

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРАТЕГИЙ АДАПТАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2016 г. Г. В. Оленев, Е. Б. Григоркина

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

e-mail: olenev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 16.09.2015 г.

На основе функционально-онтогенетического подхода проанализированы адаптивные стратегии популяций цикломорфных грызунов отряда Rodentia в экстремальных условиях засух 1975 и 2010 гг. Зарегистрированы следующие адаптивные стратегии: минимизация процессов обмена, блокировка полового созревания, возрастной кросс, пролонгированный период размножения, видовые отличия в динамике внутривидовых процессов. Отмечены кардинальные изменения уровня многолетних осцилляций численности у разных видов после засухи. Показана возможность чрезвычайно быстрых популяционных перестроек эволюционного масштаба, жестко закрепившихся в чреде поколений.

Ключевые слова: эволюционная экология, грызуны, функционально-онтогенетический подход, численность, возрастной кросс, засуха, стратегии адаптации.

DOI: 10.7868/S0367059716050097

Развитие биоты и биосферы в целом происходит в режиме коэволюции живого и косного вещества. Известно, что спокойное развитие время от времени прерывается кризисами и перестройками (Моисеев, 2001). Изучение реакции сообществ и популяций животных на действие биотических и абиотических факторов для выявления механизмов их приспособления к меняющимся условиям среды является актуальной проблемой современной экологии. Особый интерес представляют экстремальные по климатическим условиям годы — контрастный фон по Н.В. Глотову (1983), когда на разных уровнях организации наиболее ярко проявляются адаптивные изменения у животных. Засухи (особенно в лесной зоне) с полным основанием можно отнести к экстремальным факторам, способным оказывать разрушительное (деструктивное) воздействие на экосистемы. Это в полной мере относится к грызунам, которые не имеют возможности покидать зоны засух подобно копытным, осуществляющим сезонные миграции в африканских саваннах (Акимовский, 1965; Блон, 1982).

Действующим началом в периоды засух является дефицит сочных кормов, обусловленный низким количеством и/или полным отсутствием осадков и высокими температурами. К известным последствиям засух относится эффект последствия, проявляющийся в первые год-два

после засух (Поляков, 1954; Голенищев, 1958; Оленев, 1979). Однако существуют и долговременные, как мы покажем далее, изменения динамики популяций, длящиеся десятки лет. Причины долговременных изменений динамики численности популяций мелких млекопитающих, как и сама феноменология, практически не изучены. С одной стороны, это связано с недостаточной длительностью наблюдений, с другой — редкостью экстремальных событий, следствием которых являются серьезные изменения динамики численности.

Засухи в аридных зонах — обычное, регулярно повторяющееся явление. Показано (Поляков, 1954; Голенищев, 1958; Гладкина, Моисеева, 1969), что засуха действует дифференцированно на размножение старых и молодых особей, приостанавливая созревание молодых животных. Отмечены снижение численности и плодовитости грызунов аридных зон, сужение диапазона переносимых ими средовых условий, смещение ритмов суточной активности (Shuai et al., 2014) и времени появления зверьков из гнезда, перераспределение ресурсов для реализации разных видов жизнедеятельности (питания, спаривания) (Smith et al., 2014), изменение размеров тела (Ohlberger et al., 2013).

Засухи в лесной и лесостепной зонах (Уральский регион, 1975 и 2010 гг.) кардинально отличаются от таковых в аридных зонах редкостью явления и его длительностью. За всю историю метеонаблюдений на Урале (50 предшествующих лет) не регистрировали подобной засухи: с апреля на протяжении всего лета не было дождей, были отмечены повреждения и гибель деревьев, возраст которых в 1975 г. превышал 80 лет.

Засуха летом 2010 г. стала одним из важнейших событий как в национальном, так и глобальном масштабах и получила название “Великой Восточно-Европейской засухи 2010 г.” (Шмакин и др., 2013; Vargiopedro et al., 2011). Если засуха 1975 г. отличалась длительностью, то засуха 2010 г. характеризовалась чрезвычайно высокими температурами (среднемесячные значения превысили норму на 5–7°C) и рекордно низкой суммой осадков по всей европейской территории России и в ряде прилегающих территорий. Она продолжалась с середины июня до середины августа (Черенкова и др., 2015). Аномально жаркое лето 2010 г. побил рекорды предыдущей аномальной “волны тепла” летом 2003 г. в Западной Европе как по охватываемой территории, так и по интенсивности. В связи с засухой в 13 районах Челябинской области был объявлен режим чрезвычайной ситуации.

Располагая 43-летним рядом непрерывных наблюдений, мы имели возможность на современном уровне проанализировать воздействие засух 1975 и 2010 гг. на сообщества и популяции мышевидных грызунов отряда Rodentia в подзоне южной тайги и зауральской лесостепи. Актуальность и научная значимость представленных в работе материалов состоит в изучении стратегий адаптации широко распространенных видов грызунов в экстремальных условиях засухи и ее отдаленных последствий для родентоценозов и популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы полевых исследований собраны на двух стационарных полигонах Южного Урала (Челябинская обл.). Акцент сделан на анализе данных, полученных в экстремально засушливые годы – 1975 и 2010 гг. В 1975 г. исследования проведены в Ильменском заповеднике (период наблюдений¹ с 1971 г. по 2014 г.), расположенном в полосе сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала (Горчаковский, 1968), объем материала – более 10000 особей. В 2010 г. работы выполнены в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) (период наблюдений с 2002 г. по 2014 г.), объем материала – более 3000 особей. Согласно лесорастительному и геоботаническому районированию, зона ВУРСа относится к

Зауральской лесостепи, характеризуется чередованием лугово-степных пространств, березовых, березово-осиновых колков, реже сосновых лесов (Горчаковский, 1968; Колесников, 1960).

Отловы животных во все годы проводили в одних и тех же биотопах, что исключало влияние биотопической приуроченности на результаты поимок. Использованы традиционные и оригинальные подходы и методы полевых исследований: индивидуального мечения (CMR) (ос/га), метод безвозвратного изъятия (ос/100 л.с.), метод морфофизиологических индикаторов, методы определения абсолютного возраста. Демографическая и половая структура населения грызунов проанализированы на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2002), предполагающего выделение структурных единиц с учетом функционального статуса особей, связанного со спецификой роста, развития, участия в репродукции. Принадлежность зверьков к внутривидовым группировкам (типам онтогенеза) определяли по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков, характеризующих генеративное состояние особей, с учетом возрастных маркеров. Выделены созревшие в год рождения сеголетки (I тип онтогенеза), несозревающие в год рождения сеголетки (II тип онтогенеза, 1-я фаза), зимовавшие особи (III тип онтогенеза, 2-я фаза).

Статистическая обработка выполнена в программах EXCEL 2007 и STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Ильменском заповеднике отмечено шесть видов грызунов: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb., 1780), красная полевка (*Cl. rutilus* Pall., 1779), малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall., 1811), пашенная (темная) полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761), обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall., 1779), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall., 1776). Количественно-видовой состав родентоценоза и сравнительная численность грызунов до и после засухи представлены на рис. 1. Действие засухи преломлялось через специфику родов/видов, результаты анализа для которых приведены отдельно.

Стратегия популяций полевок рода Clethrionomys

Реакция на засуху лесных полевок (*Cl. glareolus*, *Cl. rutilus*) оказалась идентичной, поэтому результаты анализа приведены на примере рыжей полевки, так как она безусловный доминант в районе исследований. Весна 1975 г. началась в месяце раньше, чем в обычные годы, соответственно раньше началось размножение грызунов. Уже в конце февраля у рыжих полевок было отмечено увеличение массы тела, в начале марта – увеличение семенников, а в апреле – массовый

¹ Данные за 1971–1973 гг. приведены в работе Н.С. Гашева (1975).

выход молодняка (обычно это первая декада мая). Дальнейший ход размножения был необычным. Размножение зимовавших прекратилось в начале июля, а сеголетки (100%) вообще не участвовали в размножении и относились ко II типу онтогенеза (Оленев, 1979, 1981). Все когорты были представлены сеголетками, родившимися только от зимовавших, т.е. отсутствовали представители I типа онтогенеза, что привело к формированию нетипичной возрастной структуры популяции – выпало целое поколение. Сеголетки не размножались не только в сухих, но и во влажных биотопах – их морфофизиологические показатели имели низкие значения до весны следующего года и свидетельствовали о низком уровне процессов обмена. Состояние зимовавших не отличалось от обычного, и численность популяции росла исключительно за счет них. Соотношение полов у зимовавших и сеголеток было равным (Оленев, Григоркина, 2011).

Наблюдались следующие последствия засухи для популяции:

1. В осенне-зимний период 1975–1976 гг. отмечена значительная гибель животных. К весне абсолютная численность (по данным мечения) упала до 2.1 ос/га. Группировка зимовавших при этом имела упрощенную возрастную структуру (Оленев, 1981). Созревание и размножение животных началось на месяц позже обычного. Это можно считать проявлением эффекта последствия, характерного для грызунов аридных зон (Поляков, 1954; Голенищев, 1958; Оленев, 1979).

2. Прирост численности в 1976 г. происходил за счет удлиненного периода размножения (5.5 мес.) зимовавших самок против 3.5 мес. в обычные годы. Они принесли по пять–шесть пометов, против обычных трех–четырёх, прожив 16 мес. вместо 12–13 мес. Это явление расценено как адаптивная реакция популяции (физиологическое своеобразие животных, связанное с условиями роста и развития в предшествующем сезоне), направленная на максимальную реализацию возможностей роста численности. Возможным объяснением длительного размножения зимовавших, кроме влияния абиотических условий в год их рождения, может быть качество и количество кормов. Вклад кормового фактора подтверждают результаты экспериментов, связанные со снижением количества и калорийности пищи, что увеличивает продолжительность жизни и репродуктивный период грызунов (McCaу, 1952; Comfort, 1960; Lynch, Ennis, 1983).

3. До середины лета зимовавшие самки спаривались с зимовавшими самцами, а после гибели последних – с самцами-сеголетками первых когорт (доля самок-сеголеток была низка). Следовательно, у *Cl. glareolus* на следующий после засухи год на фоне увеличения продолжительности жизни и удлинения репродуктивного периода

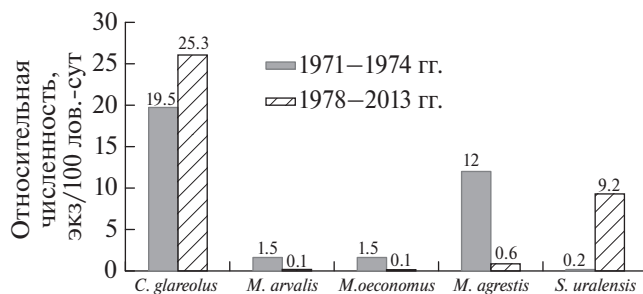


Рис. 1. Сравнительная численность грызунов до и после засухи 1975 г. в Ильменском заповеднике (средне-многолетние значения).

был отмечен возрастной кросс (Оленев, 1982), который, как известно, способствует сохранению разнородности популяции.

Восстановление нормального хода популяционных процессов произошло в 1977 г. Группировка зимовавших успешно пережила осенне-зимний (1976–1977 гг.) период. В 1977 г. отмечена самая короткая продолжительность жизни отдельных когорт, численность популяции наращивалась за счет активного размножения сеголеток (I тип онтогенеза), популяционный цикл был завершён пиком численности. В итоге стратегия адаптации популяции рыжей полевки в экстремальных условиях засухи полностью совпала с той, что наблюдается из года в год у зимующих особей (Оленев и др., 1980; Оленев, 1981). Выживание животных в условиях засухи происходило за счет одних и тех же адаптационных механизмов, характерным признаком которых является максимальное снижение энергозатрат за счет прекращения роста, задержки полового созревания, минимизации обменных процессов. Задача популяции состояла в сохранении молодняка, а не в увеличении численности за счет размножения сеголеток.

Стратегия популяций полевки рода *Microtus*

Реакция населения серых полевков (полевки-экономки, обыкновенной и пашенной (темной) полевки) на засуху в контрастный 1975 г. принципиально отличалась от таковой у лесных полевков. Кроме зимовавших, созрели и размножились сеголетки первой и второй когорт (особи I типа онтогенеза). Доля самцов в обеих группировках была значительно больше (Оленев, Григоркина, 2011), численность формировалась за счет зимовавших и сеголеток, т.е. ситуация была близка к средне-многолетней. Но последствия для популяций были катастрофическими: резкое падение численности в результате массовой гибели прибылых животных в осенне-зимний период 1975–1976 гг., а начиная с 1977 г. популяции всех видов рода *Microtus* перешли на значительно более низкий уровень осцилляций чис-

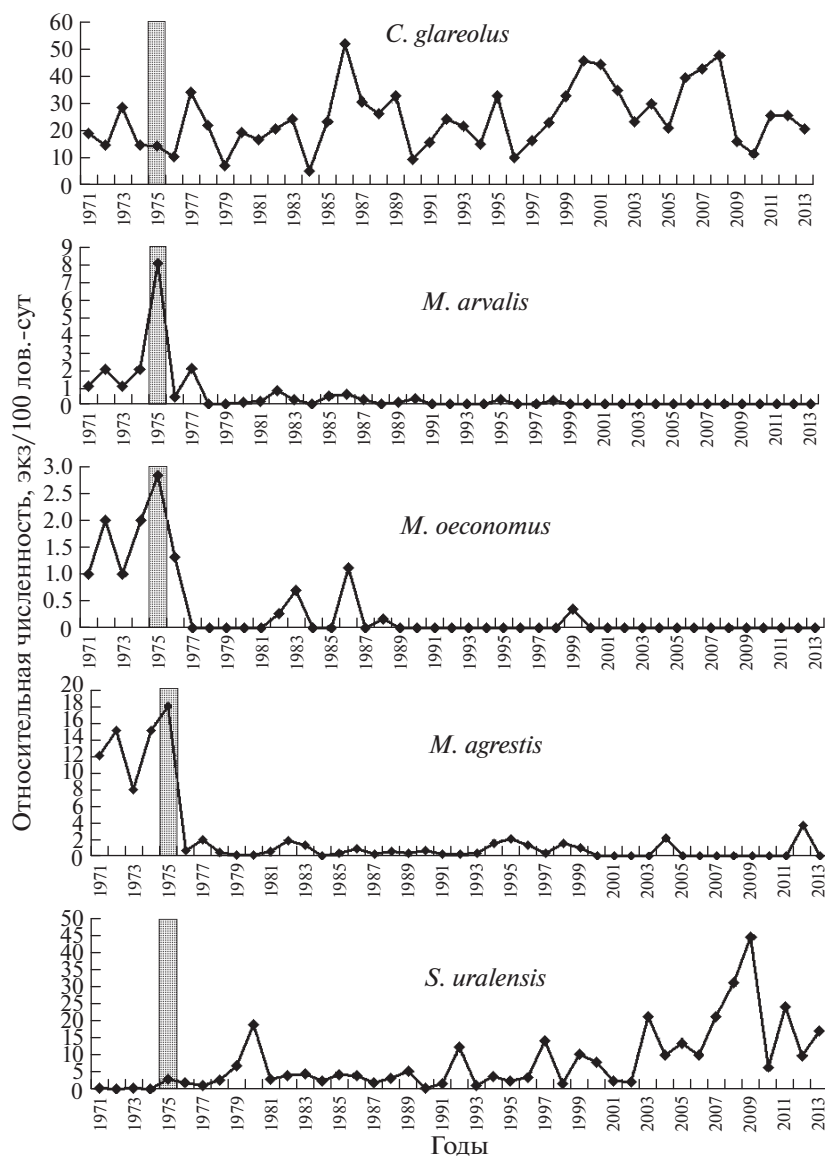


Рис. 2. Динамика численности пяти видов грызунов в Ильменском заповеднике до (1971–1974 гг.) и после (1976–2013 гг.) засухи 1975 г. (год засухи выделен штриховкой).

ленности (рис. 2), который сохраняется по настоящее время. Отмечены и видовые особенности этого процесса, касающиеся в основном уровней численности до и после засухи.

В период, предшествующий засухе, *M. oeconomus* характеризовалась самым низким уровнем численности, в год засухи – 1.5 ос/га (рис. 2). В 1976 г. отмечено резкое (более чем в 2 раза) ее снижение с последующей глубокой депрессией в 1977 г. В настоящее время относительная численность остается на крайне низком уровне и лишь в некоторые годы достигает 1.0 ос/100 л.с.

Численность *M. arvalis* до засухи была сопоставима с таковой у *M. oeconomus*. В 1975 г. отмечен рост (8 ос/га), в 1976 г. – резкое падение (0.4 ос/га). По-

сле небольшого увеличения в 1977 г. (2 ос/га) популяция также перешла на более низкий уровень численности, который сохраняется по настоящее время (0.56 ос/100 л.с.) (см. рис. 2).

Наиболее яркую картину “краха” популяции – перехода на более низкий уровень осциллирующей численности – наблюдали у *M. agrestis*. До 1975 г. пашенная полевка была кодоминантом рыжей полевки и достигала сходного с ней уровня осцилляций, который был стабильно высоким. В год засухи к осени отмечены массовая гибель сеголеток и снижение численности с 18 до 1 ос/100 л.с., т.е. на порядок. В настоящее время (40 лет спустя) численность составляет 0.1–2 ос/100 л.с. (см. рис. 2).

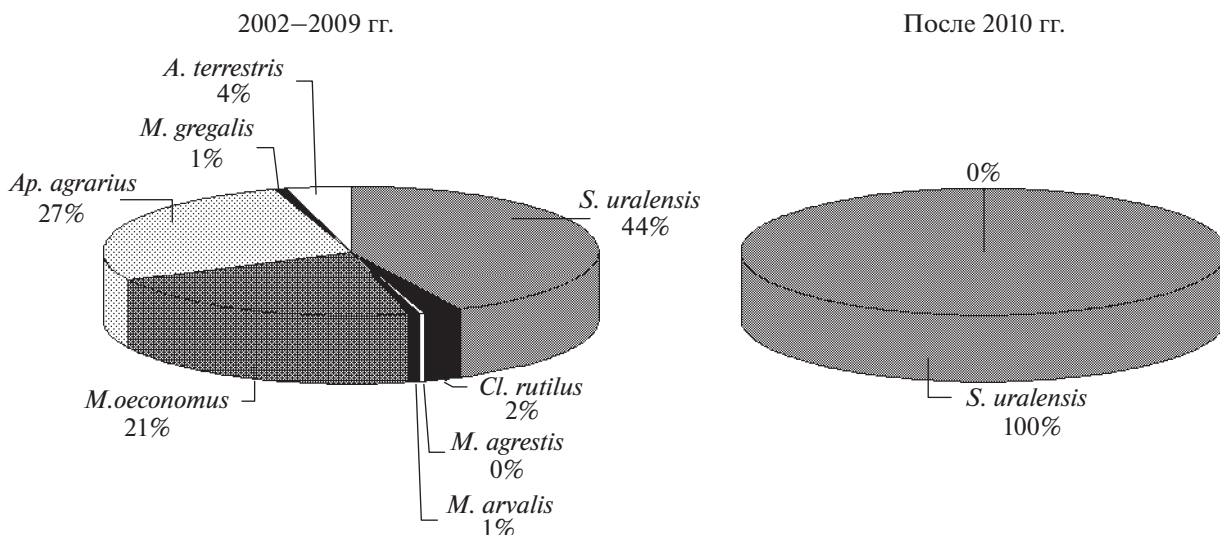


Рис. 3. Состав родентоценоза до (2002–2009 гг.) и после засухи 2010 г. (Восточно-Уральский радиоактивный след).

Особо отметим, что новые уровни осцилляций численности всех видов серых полевков оказались достаточно жестко закреплены во времени.

Стратегия популяции малой лесной мыши (род *Sylvaemus*)

Реакция *S. uralensis* на засуху, как и ее последствия для популяции, отличались от таковых у лесных и серых полевков. До засухи особи этого вида встречались в уловах достаточно редко, а в засуху численность немного увеличилась – до 2.0 ос/га (см. рис. 1). Результаты многолетних исследований населения мелких млекопитающих в Ильменском заповеднике позволяют констатировать, что после засухи малая лесная мышь прочно стала кодоминантом рыжей полевки, заняв место пашенной полевки, и оказалась единственным видом, который перешел на более высокий уровень осцилляций численности. В последние годы отмечена тенденция к росту (см. рис. 2).

Таким образом, после засухи 1975 г. видовой состав родентоценоза остался прежним, но кардинально изменилась представленность отдельных видов, большинство из которых перешли на другой уровень осцилляций численности.

В зоне ВУРСа засуха 2010 г., несмотря на указанные выше отличия от таковой в 1975 г., имела не менее серьезные последствия. Произошла существенная трансформация родентоценоза в сторону его упрощения по видовому составу (Григоркина и др., 2013). Раньше фаунистический список на этой территории насчитывал 8 широко распространенных видов грызунов: малая лесная мышь (*S. uralensis*), полевая мышь (*Apodemus agrarius*), полевка-экономка (*M. oeconomus*), полевки – красная (*Cl. rutilus*), водяная (*Arvicola terrestris*), обыкновенная (*M. arva-*

lis), пашенная (*M. agrestis*), узкочерепная (*M. gregalis*) (рис. 3). Малая лесная мышь всегда была устойчивым доминантом в сообществе грызунов – ее доля в отловах составляла 40–60%. На втором по численности месте была полевая мышь (14–56%, в среднем 27%), на третьем – полевка-экономка – 21%. В 2010 г. население грызунов было представлено практически одним видом – *S. uralensis* (см. рис. 3). В настоящее время эпизодически попадаются единичные особи серых полевков и полевых мышей.

Размножение грызунов весной 2010 г. в зоне ВУРСа, как и в 1975 г. в Ильменах, началось на месяц раньше среднего многолетнего. В отловах в конце апреля присутствовала значительная доля родивших самок, другие находились на последних сроках беременности. В мае регистрировали уже беременных сеголеток. Среднегодовая численность грызунов, рассчитанная по результатам ежемесячных отловов, формировалась исключительно за счет *S. uralensis* и составила 45 ос/100 л.с. Отмечен рекордный сезонный пик численности в сентябре – 65 ос/100 л.с.

Детальное изучение демографической и половой структур малой лесной мыши по данным летних выборок (июнь–июль), когда в популяции присутствуют все группировки животных, выявило наличие возрастного кросса (Григоркина и др., 2013). Суть явления заключается в формировании пар за счет особей разного возраста, разных поколений и функциональных группировок. По мнению С.С. Шварца (1969), главной причиной возрастного кросса является разная скорость полового созревания самцов и самок. Весной 2010 г. зимовавшие самцы спаривались с зимовавшими самками, которые к середине лета принесли уже

по два, а некоторые по три помета. Летом доля зимовавших самок была низкой вследствие их ранней гибели, причиной которой, возможно, стали неблагоприятные условия засухи. При этом регистрировалась высокая доля созревших самок-сеголеток первых когорт, с которыми и спаривались зимовавшие самцы. Самцы-сеголетки не размножались, о чем свидетельствовали морфологические признаки. Не исключено, что численное доминирование зимовавших самцов и одновременная гибель зимовавших самцов и самок (Оленев, Григоркина, 2011) заблокировали половое созревание самцов-сеголеток и привели к возрастному кроссу.

Возрастной кросс у грызунов рода *Clethrionomys* в Ильменском заповеднике (1976 г.) и рода *Sylviaetus* в зоне ВУРСа (2010 г.) является адаптивной стратегией, направленной на максимальную реализацию возможностей роста численности при одновременном эффективном сохранении молодняка и увеличении генетической гетерогенности. Возрастной кросс может быть следствием ранней элиминации особей одного из полов.

По сути, возрастной кросс — это трансгенерационный путь передачи наследственной информации. Значимость данного пути возрастает не только в экстремальные по условиям годы (засуха, высокая плотность и др.), но, как мы показали ранее (Григоркина, Оленев, 2012), в техногенной (радиоактивно загрязненной) среде. Этот путь служит не только экологическим механизмом сохранения разнородности популяции, но и является каналом для трансгенерационной трансмиссии генетических и эпигенетических эффектов, индуцированных техногенными (радиоактивными) поллютантами, за счет миграций животных из зоны локального радиоактивного загрязнения (ВУРС) на сопредельные территории (Григоркина, Оленев, 2013).

Таким образом, в меняющихся условиях среды при действии экстремальных факторов ведущую роль играет экологическая пластичность вида, которая достигается в первую очередь за счет лабильности чрезвычайно сложной внутривидовой структуры — изменения соотношения функциональных группировок (типов онтогенеза), характерных для мышевидных грызунов. Наблюдения за изменениями демографической структуры и численности грызунов разной таксономической принадлежности показали существование **разных форм реагирования** — стратегий адаптации популяций на засуху.

Одна из них (полевки рода *Clethrionomys*) — **увеличение численности только за счет размножения зимовавших и полной блокировки полового созревания молодняка** (минимизация процессов обмена). Данная стратегия адаптации популяции в условиях засухи оказалась оптимальной и наиболее це-

лесообразной. С 1977 г. по настоящее время динамика численности рыжей полевки является стабильной, во все годы отмечено ее численное доминирование.

Другая форма реагирования (полевки рода *Microtus*), напротив, характеризовалась **традиционным увеличением численности в год засухи за счет размножения зимовавших и сеголеток, несмотря на крайне неблагоприятные условия**. В итоге это привело к резкому падению численности и переходу популяций серых полевок на более низкий уровень функционирования.

Кроме ранней блокировки полового созревания сеголеток с минимизацией обменных процессов, к адаптивным стратегиям населения грызунов в условиях экстремизации среды относятся такие внутривидовые механизмы, как **возрастной кросс** и **продолженный период репродукции зимовавших самок**, направленные на максимальную реализацию возможностей роста численности при одновременном эффективном сохранении молодняка и увеличении генетической гетерогенности популяции. Во всех описанных случаях крайне важна **роль группировки зимовавших**, состав которой формируется в предыдущем году. Зимовавшие обеспечивают прирост численности и являются экологическим резервом для поддержания разнородности популяции, значение которого возрастает в годы слабого размножения сеголеток.

При одном и том же экстремальном воздействии (засуха) у разных видов цикломорфных грызунов **реализуются разные адаптивные стратегии**, которые имеют разную эволюционную перспективу.

Таким образом, кроме собственно реакций популяций мышевидных грызунов на засуху, последствия этого экстремального воздействия могут значительно простираются во времени, жестко закрепляясь в чреде поколений. В реальном времени показана возможность чрезвычайно быстрого популяционных перестроек эволюционного масштаба, происходящих при отсутствии длительного тренда негативного влияния экстремального экологического фактора.

Работа выполнена частично при поддержке Программ фундаментальных исследований УрО РАН (№ 15-3-4-49 и 15-2-4-21).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимущин И.И. Куда? и как? М.: Мысль, 1965. 380 с.
 Блон Ж. Великие кочевья. М.: Мысль, 1982. 158 с.
 Гашев Н.С. Динамика структуры изолированной популяции пашенной и рыжей полевки // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 194–197.

- Гладкина Т.С., Мокеева Т.М. Особенности реакции географических форм узкочерепной полевки на засуху // Зоол. журн. 1969. Т. 48. Вып. 8. С. 1227–1241.
- Глотов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.
- Голенищев Н.Н. Влияние недостаточного питания в раннем онтогенезе на дальнейшее развитие обыкновенных полевков в условиях оптимума // Тр. ВИЗР. 1958. Вып. 12. С. 93–100.
- Горчаковский П.Л. Растительность Урала // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211–262.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Гетерогенность группировки зимовавших — основа трансгенерационной трансмиссии радиационно-индуцированных эффектов у грызунов // Докл. РАН. 2012. Т. 443. № 1. С. 136–138.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиационная экология. 2013. № 1. С. 76–83.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Тарасов О.В. Радиационно-экологические исследования на мелких млекопитающих в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа: некоторые итоги // Вопросы радиационной безопасности. Спецвыпуск. 2013. № 4. С. 14–24.
- Колесников Б.П. Естественно-историческое районирование лесов (на примере Урала) // Вопросы лесоведения и лесоводства: Докл. на V Всемир. конгр. М., 1960. С. 51–57.
- Моисеев Н.Н. Универсум. Информация. Общество. М.: Устойчивый мир, 2001. 198 с.
- Оленев Г.В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности // Популяционные механизмы динамики численности животных / Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979. Вып. 126. С. 23–32.
- Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Журн. общ. биол. 1981. № 4. С. 506–511.
- Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 9–23.
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350. [Olenev G.V. Alternative Types of Ontogeny in Cyclomorphic Rodents and Their Role in Population Dynamics: An Ecological Analysis // Rus. J. of Ecology. 2002. V. 33. № 5. P. 321–330.]
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 45–58.
- Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих генераций грызунов // Адаптации животных к зимним условиям. М., 1980. С. 64–69.
- Поляков И.Я. К теории прогноза численности мелких грызунов // Журн. общ. биол. 1954. Т. 15. № 2. С. 91–108.
- Черенкова Е.А., Семенова И.Г., Кононова Н.К., Туткова Т.Б. Засухи и динамика синоптических процессов на юге Восточно-Европейской равнины в начале XXI века // Аридные экосистемы. 2015. Т. 21. № 2. С. 5–15.
- Шмакин А.Б., Чернавская М.М., Попова В.В. “Великая” засуха 2010 г. на Восточно-Европейской равнине: исторические аналоги, циркуляционные механизмы // Изв. РАН. Сер. географич. 2013. № 6. С. 59–75.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 199 с.
- Barriopedro D., Fischer E.M., Luterbacher J. et al. The Hot Summer of 2010: Redrawing the Temperature Record Map of Europe // Science. 2011. № 332. P. 220–224.
- Comfort A. Nutrition and longevity in animals // Proc. Nutr. Soc. 1960. V. 19. P. 125–129.
- Lynch M., Ennis R. Resource availability, maternal effects and longevity // Exper. Gerontology. 1983. V. 18. P. 147–165.
- McCay C.M. Chemical aspects of ageing and the effects of diets upon ageing // Cowdry's Problems of aging. Biological and medical aspects. 3rd ed. Ed. A.I. Lansing. Williams and Wilkins, Baltimore, 1952. P. 139–202.
- Ohlberger J., Otero J., Edeline E. et al. Biotic and abiotic effects on cohort size distributions in fish // Oikos. 2013. V. 122. P. 835–844.
- Shuai L.-Y., Ren C.-L., Cao C. et al. Shifts in activity patterns of *Microtus gregalis*: a role of competition or temperature? // J. Mammalogy. 2014. V. 95. № 5. P. 960–967.
- Smith F.A., Murray I.W., Harding L.E. et al. Life in an extreme environment: a historical perspective on the influence of temperature on the ecology and evolution of woodrats // J. Mammalogy. 2014. V. 95. № 6. P. 1128–1143.