

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ПОЙМЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Н.Е. Колчева

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

Поступила в редакцию 19.04.04 г.

Структура и динамика населения мышевидных грызунов в пойменных местообитаниях. – Колчева Н.Е. – Проведен многолетний сезонный мониторинг видового разнообразия мелких грызунов, численности и популяционной структуры фоновых видов в условиях пойменного типа местности с учетом гидрологического режима реки Большой Ик. Наблюдались сезонно-циклические изменения структуры популяций и связь пространственно-временной динамики пойменного сообщества с характером половодий. Для характеристики особенностей разливов предложено использовать оригинальный «индекс режима поемности» – интегрирующий показатель подъема полых вод и продолжительности затопления поймы. Установлена обратная зависимость численности грызунов от параметров половодья и получено уравнение линейной регрессии. С ослаблением влияния уровней высокой воды проявлялись механизмы популяционного гомеостаза и трансформировались межвидовые отношения. Половодье как комплексный экологический фактор детерминировало численность и структуру населения мышевидных в пойме; в то же время структурные модуляции, адекватные условиям существования, обуславливали устойчивость популяций и сообщества в целом к его экстремальному действию.

Ключевые слова: половодье, грызуны, динамика структуры и численности, индекс режима поемности.

Structure and dynamics of mouse-like rodent population in floodplain habitats. – Kolcheva N.E. – Seasonal monitoring of the composition, abundance, and population structure of predominant rodent species in some floodplain habitats of the Bolshoi Ik river was carried out during several years. Seasonal cyclic changes of the population structure and a relationship between the river water level and the spatial-temporal dynamics of the floodplain community were observed. To characterize flood features, an original «inundation index» which integrates the water level and the flood duration is proposed. An inverse dependence between the rodent numbers and the streamflow parameters was established and a linear regression equation was derived. A decrease of the flood impact causes the mechanisms of population homeostasis to manifest themselves and interspecific relations to change. Flood, as an integrated ecological factor, determined the abundance and population structure of rodents in the floodplain habitats; at the same time, some structural modulations adequate to the living conditions determined the resistance of the whole community as well as its populations to this extreme factor.

Key words: flood, rodents, structure and number dynamics, inundation index.

ВВЕДЕНИЕ

Ввиду экономического освоения территорий, приводящего к существенным изменениям (вплоть до исчезновения) естественных биотопов, особую актуальность представляет изучение экосистем в условиях малонарушенного природного фона. Несмотря на высокий уровень хозяйственной эксплуатации бассейна реки Урал, благодаря частичному сохранению естественного водного режима самой реки и ее притоков, здесь существуют уникальные экологические комплексы.

Исследования характера использования территории и образа жизни грызунов в поймах чаще всего были связаны с влиянием половодья на экологию околководных и хозяйственно важных видов (Шилов, 1954; Водяная полевка..., 2001). Существенное внимание уделялось динамике пойменных сообществ грызунов и отдельных видов в целях прогнозирования численности, выяснения эпизоотологических ситуаций и эпидемиологической опасности (Руковский, 1947; Формозов, 1947; Романов, 1951; Попов и др., 1954; Пантелеев и др., 1958; Бахтигозин, 1962; Кондрашкин и др., 1965; Максимов, 1974; Flowerdev et al., 1977). Вместе с тем некоторые вопросы, связанные с процессами динамики структуры и численности популяций мышевидных, направленными на поддержание состояния их населения, адекватного условиям существования в поймах, оставались вне поля зрения исследователей.

Полученные данные дополняют сведения о влиянии разливов на популяции грызунов, акцентируют внимание на роли пространственно-временной динамики популяционной структуры в обеспечении устойчивости их пойменных сообществ и дают возможности прогнозирования структурно-функциональной трансформации подобных биоценозов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Многолетние стационарные исследования (1987 – 1993 гг.) проводились в пойме реки Большой Ик, правом притоке реки Урал, который берет начало на горно-лесистых склонах Зилаирского плато. Низовья этой реки – своеобразный ландшафтный феномен: здесь проходит граница между Русской равниной и Уральской горной страной, а степные ландшафты сменяются лесостепными (Чибилев, 1987). Главная природная особенность Большого Ика – незарегулированность речного стока, и потому зачастую возникают высокие и длительные весенние подъемы воды. Максимальный уровень половодья (по данным гидропоста) за период наших наблюдений достигал 7.7 м, а в межень – в среднем 2.02 м. Продолжительность высокого стояния воды составляла обычно около трех (от 1 до 5) недель. Для оценки температурного фона и сопровождающих его погодных явлений, небезразличных для грызунов, использовали материалы Оренбургской гидрометеообсерватории.

Грызунов отлавливали давилками конструкций «Геро» и «коридорчик» (последний усовершенствован автором, рац. предложение №184 от 24.11.88 г.) на стандартную приманку. Применяли метод ловушко-линий, модифицированный челночным способом постановки давилок. Учетные площадки закладывали в типичных пойменных лесных ветлово-осокоревых биотопах, перемежающихся разнотравно-злаковыми полянами, а также по краю поймы, включая депрессии рельефа, заросшие степным кустарником. Отработано 9099 ловушко-суток, в непосредственном анализе использовано 1869 отловленных грызунов.

Оценивали динамику базовых параметров населения: состава и соотношения видов, пространственного распределения, демографических особенностей. У каждого зверька определяли возраст и физиологическое состояние по комплексу признаков с применением краниологических, экстерьерных и интерьерных показателей (Колчева, 1986). Величину помета характеризовали по числу эмбрионов и плацентарных пятен. Вклад различных возрастных групп в наращивание численности

оценивали по максимальному числу зафиксированных следов размножения у зимовавших и сеголеток. Результаты анализа демографической структуры продемонстрированы на малой лесной мыши как облигатном обитателе пойм с особым миграционным режимом и высокой экологической пластичностью.

Основной анализ выполнен на регулярных семилетних наблюдениях, проводившихся после спада воды до осени и непосредственно во время наиболее интенсивного за период исследований половодья, когда картина его влияния была наиболее контрастной. В последующие годы (1994 – 2000) полученные сведения носили фрагментарный характер, но подтверждали выявленные тенденции. В обсуждении использованы авторские материалы по другим пойменным и равнинным популяциям модельных видов.

Математические расчеты проводили с помощью программного пакета «Statistica» для Windows, версия 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За период исследований в условиях пойменных биотопов проявлялся суммарный эффект действия на грызунов метеорологических факторов и определяемого ими характера половодья с большим удельным весом последнего (Колчева, 1992). Поскольку в определении уровня численности грызунов существенное значение имеет весенний период, в поймах с выраженными паводками это становится еще очевиднее: степень благоприятности условий обитания определяется характером поемности, отличающимся в разные годы.

Фаунистические списки наших сборов включали восемь видов мышеобразных. Среди них устойчиво доминировала рыжая лесная полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). На ее долю обычно приходилось более половины всех уловов (таблица); максимальная численность на пике (в 1992 г.) составляла 74.5 экз./100 л.с. В качестве субдоминанта выступала малая лесная мышь (*Apodemus (Sylvaeus) uralensis* Pallas, 1778), составляющая обычно треть или четверть уловов, за исключением 1990 г. с высоким половодьем, когда ее обилие в весенних и летних выборках вдвое превосходило рыжую полевку при невысокой относительной численности: 6.7 – 15.7 экз./100 л.с. Доля полевок рода *Microtus* была незначительна, причем после интенсивного половодья в 1990 г. они много лет не встречались в отловах. Существенный подъем численности обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) был зарегистрирован нами лишь в 1997 г. на реке Сакмаре, близ устья Большого Ика, после предшествующих двух лет с невысоким половодьем. Это согласуется с данными Н.П. Наумова (1948), Т.А. Адольфа (1951), М.Л. Калецкой (1957), отмечавшими губительность паводков для серых полевок в поймах среднего течения р. Волги. Несмотря на эколого-географический предел распространения желтогорлой мыши (*Apodemus (Sylvaeus) flavicollis* Melchior, 1834), удельный вес ее в выборках был значителен. На меньший ущерб от затопления для популяций лесных и домовых мышей указывалось ранее в работах Н.А. Никитиной и П.А. Картушина (1958), Г. Флоувердева с соавторами (Flowerdev et al., 1977). По-видимому, миграционные способности мышей ставят их в более выгодное положение по сравнению с полевыми, особенно при резком подъеме воды (Колчева, 2002).

Межгодовая и сезонная динамика численности и соотношения видов мелких грызунов в пойме р. Большой Ик

	1987 <i>(n=55)</i>	1988 <i>(n=595)</i>	1989 <i>(n=508)</i>	1990 <i>(n=162)</i>	1991 <i>(n=173)</i>	1992 <i>(n=151)</i>	1993 <i>(n=58)</i>
Вид	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.	Экз. / 100 п.с.
	%	%	%	%	%	%	%

Bechta

<i>Clethrionomys glareolus</i>	-	5.4-18.8	57.9	16.4	68.1	9.3	33.3	-	-	-	-
<i>Clethrionomys rutilus</i>	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Apodemus urolensis</i>	-	2.7-12.1	39.5	5.1	28.9	15.7	66.7	-	-	-	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	-	0	0	0-1.4	1.5	0	0	-	-	-	-
<i>Microtus</i>	-	0-2.8	2.6	0-1.5	1.5	0	0	-	-	-	-

Место

<i>Clethrionomys glareolus</i>	-	20.7	59.1	7.4-18.7	67.6	2.5	31.6	-	-	-	-
<i>Clethrionomys rutilus</i>	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Apodemus urolensis</i>	-	14.5	38.2	3.4-6.8	23.2	6.7	55.3	-	-	-	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	-	0-2.2	1.0	0-4.2	7.8	0-1.4	13.1	-	-	-	-
<i>Microtus</i>	-	0-1.1	1.7	0-2.4	1.4	0	0	-	-	-	-

ОСЕНЬ

<i>Clethrionomys glareolus</i>	27.8	58.2	20.3-26.0	57.0	19.1-25.9	61.4	12.2	69.6	34.8-62.5	60.8	46.7-74.5	91.4	1.7-11.1	28.1
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0	0	0-3.4	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apodemus urotaeensis</i>	18.3	38.2	5.5-24.9	39.9	16.7-33.7	31.9	3.9	29.1	10.7-30.4	29.8	1.3	0.7	5.3-12.1	61.4
<i>Apodemus flavicollis</i>	0	0	2.1-3.4	2.3	1.6	5.2	0-0.8	1.3	2.2-5.4	9.4	1.2-7.3	7.9	0.6-2.2	10.5

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

В начале весны распределение мышевидных в пойме имело диффузный характер. В период пика половодья их обилие повышалось вдоль береговой линии, а также в немногочисленных, заросших кустарниковой растительностью ложбинах и на гривах. В результате инсультации структуры при высокой плотности населения, неполноценности и недостаточности кормов (у 85% отловленных зверьков желудки были практически пусты), использования случайных и ненадежных убежищ, усиления пресса хищников для грызунов временно создавались весьма неблагоприятные условия существования. Отмечены множественные резорбции эмбрионов у беременных самок разных видов. В год пикового половодья у малой лесной мыши доля самок с резорбирующимися эмбрионами достигла 67% (в равнинных популяциях это наблюдалось у единичных зверьков). Со спадом воды начинался обратный процесс заселения депопулированной территории с восстановлением эквальной пространственной структуры, причем у мышей как более вагильных видов он происходил быстрее и без заметных изменений возрастной структуры, что уже отмечалось исследователями (Большаков и др., 1973; Евдокимов, 1980). Структуру данного поселения можно отнести к сезонно-циклическому типу (Флинт, 1977).

Известно, что половодья оказывают существенное влияние практически на все стороны биоценотических связей. Под влиянием разливов в поймах происходят сложные перестройки в сообществах, которые проявляются в несходстве по годам видовой структуры и сезонных аспектов ценозов (Максимов, 1974). В многогодные 1990 и 1993 гг. мы отмечали изменение обычного соотношения видов, выражавшееся в численном доминировании малой лесной мыши, которое восстанавливалось (или нет) к осени характерным для данного зооценоза преобладанием рыжей полевки (см. таблицу). Подобное описывал Н.Г. Евдокимов (1980), изучавший миграции грызунов в пойме р. Сакмары. Таким образом, структурная организация пойменных сообществ фоновых видов грызунов претерпевает постоянные изменения, которые могут вызывать трансформацию и других элементов в экосистеме. Эту динамику интразональных пойменных биоценозов можно рассматривать как особый случай экологических модуляций (Абакумов, 1991), когда фоновое состояние структуры кратковременно, периодически и обратимо переходит в стадию экологического напряжения.

Поскольку население поймы чутко реагирует на пространственно-временные изменения режима поемности, мы попытались оценить зависимость динамики численности грызунов от двух основных его параметров: продолжительности и высоты половодья (рис. 1). Причем оценивали максимальный уровень

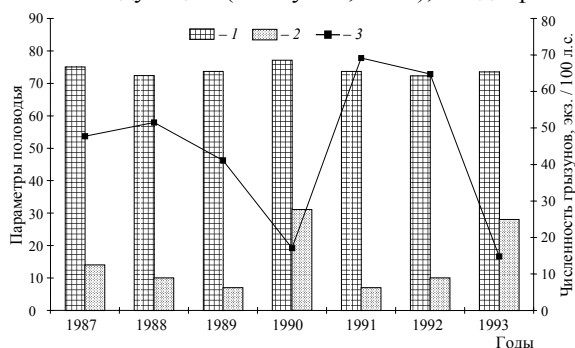


Рис. 1. Зависимость динамики численности мышевидных грызунов от характера половодья на Большом Ике: 1 — уровень воды, дм; 2 — длительность затопления поймы, дни; 3 — численность грызунов

воды и длительность весенне-летнего затопления поймы (в наших условиях – выше 6 метров, когда залиты основные местообитания грызунов). Элиминирующий эффект высоты половодья был статистически значим, но обуславливал лишь около 30% дисперсии уровня численности мышевидных. С длительностью половодья связь оказалась более тесной ($r = -0.88$ при $p = 0.008$). Коэффициенты корреляции, оценивающие долю прямолинейной связи между длительностью затопления и численностью отдельных популяций, следующие: для *C. glareolus* – 0.63 при $p = 0.12$; для *A. uralensis* – 0.56 ($p = 0.19$); для группы видов *Microtus* – 0.46 ($p = 0.29$). В последнем случае коэффициент занижен вследствие того, что учтен лишь четырехлетний период. В действительности экстремальное половодье 1990 г. самым губительным образом сказалось именно на микротусах, которые в последующие годы наблюдений вообще отсутствовали в отловах (см. таблицу). Для малой лесной мыши коэффициент корреляции несколько ниже, чем для рыжей полевки. По-видимому, экологические особенности и, в первую очередь, способность к активным миграциям, позволяли частично снимать лимитирующее действие данного фактора, приводя к более высокой «поймостойкости» (Максимов, 1974) этого вида. Тем не менее, выраженная отрицательная зависимость от длительности затопления отмечалась у всех мышевидных (см. рис. 1).

Характер разливов зависит не только от водности реки, но и от геоморфологии поймы и может отличаться как на разных реках, так и на разных отрезках одной речной долины. Поэтому для характеристики особенностей разливов в конкретных условиях может оказаться удобным предложенный нами «индекс режима поемности»: $I_{ab} = AB$, интегрирующий показатель максимального подъема воды (A) и длительности затопления поймы (B). По нашим данным, диапазон его колебаний составляет 5.13 – 23.9, достигая 4 – 5-кратных различий. Степень сопряженности между указанными параметрами водности и общей численностью грызунов высока и достоверна как для среднего течения р. Урал, так и для рек Сакмары и Большого Ика (в последнем случае коэффициент детерминации достигал 0.87 при $p = 0.01$). Таким образом, характер влияния разливов на популяции изучаемых грызунов более однозначен, нежели на «виды-амфибионты» (Туров, 1958; Водяная полевка..., 2001). Представленное уравнение линейной регрессии позволяет доста-

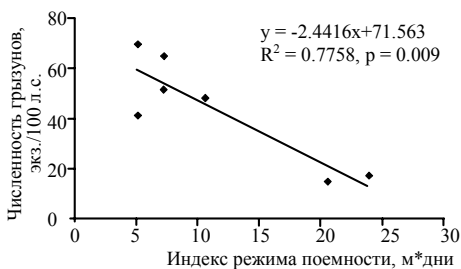


Рис. 2. Связь численности мышевидных грызунов с режимом поемности р. Большой Ик

точно уверенно экстраполировать результаты этой зависимости, полученные в течение семилетних исследований на р. Большой Ик (рис. 2).

Итак, численность, структура и динамика сообществ в пойме р. Большой Ик в основном определялась особенностями весенне-летнего половодья. Элиминирующее действие этого фактора приводило к нарушению оптимальной структуры популяций мышей и полевок, являющейся одним из основных способов приспособления к конкретной экологической обстановке. Ослабление влияния половодий создавало условия для проявления некоторых аспектов популяционного гомеостаза. Так, в популяции малой

лесной мыши прослеживались трансформации возрастной структуры, связанные с процессами старения и омолаживания популяции. В конце репродуктивных сезонов 1987 и 1988 гг. популяция была старше, чем в 1989 г.; затем было отмечено ее постарение в 1990 г. и вновь омоложение в 1991 – 1992 гг. с существенным постарением в 1993 г. Это проявилось в соотношении возрастных классов зубов в сезонных выборках (рис. 3; степень стертости моляров возрастает от 2-го к 9-му классу) и подтверждено детальным анализом возрастной структуры популяции (Колчева, 1992). Однако эти перестройки возрастной структуры из-за половодий были нерегулярны и не формировали подъемы и спады численности, как это наблюдалось в равнинных популяциях (Колчева, 1986, 1992).

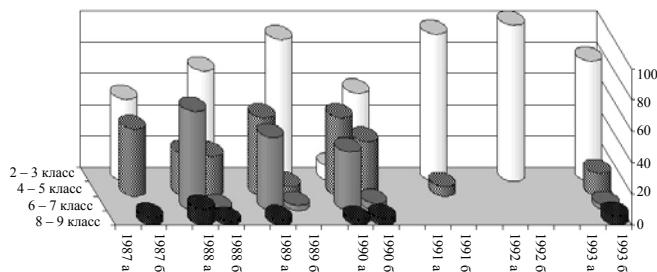


Рис. 3. Изменение по годам соотношения (%) возрастных классов зубов в весенних (а) и осенних (б) выборках популяции малой лесной мыши

Приспособление к среде осуществляется через воспроизводство населения, регулируемое динамикой экологической структуры и численностью. В отсутствие высоких и длительных затоплений популяция малой лесной мыши достигала значительной численности, благодаря репродуктивному потенциалу разных возрастных групп. В нашем случае различия в режиме поемности определяли численность и возрастную структуру размножающейся части популяции, а также успешность репродукции и соответственно общий уровень численности. В разные годы в период половодья страдали либо сами зимовавшие, либо их первые или вторые пометы. В годы низких разливов при высоком уровне численности зимовавших их вклад в прирост популяции достигал 63.1%, а в годы депрессии численности после высоких и продолжительных половодий он уменьшался до 28.2%. Их плодовитость составляла от 5.9 ± 0.26 до 7.1 ± 0.38 детенышей в помете. При снижении степени участия в репродукции зимовавших основная роль в сохранении популяции отводилась сеголеткам. В размножении участвовали все самки и большая часть самцов первых и вторых пометов. Их плодовитость составляла от 6.7 ± 0.25 до 7.1 ± 0.30 детенышей в помете, и вклад в прирост популяции достигал 71.8% (Колчева, 1992, 2002). Лимитируя численность, половодья нарушали закономерные демографические процессы в популяции вплоть до полного срыва воспроизводства населения, когда рождаемость не компенсировала убыли, как это наблюдалось в 1990 году. Однако низкий уровень воды и непродолжительное половодье позволили популяции уже в следующем году выйти из депрессии на пик численности (см. рис. 1; рис. 4). Это говорит о значительных способностях популяции малой лесной мыши к восстановлению, обусловленных лабильностью структуры, высоким репродуктивным потенциалом и возможностями его реализации в пойме.

Не вдаваясь детально в механизмы сосуществования популяций грызунов разных видов, входящих в состав сообщества, можно отметить синхронные коле-

бания численности малой лесной мыши и рыжей лесной полевки (см. рис. 4). Исключение составил 1992 г., когда снижение обилия мышей после популяционного пика усугубилось влиянием высокой численности симпатрической популяции рыжей полевки. Подобные взаимоотношения между мышами и полевками были от-

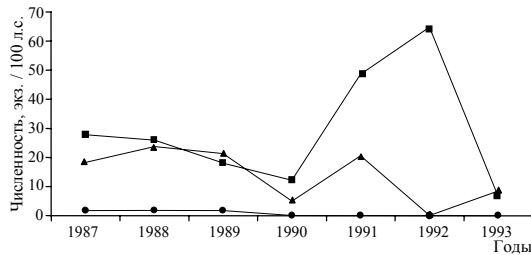


Рис. 4. Многолетняя динамика численности популяций грызунов в пойме р. Большой Ик: ■ — рыжая полевка, ▲ — малая лесная мышь, ● — серые полевки

мечены рядом авторов (Шилов, 1977; Колчева, Оленев, 1991; Lidicker, 1966). Очевидно, такой характер межвидовых отношений стал возможен при ослаблении воздействия половодья и достижении высокого обилия грызунов. Следующий многоводный 1993 г. не позволил популяциям обоих видов достигнуть значительного уровня численности (см. рис. 1, 4).

Наблюдаемые изменения свидетельствуют о влиянии эк-

стремального фактора половодья, которое формирует пространственно-возрастную структуру и нивелирует динамику численности пойменных популяций мелких грызунов. В то же время изменчивость возрастной структуры, благодаря ее сложности и смене ролей структурно-возрастных группировок в наращивании численности, повышает устойчивость и быстрое восстановление популяций. Структурные трансформации (как на популяционном, так и на ценотическом уровне) обуславливают устойчивость сообщества в целом. Несмотря на то, что высокая смертность мелких грызунов является следствием ежегодных половодий, в остальные сезоны года речная пойма исключительно благоприятна для их существования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние наблюдения за жизнедеятельностью мелких грызунов в пойме р. Большой Ик дают возможность судить о том, что пространственно-временная динамика и уровень численности их популяций существенно зависят от изменений режима поемности реки. Это характеризует половодье как важный экологический фактор. Структура и численность популяций мышевидных в основном определяются высотой и продолжительностью весенних разливов, оцениваемых «индексом режима поемности» (I_{ab}). Значения коэффициентов полученного уравнения линейной регрессии позволяют ожидать достаточно высокий прогностический уровень рассчитанной для данных условий модели. Поскольку зависимость численности мышевидных от I_{ab} имеет обратно пропорциональный характер, проявление многолетних циклических колебаний популяций грызунов нивелируется элиминирующим воздействием половодий. В то же время в годы низкой водности создаются условия для проявления некоторых элементов популяционного гомеостаза и оптимизации структуры. Благодаря динамике репродуктивного потенциала разных возрастных групп, лабильности возрастной и пространственной структуры, пойменные популяции мышевидных обладают значительными репарационными возможностями, повышающими их поймостойкость и соответственно уровень численности.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Продолжительный и высокий разлив способен надолго вывести популяции мелких грызунов из состояния равновесия, приводя к изменению базовых параметров населения поймы. Однако специфику пойменных биоценозов в рассматриваемом аспекте характеризуют больший динамизм, постоянные экологические модуляции структуры, а также высокие адаптивные возможности и устойчивость населения мышевидных к экстремальному действию фактора половодья.

Знание особенностей жизнедеятельности, закономерностей динамики структуры и численности популяций пойменных сообществ позволит более обоснованно прогнозировать их состояние в целях мониторинга и эффективнее проводить мероприятия по барьерной дератизации в интересах практики.

Автор благодарит директора Оренбургской гидрометеообсерватории А.И. Ефимова и сотрудников этого учреждения за предоставление материалов по динамике уровня воды р. Большой Ик и метеоданных по району исследований, а также выражает признательность член-корреспонденту РАН А.А. Чибилеву за рекогносцировочную информацию, использованную в работах по Оренбургскому краю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования: Тр. Междунар. симп. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 18 – 40.

Адольф Т.А. К вопросу о влиянии весеннего разлива на мелких млекопитающих поймы р. Мологи // Учен. зап. МГПИ. 1951. Т. 18, №1. С. 69 – 74.

Бахтигозин И.А. Влияние паводков и апрельско-майских осадков на осеннюю численность мелких мышевидных грызунов // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 7. С. 1075 – 1082.

Большаков В.Н., Бойков В.Н., Бойкова Ф.М., Гашиев Н.С., Евдокимов Н.Г., Шарова Л.П. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов // Экология. 1973. № 6. С. 57 – 65.

Водяная полевка: Образ вида. М.: Наука, 2001. 528 с.

Евдокимов Н.Г. Влияние весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов пойменного биотопа // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 89 – 100.

Калецкая М.Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника // Тр. Дарвин. гос. заповедника. 1957. Вып. 4. С. 7 – 78.

Колчева Н.Е. Динамика возрастной структуры и численности популяции лесных мышей (*Apodemus sylvaticus* L.) на Южном Урале // Экология. 1986. № 6. С. 51 – 58.

Колчева Н.Е. Динамика экологической структуры популяции лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1992. 25 с.

Колчева Н.Е. Грызуны пойменных сообществ в динамике биоразнообразия интразональных ландшафтов // Сиб. экол. журн. 2002. №6. С. 811 – 818.

Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Сопряженность популяционных изменений у лесной мыши и рыжей полевки в лесных биогеоценозах Южного Урала // Экология. 1991. №1. С. 43 – 52.

Кондрашкин Г.А., Скорзов М.М., Колчина Т.Д. К вопросу о структуре микроочагов туляремии в пойме р. Урала // Туляремия и сопутствующие инфекции: Материалы науч. конф. Омск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1965. С. 26 – 30.

Максимов А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 294 с.

Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.

- Никитина Н.А., Картушин П.А.* Мелкие млекопитающие Волго-Ахтубинской поймы // Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М.: Медгиз, 1958. С. 48 – 63.
- Пантелеев П.А., Кучерук В.В., Картушин П.А.* Особенности распределения водяной крысы по Волго-Ахтубинской пойме и прогноз численности этого зверька после начала эксплуатации ГЭС // Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии. М.: Медгиз, 1958. С. 181 – 183.
- Попов В.А., Попов Ю.К., Приезжев Г.П., Кулаева Т.М., Воронов Н.П., Гаранин В.И., Назарова И.В., Изотова Т.Е., Красовская Л.А.* Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Тр. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. наук. 1954. Вып. 3. С. 7 – 217.
- Романов Л.П.* Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов // Зоол. журн. 1951. Т. 30, вып. 6. С. 607 – 615.
- Руковский Н.Н.* Влияние разливов р. Урал на фауну Гурьевской области // Природа. 1947. №3. С. 69.
- Туров И.С.* Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна // Учен. зап. МГПИ. 1958. Т. 84. С. 9 – 71.
- Флинт В.Е.* Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 184 с.
- Формозов А.Н.* Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1947. Вып. 1. С. 13 – 43.
- Чибилев А.А.* Река Урал. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 168 с.
- Шилов И.А.* Влияние весеннего паводка на движение численности водяных крыс в различных типах пойм // Зоол. журн. 1954. Т. 33, вып. 6. С. 1396 – 1402.
- Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 260с.
- Lidicker W.Z., Jr.* Ecological observations on a feral house mouse population declining to extinction // Ecol. Monogr. 1966. Vol. 36, №1. P. 27 – 50.
- Flowerdev J.R., Hall S.J.G., Brown J.C.* Small rodents, their habitats and the effects of flooding at Wicken Pen, Cambrigeshire // J. Zool. 1977. Vol. 182, № 3. P. 323 – 342.