

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 574.42: 574.474: 599.32

ВЛИЯНИЕ СПЕЦИФИКИ И ИНТЕНСИВНОСТИ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ВИДОВУЮ СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

К. З. Омаров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

На основе обобщения данных многолетних полевых исследований показано, что коренные изменения среды (земледелие) приводят к полной перестройке видовой структуры сообществ мелких млекопитающих и замещению местных видов агрофилами и синантропами. В то же время антропогенные воздействия (рубка лесов, выпас домашнего скота), у которых в природе имеются сопоставимые по характеру действия на экосистемы естественные аналоги (пожары, пастьба диких копытных), не приводят к существенному изменению видовой структуры, а изменяют лишь структуру доминирования.

On the basis of synthesis of the long-term field researches it is shown that basic changes of the environment (agriculture) lead to full reorganization of the specific structure of the communities of small mammals and replacement of the local species with agrophils and synanthropes. At the same time the anthropogenous activities (deforestation, cattle pasturing) which have natural analogs, comparable by character and influence on ecosystems (fires, pasturage of wild hoofed animals) don't lead to the essential change of the specific structure, and only change the structure of domination.

Ключевые слова: грызуны; насекомоядные; организация сообществ; индексы видового разнообразия; структура доминирования; антропогенные воздействия; фрагментация местообитаний.

Keywords: rodents; insectivorous; organization of communities; indexes of specific variety; structure of domination; anthropogenous influences; fragmentation of habitats.

Введение

В последние десятилетия проблеме динамики населения мелких млекопитающих в антропогенных ландшафтах уделяется особое внимание, так как эти данные востребованы при прогнозировании состояния среды, при проведении биомониторинга и при планировании природоохранных мероприятий [1–5].

Как известно, к группе мелких млекопитающих относятся млекопитающие, масса тела которых в дефинитивном состоянии не превышает 5 кг [6]. Эта группа млекопитающих, в которую в основном входят грызуны и насекомоядные, в силу своего положения в трофических цепях непосредственно воспринимает и быстро отзывается на давление внешних факторов изменением численности и видовой структуры населения.

В ряде работ показано, что на нарушенных антропогенным воздействием территориях видовая структура сообществ мелких млекопитающих претерпевает существенные изменения, обусловленные тем, что на трансформированных территориях появляются новые доминанты, занимающие в экосистемах экологические ниши своих предшественников. В результате количественное и качественное соотношение видов в сообществе, как правило, изменяется, происходит снижение численности и упрощение структуры сообщества за счет исчезновения наиболее уязвимых, редких и малочисленных видов [7–22].

В то же время очевидно, что реакции населения мелких млекопитающих зависят как от специфики антропогенного воздействия, так и его интенсивности или масштаба. В связи с этим в контексте дальнейшего обсуждения и решения этой проблемы весьма важным представляется установить общие закономерности изменения видовой структуры населения мелких млекопитающих в зависимости от специфики и интенсивности антропогенных воздействий, что и явилось целью данной работы. В данной статье мы остановились на трех широко распространенных типах антропогенного воздействия в Дагестане: горном земледелии, рубке лесов и выпасе скота.

Методы исследований

В основу работу положены полевые исследования, проводившиеся в 1988–2008 гг. в Северо-Западном Прикаспии и на Восточном Кавказе.

В состав сообществ мелких млекопитающих на различных опытных участках входили следующие виды: малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*), желтобрюхая мышь (*Sylvaemus fulvipectus*), домовая мышь (*Mus musculus*), мышь малютка (*Micromys minutus*), лесная соня (*Dryomys nitedula*), серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), общественная полевка (*Microtus socialis*), кустарниковая полевка (*Microtus majori*), дагестанская полевка (*Microtus daghestanicus*), гудаурская полевка (*Chionomys gud*), полуденная песчанка (*Meriones meridianus*), гребенщикова песчанка (*Meriones tamariscinus*). Помимо перечисленных видов грызунов при анализе видовой структуры сообществ учитывались данные по уловистости землероек – бурозубки Волнухина (*Sorex volnuchini*), кавказской бурозубки (*Sorex caucasica*), малой белозубки (*Crocidura suaveolens*), белобрюхой белозубки (*Crocidura leucodon*).

Относительные учеты численности мелких млекопитающих проводились методом ловушко-линий с использованием стандартных зоологических плашек типа Геро [23]. Анализ сообществ мелких млекопитающих проводили на основании структурных характеристик: количества видов, степени доминирования и относительной численности [24]. Для характеристики сообществ использовали индексы видового разнообразия и выровненности [25]. Для оценки степени сходства видового состава сравниваемых сообществ использовали индекс сходства Серенсена [26].

Результаты и обсуждение

1. Видовая структура населения мелких млекопитающих в условиях горного террасного земледелия

Среди видов хозяйственной деятельности человека земледелие оказывает самое мощное воздействие на природу. Влияние земледелия на фауну во много раз сильнее и многообразнее, чем многих других антропогенных факторов. Оно ведет к коренной перестройке экологических условий, превращая их в совершенно новые – искусственные. Ежегодная вспашка разрушает убежища животных, защитные условия, изменяет и обедняют кормовую базу [7, 12, 27–29].

Исследования по влиянию горного земледелия на население мелких млекопитающих проводились на Хунзахском плато (1700 м н.у.м.) параллельно в трех станциях: агроценозы, межевые склоны и остепененные луга. Подбор биотопов позволял проследить реакции населения мелких млекопитающих в условиях постепенного перехода от естественных ценозов к межевым склонам и типичным агроценозам.

Как видно из табл. 1, горное земледелие привело как к количественным, так и к качественным изменениям в составе сообщества мелких млекопитающих. Несмотря на существенное повышение численности населения мелких млекопитающих на агроценозах – 22,5 ос/га против 14,5 ос/га в остепененных лугах, видовое разнообразие сократилось с 6 до 4 видов (табл. 1). При этом одним из доминантов на агроценозах является типичный синатропный вид – домовая мышь, которая отсутствовала на остепененных лугах. В то же время сразу три вида – малая лесная мышь, бурозубка Волнухина и белобрюхая белозубка выпадают из состава сообществ на агроценозах. Как следствие очень низким оказался показатель сходства сравниваемых сообществ на агроценозах и остепененных лугах – 0,5.

Наиболее интересная ситуация сложилась на межевых склонах, где так же, как и на остепененных лугах, отмечено 6 видов (табл. 1). По своей сути межевые склоны можно рассматривать как своего рода микрореконструкцию, так как поселяющиеся здесь животные имеют свободный доступ как к сельскохозяйственным полям, так и к естественной субальпийской растительности на склонах. По видовому составу, распределению численностей видов и структуре доминирования сообщество мелких млекопитающих на межевых склонах оказывается ближе к сообществам на остепененных лугах (табл. 1). Об этом сви-

детельствует высокий показатель сходства видового состава сравниваемых сообществ – 0,93. Значительно ниже показатель сходства при сравнении сообществ мелких млекопитающих с межевых склонов и агроценозов – 0,66.

Таблица 1. Видовая структура населения мелких млекопитающих в агроландшафтах и естественных лугах на Хунзахском плато

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	Агроценозы	Межевые склоны	Остепненные луга
Мышь домовая	8,3±0,49	–	–
Полевка обыкновенная	6,8±0,37	2,2±0,16	2,2±0,27
Хомячок серый	6,0±0,41	1,7±0,17	1,8±0,13
Мышь малая лесная	–	7,8±0,24	6,9±0,28
Бурозубка Волнухина	–	1,2±0,14	1,5±0,35
Белозубка белобрюхая	–	1,5±0,44	0,9±0,27
Белозубка малая	1,4±0,46	0,8±0,18	1,2±0,44
Показатели			
Обилие на 100 л/с	22,5±1,2	15,2±0,73	14,5±1,36
Число ловушко-суток	1600	2400	1760
Число особей	360	365	255
Число видов	4	6	6
Видовое разнообразие (μ)	3,69±0,06	5,08±0,19	5,25±0,12
Показатель выровненности (h)	0,06±0,01	0,15±0,02	0,13±0,02

Такая специфика формирования сообщества мелких млекопитающих на межевых склонах объясняется не только сходством кормовых условий с естественными ценозами, но и стабильностью комплекса внешних условий (цикличность фенологии растительности, отсутствие агротехнических мероприятий и др.), что совершенно не характерно для обрабатываемых полей. Кроме того, известно, что в пограничной зоне наблюдается краевой эффект, выражающийся, с одной стороны, в увеличении видового разнообразия, а с другой – приводящий к пограничной диффузии видов [12, 30, 31]. Еще Ж. Жибан [32] отмечал, что выравнивание склонов и уничтожение кустарниковых изгородей уничтожает биотопы, благоприятные для коренных видов грызунов.

Анализ структурных показателей сообществ подтвердил эту закономерность. Показатель выровненности в сообществах мелких млекопитающих на остепненных лугах и межевых склонах составил 0,13–0,15, в то время как на агроценозах – 0,06, что является следствием различной структуры доминирования в этих сообществах. На межевых склонах и остепненных лугах формируются монодоминантные сообщества, где абсолютным доминантом является малая лесная мышь (48–51%). В то же время на агроценозах формируется типичная полидоминантная структура сообщества, где в качестве содоминантов выступают три вида из четырех, входящих в состав сообщества (табл. 1). Заметим, что полученные закономерности в полной мере прослеживаются и при отдельном рассмотрении населения грызунов и землероек, которые при анализе объединены в одно сообщество. Интересно, что аналогичная тенденция была обнаружена и при изучении формирования сообществ грызунов на пахотных землях северной Евразии [12], что позволяет говорить о более общем проявлении этих закономерностей.

В целом можно констатировать, что горное земледелие приводит к формированию принципиально новых сообществ мелких млекопитающих, отличающихся от коренных сообществ по видовому составу, распределению численностей видов и структуре доминирования.

II. Видовая структура населения мелких млекопитающих во фрагментированных рубками лесах

Традиционно считается, что рубка лесов приводит к обеднению коренных экосистем за счет внедрения и широкого распространения новых видов, замены одних фаунистических комплексов другими, сокращения ареалов лесных видов. Такой подход сложился в результате изучения сплошных концентрированных рубок на больших территориях, приводящих к изменению облика всего ландшафта [33–34]. В то же время значительно меньше исследовался процесс влияния локальных рубок лесов на популяции животных.

Таблица 2. Видовая структура населения мелких млекопитающих в березово-сосновых лесах на северо-западном склоне Богосского хребта

Виды	Относительная численность (особей на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
Полевка гудаурская	1,7±0,16	1,2±0,13	1,4±0,18
Полевка обыкновенная	–	2,2±0,19	2,6±0,12
Хомячок серый	1,4±0,07	3,4±0,22	4,3±0,19
Мышь малая лесная	4,1±0,24	6,7±0,36	7,0±0,39
Полевка кустарниковая	3,7±0,34	1,2±0,12	4,4±0,34
Полевка дагестанская	2,5±0,27	1,0±0,14	2,8±0,19
Бурозубка Волнухина	–	1,8±0,36	1,4±0,21
Белозубка малая	–	0,7±0,11	0,5±0,09
Показатели			
Обилие на 100 л/с	13,4±0,68	18,2±0,88	24,4±1,17
Число ловушко-суток	2100	1200	1200
Число особей	281	218	293
Число видов	5	8	8
Видовое разнообразие (H)	4,79±0,06	7,00±0,18	7,12±0,15
Показатель выровненности (h)	0,04±0,01	0,13±0,02	0,11±0,02

Примечание: К – контрольный участок с отсутствием рубок; Ф – участок леса фрагментированный вырубками; ДК – стадия формирования древесно-кустарниковой растительности.

Исследования влияния локальных рубок лесов на видовую структуру населения мелких млекопитающих проводились в березово-сосновых лесах на Восточном Кавказе – на северо-западном склоне Богосского хребта (2100 м н.у.м.) и на северном склоне г. Зуберха (1000 м н.у.м.), а также в притеречных пойменных лесах Северо-Западного Прикаспия (табл. 2–4).

Показательно, что на всех трех участках в результате локальной фрагментации лесов тенденции изменений структуры населения мелких млекопитающих практически совпадают – рост общей численности мелких млекопитающих (1,3–1,8 раз) и повышение видового разнообразия (на 1–4 вида) при сохранении всех коренных видов (табл. 2–4).

Такая общая на всех участках тенденция объясняется тем, что в условиях локальной фрагментации лесов и их дальнейшего зарастания существенно увеличивается набор экологических ниш за счет появления открытых участков и переходной зоны между ними, а также появления древесно-кустарниковой зоны. Положительную роль сыграло и то, что после локальных рубок значительно возрастает обилие травянистого корма за счет светолюбивых растений, и соответственно это положительно отражается на численности типичных зеленоядов, например, обыкновенной полевке (табл. 2, 3). Следует отметить, что в целом наши данные хорошо согласуются с гипотезой «альтернативных жертв» [35]. Согласно этой гипотезе, формирование мозаичного антропогенного ландшафта способствует поддержанию высокой численности мышевидных грызунов и их хищников.

Таблица 3. Видовая структура населения мелких млекопитающих в березово-сосновых лесах на северном склоне г. Зуберха

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
Мышь домовая	–	1,4±0,19	2,0±0,16
Мышь малая лесная	6,5±0,51	9,1±0,43	8,8±0,41
Хомячок серый	1,3±0,19	2,4±0,08	1,7±0,09
Полевка обыкновенная	0,8±0,09	2,2±0,20	2,2±0,17
Полевка кустарниковая	2,2±0,17	0,8±0,06	2,9±0,13
Соня лесная	3,4±0,24	0,8±0,17	2,5±0,17
Полевка общественная	–	0,5±0,09	1,8±0,15
Бурозубка Волнухина	0,3±0,04	0,6±0,05	0,8±0,07
Бурозубка кавказская	–	–	0,3±0,04
Белозубка малая	–	0,5±0,02	0,5±0,07
Показатели			
Обилие на 100 л/с	14,5±0,68	18,3±0,88	23,5±1,17
Число ловушко-суток	2600	2300	1800
Число особей	377	421	423
Число видов	6	9	10
Видовое разнообразие (ρ)	4,94±0,12	6,86±0,19	8,28±0,18
Показатель выровненности (h)	0,17±0,02	0,24±0,02	0,17±0,02

Появление либо усиление роли землероек (бурозубок и белозубок) на фрагментированных участках объясняется тем, что на вырубках и участках зарастания древесно-кустарниковой растительностью отмечаются более ранний сход снега, повышенная температура, что в конечном итоге сказывается на более ранней активности насекомых, являющихся их основным кормом.

Таблица 4. Видовая структура населения мелких млекопитающих в притеречных лесах Северо-Западного Прикаспия

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	К	Ф	ДК
Полевка общественная	1,9±0,16	3,8±0,17	2,6±0,11
Хомячок серый	0,9±0,06	1,2±0,09	0,7±0,06
Мышь желтобрюхая	1,7±0,13	3,2±0,27	3,3±0,17
Мышь домовая	3,5±0,28	6,8±0,32	4,9±0,20
Соня лесная	2,9±0,27	0,7±0,11	1,9±0,15
Бурозубка кавказская	–	–	0,3±0,04
Белозубка малая	–	0,2±0,06	–
Показатели			
Обилие на 100 л/с	10,9±0,68	15,9±0,88	13,7±1,17
Число ловушко-суток	4700	3200	3600
Число особей (n)	512	509	493
Число видов (m)	5	6	6
Видовое разнообразие (ρ)	4,77±0,05	4,79±0,11	5,16±0,09
Показатель выровненности (h)	0,05±0,01	0,20±0,02	0,14±0,01

В анализируемом сообществе мелких млекопитающих лишь два вида (кустарниковая и дагестанская полевки) из восьми стабильно избегают территорий, фрагментированных рубками. Кустарниковые полевки являются типичными мезофиллами и соответственно

предпочитают условия повышенного увлажнения и дефицита тепла, а рубки лесов приводят, как известно, к повышению средних температур в приземном слое и соответственно снижению влажности поверхностных слоев. В то же время в ходе зарастания рубок древесно-кустарниковой растительностью на первичной стадии сукцессии численность кустарниковых полевков быстро восстанавливается (табл. 2, 3). Следовательно, даже для таких узкоспециализированных лесных видов, как кустарниковые полевки, вырубки приводят лишь к временному снижению численности.

Анализ структуры доминирования населения мелких млекопитающих показывает, что рубки лесов, как правило, приводят к трансформации полидоминантных сообществ в моно- или олигодоминантные (табл. 2, 4). В то же время данные, полученные на северном склоне г. Зуберха, в эту тенденцию не вписываются (табл. 3).

В целом рубка лесов, по сравнению с рассмотренным выше горным земледелием, не вызывает принципиально значимых изменений в составе сообществ мелких млекопитающих. Более того, видовое разнообразие и общая численность в сообществе мелких млекопитающих на вырубках и на стадии формирования древесно-кустарниковой растительности увеличиваются при сохранении всех коренных видов.

III. Видовая структура населения мелких млекопитающих в условиях выпаса скота

Пастьба копытных млекопитающих является исторически сложившейся и постоянно действующей формой взаимодействия растительных животных и растительности пастбищ [36–38]. Последствия выпаса домашнего скота хорошо изучены для крупных диких копытных, чего нельзя сказать о мелких млекопитающих.

Таблица 5. Видовая структура населения мелких млекопитающих в условиях выпаса скота в Ногайской степи (биосферная станция ПИБР)

Виды	Относительная численность (на 100 л/с)		
	ИЗ	УВ	ИВ
Мышь домовая	3,5±0,19	2,5±0,24	1,4±0,11
Полевка общественная	–	1,4±0,17	–
Хомячок серый	2,7±0,22	1,6±0,14	0,67±0,08
Белозубка белобрюхая	0,83	0,72	0,35
Белозубка малая	0,50	0,39	–
Мышь малютка	–	0,05	–
Песчанка полуденная	–	1,0±0,31	0,50
Песчанка гребенщикова	0,25	0,22	–
Показатели			
Обилие на 100 л/с	7,78±0,24	7,88±0,21	2,92±0,10
Число ловушко-суток	2400	3600	2400
Число особей	177	294	68
Число видов	5	8	4
Видовое разнообразие (ρ)	4,08±0,14	6,57±0,18	3,73±0,12
Показатель выровненности (h)	0,18±0,03	0,18±0,02	0,07±0,03

Исследования по влиянию выпаса скота на видовую структуру населения мелких млекопитающих проводились в полупустынных эфемерово-полынных пастбищах Северо-Западного Прикаспия (Ногайская степь) на трех опытных участках (изоляция, умеренный выпас, интенсивный выпас).

Как показали исследования, наибольшее видовое разнообразие (8 видов) и относительная численность отмечены в режиме умеренного выпаса скота. В режиме изоляции и в режиме интенсивного выпаса скота видовое разнообразие снижается до 4–5 видов.

Анализ структуры доминирования показывает, что в условиях интенсивного выпаса скота формируется полидоминантная структура сообщества ($h = 0,07$), в то время как на участке умеренного выпаса скота и изоляции – олигодоминантная ($h = 0,018$). Это объясняется тем, что на участке интенсивного выпаса скота все виды в сообществе являются либо доминантами (домовая мышь, 47%), либо содоминантами (серый хомячок, полуденная песчанка, белобрюхая белозубка – 12–23%). На двух других участках распределение численностей видов неравномерное за счет появления второстепенных видов, что приводит к росту общей численности мелких млекопитающих и видового разнообразия. Так, на участке умеренного выпаса можно выделить в качестве доминанта домовую мышь с долей в уловах – 31%, содоминантов – общественная полевка, серый хомячок, полуденная песчанка – 13–20% и второстепенные виды – белобрюхая белозубка, малая белозубка, гребенщикова песчанка, мышь малютка – 1–9%. Аналогичная картина на участке изоляции (табл. 5).

Таким образом, сравнительный анализ полученных данных показывает, что специфика формирования сообществ мелких млекопитающих в условиях антропогенной фрагментации среды определяется характером и глубиной конкретного воздействия. Коренные изменения среды (горное земледелие) приводят к полной перестройке видовой структуры сообществ и замещению коренных видов агрофилами и синантропами. В то же время антропогенные воздействия (рубка лесов, выпас домашнего скота), у которых в природе имеются сопоставимые по характеру действия на экосистемы естественные аналоги (пожары, пастьба диких копытных), не приводят к существенному изменению видовой структуры, а изменяют лишь структуру доминирования при сохранении всех коренных видов мелких млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. Литвинов Ю.Н., Швецов Ю.Г. Опыт оценки биологического разнообразия сообществ (на примере грызунов горного Алтая) // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115, № 6. С. 669–678.
2. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области). Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2000. 220 с.
3. Антропогенная трансформация горных ландшафтов Восточного Кавказа / М.-Р.Д. Магомедов, Э.Г. Ахмедов, К.З. Омаров, Ю.А. Яровенко, Н.И. Насруллаев, Р.А. Муртазалиев // Вестн. Дагест. науч. центра. 2001. № 10. С. 55–66.
4. Истомин А.В. Мелкие млекопитающие в региональном экологическом мониторинге (на примере Каспийско-Балтийского водораздела). Псков: Псков. гос. пед. ун-т им. С.М. Кирова, 2008. 278 с.
5. Истомин А.В. Динамика популяций и сообществ мелких млекопитающих как показатель состояния лесных экосистем : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Моск. пед. гос. ун-т, 2009. 48 с.
6. Bourliere F. Small Mammals: their productivity and population dynamics. New York; London, 1975. P. 1.
7. Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 5–19.
8. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.Ф., Пястолова О.А. Трансформации сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов (на примере таежной зоны Среднего Урала) // Экология. 1994. № 3. С. 69–75.
9. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии / В.В. Неронов, А.В. Чабовский, Д.Ю. Александров, М.В. Касаткин // Экология. 1997. № 5. С. 369–376.
10. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А. Реакции сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. I. Сообщества // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, вып. 5. С. 613–622.
11. Бердюгин К.И. К проблеме влияния антропогенных факторов на млекопитающих приполярного Урала // Экология. 2000. № 5. С. 393–395.

12. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии / *В.М. Неронов, Л.А. Хляп, Н.В. Тупикова, А.А. Варшавский* // Экология. 2001. № 5. С. 355–362.
13. *Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В.* Млекопитающие Восточной Феноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 206 с.
14. *Омаров К.З.* Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах Горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1995. 23 с.
15. *Омаров К.З.* Специфика формирования пространственно-этологической структуры предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях террасного земледелия на Восточном Кавказе // Материалы междунар. науч. конф. «Поведение и поведенческая экология млекопитающих», 4–8 октября 2005 г., Черноголовка. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. С. 156–158.
16. *Омаров К.З.* Влияние выпаса скота на структуру и динамику популяций и сообществ мелких млекопитающих // Вестн. Дагест. науч. центра. 2013. № 48. С. 31–37.
17. *Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д.* Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Там же. 2006. № 26. С. 30–35.
18. *Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д.* Принципы функционирования и устойчивости популяций и сообществ мелких млекопитающих в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Сообщества // Там же. 2007. № 27. С. 26–34.
19. *Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д.* Видовая структура сообществ мелких млекопитающих в гетерогенной среде обитания // Изв. Дагест. гос. пед. ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». 2008. № 1. С. 35–42.
20. *Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д.* Реакции популяций и сообществ микромаммалия в условиях антропогенной дестабилизации природной среды на Восточном Кавказе // Изв. Дагест. гос. пед. ун-та. Сер. «Естественные и точные науки». 2009. № 2. С. 48–54.
21. *Омаров К.З., Омарова Д.К.* Влияние фрагментации лесов на видовое разнообразие и структуру населения мелких млекопитающих // Вестн. Дагест. науч. центра. 2012. № 44. С. 22–27.
22. *Лукьянова Л.Е.* Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде (последствия локальных природных катастроф) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных Уральск. отд-ния РАН, 2013. 42 с.
23. *Карасева Е.В., Телицына А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.
24. Группировки населения мелких млекопитающих и их территориальное размещение в восточной половине МНР / *В.В. Кучерук, Н.В. Тупикова, Б.П. Доброхотов, Н.Н. Лебедева, П.М. Барановский* // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 115–151.
25. *Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
26. *Sorensen T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content // K. Danske Vidensk. 1948. Selsk. N 5. P. 1–34.
27. *Карасева Е.В.* Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное поведение распределение мышевидных грызунов в северном Казахстане // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 5. С. 768–773.
28. *Тупикова Н.В., Неронов В.М.* Мелкие грызуны на полях среди лесов Волжско-Камского междуречья // Изв. РАН. Сер. биол. 1996. № 3. С. 364–368.
29. *Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А.* Грызуны полей северо-восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 1. С. 480–494.
30. Ecotones. The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments / eds *M.M. Holland, P.G. Risser, R.J. Naiman*. N.Y., L.: Chapman and Hall, 1991. 141 p.
31. *Бобров В.В., Неронов В.М.* Проблема экотонов в зоогеографии // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 6. С. 896–902.
32. *Жибан Ж.* Оценка вредоносной деятельности млекопитающих в районах с развитым сельским и лесным хозяйствами // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 55–63.

33. *Курхинен Ю.П.* Воздействие сплошных концентрированных рубок на кормовые ресурсы и численность растительноядных млекопитающих Карелии // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 18–31.
34. *Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В.* Указ. соч.
35. *Hansson L., Henttonen H.* Rodent, predation and wildlife cycles // Finn. game Res. 1989. N 46. P. 26–33.
36. *Воронов А.Г.* Влияние животных на почвы и растительность степной зоны // Животный мир СССР. М.; Л.: Наука, 1950. Т. 3. С. 527–538.
37. *Нечаева Н.Т.* Реакция пастбищной растительности на выпас скота в пустынях Средней Азии // Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980. 30 с.
38. *Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 285 с.

Поступила в редакцию 19.01.2015 г.

Принята к печати 30.04.2015 г.