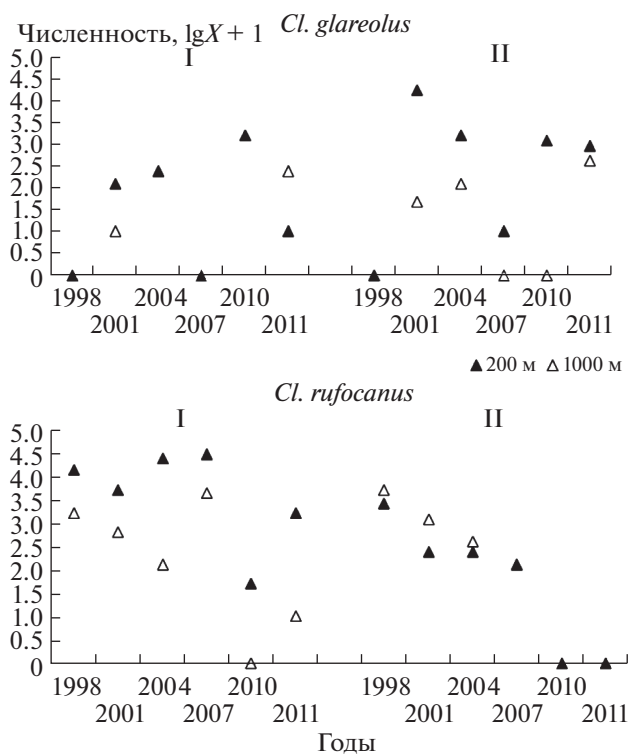


Рис. 2. Численность доминирующих видов грызунов в краевых (200 м) и отдаленных от границы (1000 м) местообитаниях анемогенного (а) и пирогенного (б) участков исследуемой территории Висимского заповедника.

минирование которых перераспределялось на разных стадиях посткатастрофических сукцессий [20]. В год первого пожара (1998 г.) рыжая полевка отсутствовала в уловах в приграничных и отдаленных на расстоянии 1000 м ловушках на обоих участках (рис. 2, I, II). В 2007 г. особи данного вида не были отловлены на анемогенном участке как вблизи границы, так и на удалении от нее, а на пирогенном участке в 2007 и 2010 гг. не попадали в приграничные ловушки. Выявлено, что краевой эффект не отразился на формировании численности вида в анемогенных местообитаниях на начальных стадиях постпирогенного восстановления в 1998 г. и был отрицательным в 2011 г. (рис. 2, I). На нарушенном вторично пирогенном участке, напротив, отмечена положительная роль условий краевых местообитаний в формировании численности рыжей полевки (рис. 2, II). В целом для данного вида роль краевого эффекта оказалась положительной в анемогенных местообитаниях лишь на ранней стадии посткатастрофического восстановления (2001 г.) (рис. 2, I), а на пирогенном участке – на всех исследуемых сукцессионных стадиях (рис. 2, II).

В отличие от рыжей полевки реакция содоминирующего вида – красно-серой полевки – на сложившиеся условия среды в приграничных биотопах имела иной характер. На анемогенном участке среда краевых местообитаний оказала положительное воздействие на формирование чис-

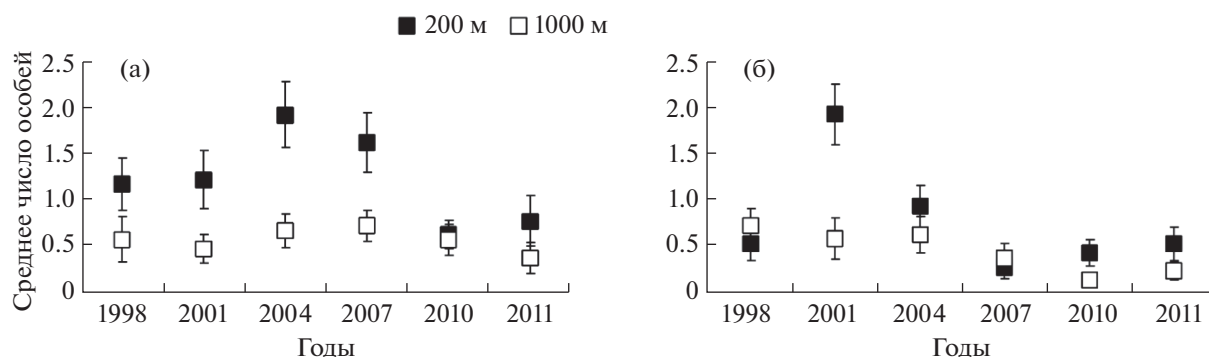


Рис. 3. Численность грызунов в краевых (200 м) и отдаленных от границы (1000 м) местообитаниях анемогенного (а) и пирогенного (б) участков исследуемой территории Висимского заповедника (среднее значение \pm ошибка среднего).

ленности вида: на всех стадиях восстановления она была выше. В пирогенных местообитаниях, напротив, краевой эффект был отрицательным на ранней стадии восстановления (негативное влияние) и не проявился на других сукцессионных стадиях (нейтральный эффект) (см. рис. 2, II).

Выявленные особенности реакции двух видов грызунов на условия среды в краевых зонах связаны с различиями в их экологических предпочтениях [20]. Для рыжей полевки пирогенная среда наиболее благоприятна по сравнению с анемогенными местообитаниями. Для красно-серой полевки, напротив, обитание на горях наименее предпочтительно, а ветровальное воздействие вызывает положительный эффект, улучшая условия существования данного вида. Вследствие этого численность красно-серой полевки в краевых анемогенных местообитаниях оказалась выше по сравнению с пирогенными местообитаниями.

При анализе влияния экотона на общую численность грызунов выявлена его положительная роль в формировании данного показателя в краевых зонах. Как видно из рис. 3а, максимальные значения численности населения грызунов на анемогенном участке были в 2004 г. на расстоянии 200 м от границы. На этом же расстоянии на пирогенном участке наибольшее число животных зафиксировано на ранней стадии восстановления после первого пожара в 2001 г. (рис. 3б).

В краевой анемогенной зоне I (200 м от границы) во все годы наблюдений число отловленных животных было выше по сравнению с отдаленными ловушками, за исключением 2010 г. На пирогенном участке (зона II) краевой эффект был отчетливо выражен лишь в 2001 г. Критерий Манна-Уитни показал статистически значимые отличия численности грызунов на расстоянии 200 и 1000 м от границы ($U = 97$; $Z = 2.79$; $p = 0.005$), а в анемогенных местообитаниях значения отличались в 2004 г. ($U = 107$; $Z = 2.52$; $p = 0.01$) (см. рис. 3).

Сравнительный анализ численности животных на разном удалении от границы выявил значимые отличия показателей в 2007 г. на расстоянии 200 м ($U = 96.5$; $Z = 2.80$; $p = 0.005$) и 2010 г. на расстоянии 1000 м ($U = 135.5$; $Z = 1.74$; $p = 0.03$). Это позволило суммировать данные по зонам I и II на разных сукцессионных стадиях, исключая 2007 и 2010 гг., и оценить в целом влияние экотона на численное распределение грызунов. Как видно из рис. 4, тенденция проявления положительного краевого эффекта обнаружена на всех исследуемых стадиях восстановления после пирогенного воздействия. Статистически высоко значимые отличия численности грызунов в экотоне и отдаленных (контрольных) биотопах найдены на ранней сукцессионной стадии в 2001 г. ($U = 76$; $Z = 3.35$; $p < 0.001$), в ходе развития пирогенной сукцессии в 2004 г. ($U = 106.5$; $Z = 2.53$; $p = 0.005$) и на начальной стадии постпирогенного восстановления после второго пожара в 2011 г. ($U = 123.5$; $Z = 2.07$; $p < 0.05$).

Таким образом, полученные результаты подтверждают положительную роль экотона в формировании численности грызунов в краевых местообитаниях на разных стадиях восстановительных процессов на исследуемой территории Висимского заповедника, за исключением начальной стадии пирогенной сукцессии после первого пожара, когда влияние экотона оказалось нейтральным.

Для выявления особенностей биотопических предпочтений грызунов в краевых и отдаленных от границы местообитаниях использовали множественный регрессионный анализ. Ранее нами была показана неоднозначная реакция разных видов грызунов на микросредовые характеристики в отличающихся биотопических условиях [21, 22]. В данной работе при оценке роли микросредовых условий краевых местообитаний в формировании общей численности грызунов мы анализировали значения стандартизированных регрессион-

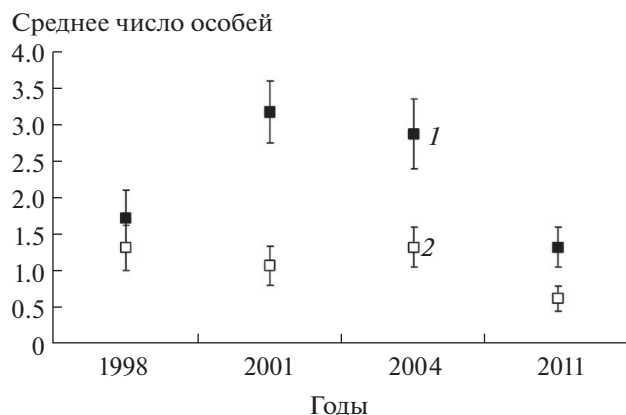


Рис. 4. Численность грызунов в экотоне (1) и в отдаленных (контрольных — 2) местообитаниях исследуемой территории Висимского заповедника (среднее \pm ошибка среднего).

ных коэффициентов. На анемогенном участке выявлена статистически значимая прямая связь численности грызунов с площадью покрытия кустарником на отдаленном расстоянии от границы биоценозов на начальной стадии постпирогенного восстановления в 2011 г. ($\beta = 0.86$; $p < 0.001$) и обратная зависимость численного распределения грызунов от площади травянистой растительности в ненарушенных огнем краевых местообитаниях в 1998 г. ($\beta = -0.92$; $p < 0.05$). На пирогенном участке в отдаленных от границы биотопах в ходе восстановительной сукцессии (2004 г.) на общее обилие животных оказало положительное влияние наличие в микроместообитаниях подроста древесных пород ($\beta = 0.45$; $p < 0.05$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В одной из крайне немногочисленных работ по изучению роли краевого эффекта в формировании структуры населения мелких млекопитающих в пирогенно фрагментированных лесных местообитаниях показана положительная зависимость про-

странственного распределения численности отдельных видов от биотопических условий краевых зон [23]. Авторы считают, что те виды мелких млекопитающих, которые толерантны к изменениям среды обитания в краевых зонах, образованных пожаром, имеют большие возможности выжить в этих условиях. Данные наших исследований также показывают положительную роль краевого эффекта в формировании численности как отдельных видов, так и населения грызунов в целом на разных стадиях постпирогенного восстановления в граничащих местообитаниях территории Висимского заповедника. В то же время проявление краевого эффекта в формировании микросредовой структуры местообитаний грызунов приграничных зон на разных стадиях восстановительных сукцессий оказалось неоднозначным. На размеры площади покрытия участков кустарником и численность подроста сложившийся комплекс абиотических и биотических условий в краевых местообитаниях оказывает положительное воздействие, на других микросредовых характеристиках (покрытие травянистой растительностью и мхом) он проявляется негативно либо нейтрален. Наличие связи численного распределения животных с отдельными микросредовыми характеристиками в отдельные периоды восстановительных сукцессий на разном удалении от границы нарушенных биоценозов не позволяет судить о ведущей роли микросредового окружения в повышении численности грызунов в краевых биотопах.

Таким образом, неоднозначная роль экотона в формировании численности грызунов и микросредовой структуры их местообитаний свидетельствует о том, что повышение обилия населения в краевых зонах не связано с влиянием конкретных микросредовых характеристик, а обусловлено комплексным воздействием абиотических и биотических условий, сложившихся на границе нарушенных ветровалом и пожаром лесных биоценозов.

Влияние экотона на микросредовые характеристики местообитаний грызунов на границе нарушенных участков территории Висимского заповедника (“+” — позитивное, “-” — негативное, “0” — нейтральное)

Год	Анемогенный участок (зона А)				Пирогенный участок (зона Б)			
	травя	кустарник	подрост	мох	травя	кустарник	подрост	мох
1999	-	+	-	0	-	0	0	-
2003	0	+	+	0	-	+	+	-
2007	-	+	0	-	0	+	+	-
2011	-	0	+	-	0	0	+	0

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН “Живая природа” № 12 (проект № 15-12-4-25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
2. *Lidicker W.Z., Jr.* Responses of mammals to habitat edges: an overview // *Landscape Ecol.* 1999. V. 14. P. 333–343.
3. *Ries L., Fletcher R.J., Battin J., Sisk T.D.* Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2004. V. 35. P. 491–522.
4. *Hansson L.* Landscape ecology and stability of population // *Landscape Planning.* 1977. № 4. P. 85–93.
5. *Stenseth N.C.* Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences // *Oikos.* 1980. V. 35. P. 165–184.
6. *Manson R.H., Ostfeld R.S., Canham C.D.* Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges // *Landscape Ecol.* 1999. V. 14. № 4. P. 355–367.
7. *Pardini R.* Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape // *Biodiversity and Conservation.* 2004. V. 13. P. 2567–2586.
8. *Starčević M., Mrakovčić M., Brigić A.* Effects of edges on small mammals communities in Dinaric beech-fir forest // VI European congress of mammalogy (Abstr. vol.). Paris, 2011. P. 57.
9. *Kingston S.R., Morris D.W.* Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones // *Can. J. Zool.* 2000. V. 78. P. 2174–2183.
10. *Silva M.* Abundance, diversity and community structure of small mammals in forest fragments in Prince Edward Island National Park, Canada // *Can. J. Zool.* 2001. V. 79. P. 2063–2071.
11. *Anderson C.S., Cady A.B., Meikle D.B.* Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches // *Can. J. Zool.* 2003. V. 81. P. 897–904.
12. *Tallmon D.A., Mills L.S.* Edge effects and isolation: red-backed voles revisited // *Conserv. Biol.* 2004. V. 18. № 6. P. 1658–1664.
13. *Delattre P., Morellet N., Codreanu P. et al.* Influence of edge effects on common vole population abundance in an agricultural landscape of eastern France // *Acta Theriol.* 2009. V. 54. № 1. P. 51–60.
14. *Wolf M., Batzli G.* Forest edge – high or low quality habitat for white-footed mice (*Peromyscus leucopus*)? // *Ecology.* 2004. V. 85. № 3. P. 756–769.
15. *Wilson J.W., Stirnemann R.L., Shaikh Z.S., Scantlebury M.* The response of small mammals to natural and human-altered edges associated with Afromontane forests of South Africa // *Forest Ecology and Management.* 2010. V. 259. P. 926–931.
16. *Harris L.D.* Edge effects and conservation of biotic diversity // *Conserv. Biol.* 1988. V. 2. P. 330–332.
17. *Сибгатуллин П.З.* Катастрофический вывал 1995 года и его последствия для лесов Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела: Мат-лы науч. конф. Екатеринбург, 1996. С. 99–101.
18. *Кучерук В.В.* Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–45.
19. *Буальска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д.* Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // *Экология.* 1995. № 1. С. 35–45.
20. *Лукьянова Л.Е.* Посткатастрофические сукцессии населения грызунов // *Сиб. экол. журн.* 2015. № 6. С. 832–841.
21. *Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В.* Локальное распределение численности симпатрических видов лесных полевок в микросредовых условиях дестабилизированных и стабильных местообитаний // *Успехи соврем. биол.* 2008. Т. 128. № 5. С. 541–552.
22. *Лукьянова Л.Е., Бобрецов А.В.* Выбор рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) микро-местообитаний в стабильных и дестабилизированных условиях среды // *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология.* 2014. № 4(28). С. 88–107.
23. *Pires A.S., Fernandez F.A.S., Freitas D.D., Feliciano B.R.* Influence of edge and fire-induced changes on spatial distribution of small mammals in Brazilian Atlantic forest fragments // *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 2005. V. 40. № 1. P. 7–14.