

А. В. Михеев

## ВЛИЯНИЕ МИГРАЦИИ НА МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СООБЩЕСТВАХ МИКРОМАМАЛИЙ

О. В. Михеев

*Днепропетровский национальный университет*

### ВПЛИВ МІГРАЦІЇ НА МІЖВИДОВІ ВЗАЄМВІДНОСИНИ В УГРУПОВАННЯХ МІКРОМАМАЛІЙ

Наведено результати польових досліджень процесів міграції в популяціях дрібних ссавців у різних типах лісових біогеоценозів степової зони України. За допомогою використання різних статистичних показників розглянуто характер міжвидових зв'язків і взаємовідношень в угрупованнях мікротамалій та особливості їх динаміки під впливом фактора міграції.

*Ключові слова:* мікротамалії, міграційні процеси, міжвидові взаємовідносини, лісові біогеоценози, екологія тварин.

A. V. Mikheyev

*Dnepropetrovsk National University*

### INFLUENCE OF MIGRATION ON INTERSPECIES RELATIONS IN MICROMAMMALS COMMUNITIES

Results of field survey of dispersal movements in small mammal populations in various types of forest biogeocenoses of Ukrainian steppe zone were presented. Via use of various statistical indexes they observed the character of interspecies relations and interrelations in micro mammal communities and peculiarities of their dynamics under the influence of migration factor.

*Keywords:* micromammals, migration processes, species' interrelations, forest biogeocenoses, animal ecology.

Смена местообитаний в процессе миграции представляет собой результат динамичности условий существования соответствующего вида (Хрущелевский, 1980). Характерный для многих микромамаллий «инстинкт дома» у некоторых видов реализуется лишь в пределах знакомой территории (Петров, Саулич, 1975). При этом возврат с расстояния 200–300 м даже для подвижных грызунов (рыжая полевка, желтогорлая мышь) оказывается возможен лишь в результате ненаправленных перемещений. Как правило, происходит довольно быстрое затухание этого инстинкта по отношению к исходному участку и формирование его применительно к вновь занятой территории.

Распределение мелких млекопитающих в пределах одного конкретного биотопа также определяется степенью общей оптимальности условий для каждого вида (для близких форм – фактором первенства) и обеспеченностью кормом (Башенина, Рыхликова, Швецов, 1983). В целом необходимо отметить, что для мелких лесных млекопитающих набор параметров, обеспечивающий эффективное разделение экологических ниш, в каждом биотопе уникален (Mottis, 1984). Одним из важных факторов формирования картины распределения видов по местообитаниям для мелких млекопитающих является межвидовая конкуренция (Llevellyn, 1987). Для некоторых видов, в частности для лесных полевок, выявлена зависимость их пространственного распределения от видового разнообразия всего комплекса микромамаллий (Семенюк, 1983). В условиях совместного обитания на ограниченном пространстве обыкновенные полевки способны вытеснять лесных в менее подходящие станции (Краснов, 1983). При обострении межвидовой конкуренции второстепенные виды полевок размножаются по-прежнему интенсивно, однако подвижность этих видов резко возрастает, особенно молодняка (Кошкина, 1967)

В дубравах Воронежского заповедника В. Л. Голикова (1959) наблюдала смену преобладания лесной мыши и рыжей полевки на фоне динамики урожая дуба. При отсутствии желудей снижение численности лесной мыши сопровождалось возрастанием численности рыжей полевки. Мечение показало, что при этом подвижность лесной мыши возрастала, а освободившиеся убежища и участки занимала рыжая полевка. То же явление отмечено у желтогорлой и лесной мыши (Голикова, 1958): лесная

мышь становится более многочисленной в периоды сокращения численности ее конкурента.

Отмечается, что обыкновенные бурозубки, как правило, также доминируют над популяциями рыжих полевков, хотя более агрессивные отношения у них складываются с мышами (в наибольшей степени – с мышью–малюткой), а не с полевками по причине частичного перекрытия трофических ниш (Ердаков, Сергеев, 1977). Существуют, однако, и противоположные данные о том, что лесные полевки способны оказывать заметное влияние на численность бурозубок и стабильность их популяций (Докучаев, 1986). В целом принято считать, что во взаимоотношениях грызунов и насекомоядных имеет значение не только величина животных, но и их численность (Ердаков, Сергеев, 1977).

Но ошибочно было бы считать сообщества мелких млекопитающих лишь совокупностью агрессивно настроенных друг к другу видов. Имеются многочисленные данные о том, что в межвидовых взаимоотношениях микромаммалий существует определенная упорядоченность; собрание особей различных видов представляет собой организованную систему и взаимодействия животных в целом направлены на ее сохранение (Ердаков, Чубыкина, 1983; Соколов, Осипова, 1986). Подобные механизмы – а именно система социальных связей – являются основными внутривидовыми регуляторами местоположения особей в пространстве у большинства млекопитающих (Герман, 1975; Шилов, 1977; Панов, 1983). На межвидовом уровне у микромаммалий также наблюдается подобная картина: животные разных видов, живущие в одной группе, приобретают определенную социальную значимость друг для друга. Более того, при этом возможно выстраивание иерархической системы между особями различных видов (Morse, 1974; Соколов, Осипова, 1986). Большая роль в этих процессах принадлежит ольфакторным стимулам, опосредованной передаче информации через совокупность меток в регулярно посещаемых участках и на общих путях перемещений (Пегельман, 1976; Попов и др., 1989).

Характер взаимоотношений близких видов складывается на фоне условий среды и поэтому различен в разных природных районах (Кошкина, 1967). В условиях степных лесов юго-востока Украины данный аспект экологии мелких млекопитающих ранее практически не рассматривался.

Целью настоящего исследования являлось изучение влияния миграционных процессов на комплекс межвидовых взаимоотношений в сообществах мелких млекопитающих в условиях лесных экосистем степной зоны Украины. Круг задач исследования предполагал выяснение следующих вопросов: является ли миграция фактором, значимым в смысле изменения существующих взаимоотношений в сообществе микромаммалий, и в какой степени после миграционного обновления популяций восстанавливается прежняя модель сосуществования особей разных видов.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Практическое решение комплекса поставленных целей и задач было осуществлено в ходе реализации программы мониторинговых исследований фауны и экологии мелких млекопитающих в условиях степных лесов (1998–2003 гг.). Материал собран на базе Присамарского международного биосферного стационара Комплексной экспедиции Днепрпетровского национального университета.

Отлов животных проводили методом ловчих траншей (общей протяженностью 240 м) на шести пробных площадях в различных типах лесных биогеоценозов (Бельгард, 1971; Белова, Травлеев, 1999):

- 1) липово-ясеневая дубрава со звездчаткой. Фоновый фитоценоз центральной части поймы р. Самара в пределах Самарского леса (ЛД);
- 2) берестово-ясеневая дубрава с крапивой. Участок расположен между двумя старицевыми озерами в центральной части поймы (БД);
- 3) искусственное насаждение древесно-кустарниковых пород (лещина, боярышник, липа) (ЛБЛ);
- 4) сосно-дубняк со свежим разнотравьем (СД);

5) сосняк с вейником наземным. Единично встречается дуб обыкновенный (СБ);  
6) вязово-ясеневая дубрава со снытью – в притеррасной части поймы в непосредственной близости от заболоченного ольшаника (ВД).

Отлов проводили в течение 20 суток одновременно на всех пробных площадях с ежеутренним изъятием отловленных зверьков. Оседлых животных и мигрантов дифференцировали по снижению уловистости в траншеях: в судубраве и сосновом бору оно произошло на четвертые сутки, на остальных пробных площадях – на пятые сутки.

Статистическая обработка полученных данных включала расчет вероятности межвидовых встреч – *PIE* (*probability of interspecific encounter*) (Whittaker, 1965) – показателя, представляющего собой один из индексов разнообразия, лучше экологически интерпретируемый соответственно целям и задачам настоящего исследования, а также вычисление таких показателей (Песенко, 1982): выравнивание показателя *PIE* – относительно максимально возможного его значения; индекс сегрегации (*SG*) Петерсона (Peterson, 1976). Выраженность межвидовой конкуренции за пространственные ресурсы определяли как степень перекрытия пространственных ниш – с помощью индексов Чекановского–Сьеренсена для качественных и количественных данных.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что в состав комплекса микромамманий в исследованных биогеоценозах входят десять видов, из которых четыре относятся к отряду Insectivora (белозубка малая *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 (CS); бурозубка малая *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (SM); бурозубка обыкновенная *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (SA); кутора обыкновенная *Neomys fodiens* Pennant, 1771 (NF)) и шесть – к отряду Rodentia (мышовка лесная *Sicista betulina* Pallas, 1778 (SB); мышь лесная *S. sylvaticus* Linnaeus, 1758 (SS); мышь-малютка *Micromys minutus* Pallas, 1771 (MM); полевка водяная *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 (AT); полевка кустарниковая *Terricola subterraneus* De Selys Longchamps, 1835 (TS); полевка рыжая *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780 (CG)).

Отмечено, что перекрытие пространственных ниш в исследованных сообществах мелких млекопитающих имеет сходные закономерности в отношении качественного и количественного спектра заселяемых биотопов (табл. 1); гораздо сильнее выражены различия между соответствующими показателями, определенными для оседлого населения и мигрантов. Наиболее выражена конкуренция за пространственный ресурс между видами–доминантами (обыкновенная бурозубка и кустарниковая полевка) и субдоминантами (малая бурозубка и рыжая полевка) – на уровне значений индекса Чекановского–Сьеренсена 0,91–1,00 и 0,71–0,90 для качественных и количественных данных соответственно.

Отмечено, что в группе доминирующих видов перекрытие пространственных ниш остается неизменным у мигрантов по сравнению с таковым у оседлых зверьков либо незначительно снижается в некоторых случаях. Напротив, у видов, занимающих по уровню численности второстепенное положение, в процессе миграций степень перекрытия пространственных ниш снижается гораздо заметнее, что в целом соответствует установленным ранее закономерностям (Morse, 1974). Присутствие доминирующего вида само по себе является фактором, способствующим увеличению неопределенности выбора местообитания для подчиненного вида.

Одной из причин такого явления может быть именно меньшая – по сравнению с доминирующими обыкновенной бурозубкой и кустарниковой полевкой – численность указанных видов. Возможно также предположить, что субдоминантные виды *S. minutus* и *C. glareolus*, систематически относящиеся соответственно к насекомоядным и грызунам, имеют разные стратегии расселения в условиях новой территории. Нельзя забывать также о выраженном различии в размерах особей этих видов и, следовательно, – в скорости их перемещения.

Указанные причины, вероятно, в силу своей взаимосвязанности представляют собой единый комплексный фактор, определяющий роль оседлых и мигрирующих особей видов-субдоминантов в формировании структуры межвидовых отношений. Так или иначе, можно констатировать, что за счет субдоминантов общая конкуренция в сообществах

лесных микромаммалий, сформированных за счет переселяющихся особей, существенно не обостряется.

Таким образом, именно виды, составляющие ядро сообщества (обыкновенная бурозубка и кустарниковая полевка, а также частично малая бурозубка и рыжая полевка), детерминируют всю сложность конкурентных взаимоотношений мелких млекопитающих, обитающих в условиях определенного набора стаций в исследованных лесных биогеоценозах. В равной степени это утверждение относится и к видам-мигрантам, и к оседлым зверькам. При этом в условиях совместного обитания доминирующего и подчиненного видов последний вынужден сужать свою экологическую нишу.

Таблица 1

**Степень конкуренции различных видов микромаммалий за пространственный ресурс в условиях степных лесов**

Виды	AT	CG	CS	MM	NF	SA	SB	SM	SS	TS
AT		$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0,29}{?}$
CG	$\frac{0,23}{?}$		$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{0,29}{0,5}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{1}{0,91}$	$\frac{0,5}{0,67}$	$\frac{1}{0,91}$
CS	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,04}{?}$		$\frac{0}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0}{?}$	$\frac{0,29}{?}$	$\frac{0,67}{?}$	$\frac{0,29}{?}$
MM	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,24}{0,11}$	$\frac{?}{?}$		$\frac{0}{0,67}$	$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{0,29}{0,33}$	$\frac{0}{0,5}$	$\frac{0,29}{0,33}$
NF	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,13}{0,37}$	$\frac{?}{?}$	$\frac{?}{?}$		$\frac{0,29}{0,5}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,29}{0,57}$	$\frac{0,67}{0,4}$	$\frac{0,29}{0,29}$
SA	$\frac{0,16}{?}$	$\frac{0,8}{0,74}$	$\frac{0,1}{?}$	$\frac{0,35}{0,18}$	$\frac{0,15}{0,22}$		$\frac{0,29}{0,29}$	$\frac{1}{0,91}$	$\frac{0,5}{0,67}$	$\frac{1}{0,91}$
SB	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,24}{0,08}$	$\frac{?}{?}$	$\frac{1}{?}$	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,35}{0,15}$		$\frac{0,29}{0,33}$	$\frac{0,67}{0,5}$	$\frac{0,29}{0,33}$
SM	$\frac{0,19}{?}$	$\frac{0,71}{0,62}$	$\frac{0,24}{?}$	$\frac{0,31}{0,19}$	$\frac{0,15}{0,26}$	$\frac{0,76}{0,61}$	$\frac{0,31}{0,39}$		$\frac{0,5}{0,75}$	$\frac{1}{0,8}$
SS	$\frac{?}{?}$	$\frac{0,17}{0,47}$	$\frac{0,48}{?}$	$\frac{?}{0,28}$	$\frac{0,52}{0,42}$	$\frac{0,25}{0,39}$	$\frac{?}{0,3}$	$\frac{0,39}{0,7}$		$\frac{0,5}{0,5}$
TS	$\frac{0,17}{?}$	$\frac{0,79}{0,66}$	$\frac{0,15}{?}$	$\frac{0,28}{0,06}$	$\frac{0,19}{0,36}$	$\frac{0,9}{0,71}$	$\frac{0,28}{0,07}$	$\frac{0,79}{0,35}$	$\frac{0,34}{0,13}$	

Примечание. Цифра над чертой – степень перекрытия пространственных ниш между оседлым населением, под чертой – между мигрантами; правый верхний угол таблицы – качественное сходство комплекса населяемых биотопов, нижний левый угол – количественное сходство; «?» – отсутствие данных.

Рассматривая многовидовые сообщества мелких млекопитающих в аспекте конкуренции за пространственный ресурс, необходимо подчеркнуть следующее. Выявленные в нашем исследовании особенности территориальной конкуренции отнюдь не означают наличия у микромаммалий постоянных межвидовых конфликтов или, тем более, взаимного преследования и уничтожения. Механизм противодействия тенденции к конкурентному исключению заложен как раз в особенностях пространственно-биотопического распределения отдельных видов: необходимая для их сосуществования степень разделения экологических ниш достигается главным образом именно за счет пространственной компоненты – на уровне микроместообитаний (Михеев, 2002).

Следует также учитывать, что в состав сообществ мелких млекопитающих практически в равной степени входят представители и грызунов, и насекомоядных, которые в некоторых аспектах существенно различаются по своей экологии. Причем в каждом из этих фаунистических блоков выделяется «свой» и доминант, и субдоминант (соответственно кустарниковая полевка – рыжая полевка, обыкновенная бурозубка – малая бурозубка); между этими видами следует в первую очередь ожидать более выраженной конкуренции. Однако в этом случае эффективно действует один из компенсаторных

механизмов, выраженный в том, что подчиненный вид стремится избегать прямых столкновений с доминирующим (Morse, 1974).

У остальных видов сообщества на фоне невысокой их численности перекрывание пространственных ниш выражено слабо, и межвидовые взаимоотношения в данном случае нельзя считать конкурентно напряженными. Подобная закономерность прослеживается и у оседлых зверьков, и у мигрантов. Для некоторых видов насекомоядных и грызунов, кроме того, существуют собственные дополнительные механизмы обособления своего жизненного пространства от конкурентов. Например, специализированная землеройка *N. fodiens* ведет преимущественно полуводный образ жизни и лишь в редких случаях удаляется от водоема; существенно различаются пространственные характеристики экологической ниши мыши-малютки и прочих грызунов – большая часть активности этого вида происходит не на земле, а над ее поверхностью, на стеблях злаков и ветвях кустарников (Чубыкина, Крылова, 1977).

Ослабление степени межвидовой конкуренции за пространственный ресурс способствует закреплению мигрантов на новой территории. Полученные нами данные позволяют рассматривать эту закономерность в качестве своеобразного адаптивного механизма, направленного на формирование многовидовых сообществ мелких млекопитающих.

Уровень видового разнообразия такого сообщества позволяет судить о развитости межвидовых контактов. Использование показателя *PIE* (табл. 2), по определению направленного на измерение «вероятности межвидовых встреч», позволило подтвердить данные, полученные при анализе степени перекрывания пространственных ниш мелких млекопитающих: интенсивность межвидовых контактов (далеко не все из которых могут оказаться альтруистическими или, по крайней мере, нейтральными) у мигрантов заметно снижается (по сравнению с оседлыми) практически во всех исследованных биогеоценозах. Причем сходная закономерность прослеживается как при абсолютном, так и при относительном (выравненность) измерении показателя разнообразия *PIE*.

Таблица 2  
**Интенсивность межвидовых взаимоотношений (вероятность межвидовых встреч) оседлых и мигрирующих микромаммалий в лесных биогеоценозах**

БГЦ	PIE		Выравненность PIE	
	О	М	О	М
ЛД	0,6	0,43	0,80	0,64
БД	0,71	0,49	0,89	0,61
ЛБЛ	0,68	0,43	0,82	0,57
ВД	0,7	0,57	0,84	0,69
СБ	0,72	0,7	0,96	0,88
СД	0,71	0,44	0,86	0,53

Примечание. О – оседлые; М – мигранты.

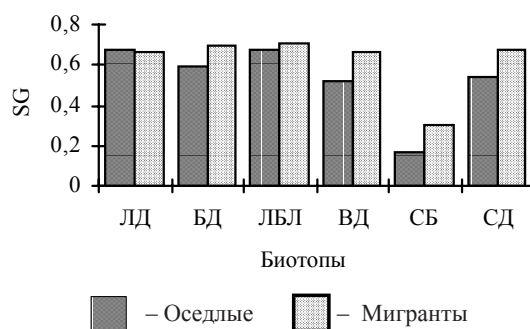
На этом фоне взаимодействие с сородичами – особями своего вида – отнюдь не смещается на второй план и по-прежнему представляет собой особую форму межвидовых контактов в сообществе. Оценить характер подобных взаимоотношений можно с помощью индекса сегрегации (*рисунк*) в среднем по сообществу в каждом биотопе. В данном случае оценивается среднее от показателей сегрегации особей каждого вида, то есть от степени их связи с сородичами в многовидовом сообществе. Увеличение значения *SG* соответствует более тесной взаимосвязи (по крайней мере – пространственной) между особями в пределах одного биотопа.

С учетом вышеизложенного в данном случае можно заметить, что при снижении вероятности межвидовых контактов мелких млекопитающих возрастает степень взаимодействия между особями отдельных видов. Отношения с особями других видов не являются для этого препятствием. В еще более усредненном виде – по всем видам во всех

В целом можно заключить, что межвидовые отношения, несомненно, могут играть роль фактора, существенно влияющего на распространение отдельных видов. Однако действие этого фактора не всегда является категоричным: это, например, прослеживается в отношении мигрирующих особей мелких млекопитающих, для которых «налаживание контактов» с представителями других видов не является приоритетной задачей при заселении новой территории. Охарактеризовать данную ситуацию можно следующим образом: мигрирующие особи различных видов прежде всего стремятся закрепиться на новой территории, до поры до времени пренебрегая тесным «знакомством с соседями».

биотопах индекс сегрегации для мигрантов практически не отличается от такового для исходного оседлого населения (0,98 и 0,97 соответственно).

Таким образом, микромаммалии, не теряя связи с другими видами, в своем расселении «опираются» на особей своего вида. Вероятно, это происходит на основе групповой системы передачи информации, как в пространственном плане – между особями, одновременно находящимися на данной территории, так и в плане временном (темпоральном) – от предшествовавших оседлых – к мигрантам-«новоселам». Можно предположить, что некоторые элементы видовых информационных полей приобретают межвидовое значение, за счет чего формируются не только популяции отдельных видов, но и сообщества мелких млекопитающих в целом.



**Степень сегрегации оседлых и мигрирующих микромаммалий в различных типах лесных биогеоценозов**

## ВЫВОДЫ

Несомненно, что миграционный процесс представляет собой фактор, в значительной степени влияющий на межвидовые взаимоотношения в сообществах мелких млекопитающих. Однако вне зависимости от действия этого фактора напряженность конкуренции за пространственный ресурс, определяемая взаимоотношениями доминирующих по численности видов, может сохраняться на прежнем уровне, что выражается, прежде всего, в степени перекрытия пространственных ниш у мигрантов по сравнению с оседлыми зверьками. В свою очередь, это детерминирует иерархические ранги остальных членов сообщества, в первую очередь – видов-субдоминантов, которые вынуждены в данных условиях сужать свою пространственную нишу.

Тем не менее против увеличения числа агрессивных столкновений и возможного последующего разрушения сообщества у микромаммалий действуют различные компенсаторные механизмы, экологические и этологические, в результате чего интенсивность межвидовых контактов у мигрантов заметно снижается (по сравнению с оседлыми) практически во всех исследованных лесных биогеоценозах. В результате для мигрирующих особей грызунов и насекомоядных создаются условия, способствующие оседанию и закреплению на данной территории. При этом одной из основных стратегий, способствующих формированию популяций переселяющихся мелких млекопитающих, является поддержание тесного взаимодействия с особями своего вида.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н. В., Рыхликова М. Е., Швецов Ю. Г. Территориальное поведение мелких млекопитающих в кедровнике // Поведение животных в сообществах: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 2. – С. 89.
- Белова Н. А., Травлеев А. П. Естественные леса и степные почвы (экология, микроморфология, генезис). – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Герман А. Л. Территориальное поведение европейской рыжей лесной полевки // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. – М.: МГУ, 1975. – С. 57-58.

Голикова В. Л. Влияние межвидовых взаимоотношений на распространение лесных мышевидных грызунов внутри ареала // Проблемы зоогеографии суши. – Л.: Львов. гос. ун-т, 1958. – С. 20-27.

Голикова В. Л. Сезонные особенности поселений лесных мышей и рыжих полевок в Воронежском заповеднике // География населения наземных животных и методы его изучения. – М.: АН СССР, 1959. – С. 103-115.

Докучаев Н. Е. Конкуренция с полевками – фактор регуляции численности землерокобурозубок в горно-таежных ландшафтах Северо-Восточной Сибири // IV съезд Всесоюз. териолог. о-ва. – М.: АН СССР, 1986. – Т. 1. – С. 195-196.

Ердаков Л. И., Сергеев В. Е. Особенности межвидовых отношений некоторых насекомоядных и грызунов // Управление поведением животных: Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1977. – С. 108-110.

Ердаков Л. И., Чубыкина Н. Л. Структура сообщества и межвидовые взаимодействия грызунов // Поведение животных в сообществах: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 2. – С. 165-166.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. – М.: МГУ, 1967. – Вып. 8. – С. 5-27.

Краснов Б. Р. Взаимоотношения двух видов полевок в эксперименте // Поведение животных в сообществах: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 2. – С. 178-179.

Михеев А. В. Принципы разобщения экологических ниш мелких млекопитающих в лесных экосистемах степной зоны Украины // Экология та ноосферологія. – 2002. – Т. 11, № 1-2. – С. 79-85.

Панов Е. Н. Поведение животных и эволюционная структура популяций. – М.: Наука, 1983. – 386 с.

Пегельман С. Г. Некоторые аспекты внутрисемейных, внутривидовых и межвидовых взаимоотношений у грызунов // Групповое поведение животных: Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1976. – С. 294-296.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Петров О. В., Саулич М. И. О возможностях пространственных связей в популяциях мышевидных грызунов лесостепных дубрав // Тр. II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. – М.: МГУ, 1975. – С. 151-152.

Попов С. В., Чабовский А. В., Шилова С. А., Щипанов Н. А. Механизмы формирования пространственно-экологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. – М.: МГУ, 1989. – Вып. 17. – С. 5-58.

Семенюк С. К. Пространственное распределение рыжей полевки в связи с видовым разнообразием мелких млекопитающих // Грызуны: Материалы IV Всесоюз. совещ. – Ленинград: Наука, 1983. – С. 437-438.

Соколов В. Е., Осипова О. В. Возможность межвидового индивидуального опознавания у лесных полевок // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териолог. о-ва. – М.: Наука, 1986. – Т. 2. – С. 165-166.

Хрущелевский В. П. Правило смены местообитаний в применении к грызунам и некоторым другим млекопитающим // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. – М.: Наука, 1980. – С. 299-300.

Чубыкина Н. Л., Крылова Л. Н. Особенности передвижения мыши-малютки // Управление поведением животных. Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1977. – С. 18-319.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: МГУ, 1977. – 262 с.

Llvellyn J. B., Jenkins S. H. Patterns of niche shift in mice: seasonal changes in mikrohabitat breadth and overlap // Amer. natur. – 1987. – Vol. 129, № 3. – P. 365-381.

Morris D. W. Patterns and scale of habitat use in two temperatezone small mammal faunas. // Can. J. Zool. – 1984. – Vol. 62, № 8. – P. 1540-1547.

Morse D. H. Niche breadth as a function of social dominance // Amer. Natur. – 1974. – Vol. 108, № 964. – P. 818-830.

Peterson C. H. Measurement of community pattern by indices of local segregation and species diversity // J. Ecol. – 1976. – Vol. 64, № 1. – P. 157-169.

Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. – 1965. – Vol. 147, № 3655. – P. 250-260.

*Надійшла до редколегії 30.05.04*