

УДК 599:574.34

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Н.М. Окулова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: natmichok@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.10.08 г.

Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих. – Окулова Н.М. – Выделено 4 типа периодов в многолетней динамике численности млекопитающих: 1) микродинамика (до 10 – 12 лет), мезодинамика (десятки лет), 3) макродинамика (сотни лет) и 4) мегадинамика (тысячи и более лет). Для изучения факторов динамики и характеристики численности в мезодинамическом масштабе на рядах по 20 – 70 лет предлагаются методы математической статистики, метод «климатических полей». Рассмотрены тренды численности как качественно новая особенность процесса (по сравнению с микродинамикой) с ведущим значением абиотических факторов в формировании трендов. Метод климатических полей позволяет выявить как местные, так и видовые характеристики условий оптимума и пессимума для существования видов.

Ключевые слова: многолетняя динамика численности, млекопитающие, факторы, статистические методы, метод «климатических полей», прогнозирование.

The experience in many year dynamics of mammal number studying. – Okulova N.M. – The 4 types of periodes in many year dynamics of mammal number are displayed: 1) microdynamics (to 10 – 12 years), 2) mesodynamics (during some ten-years), 3) macrodynamics (some hundred years), 4) megadynamics (some thousand years and above). The methods of mathematical statistics and the method of «climatic fields» for factors dynamics studying and number cycles characterizing in mesodynamic scale on 20 – 70 years rows are proposed. The trends of number dynamics as a new quality in comparisons with microdynamics with the leading role of abiotic factors in trend formation are discerned. The method of «climatic fields» allows to reveal both the local and the specific characteristics of optimum and pessimum conditions for species existence.

Key words: many year dynamics, mammals, factors, statistical methods, method of «climatic fields», forecasting.

ВВЕДЕНИЕ

К концу XX – началу XXI в. было накоплено большое количество данных по многолетней динамике численности млекопитающих, что дало стимул обратиться к их осмыслению (Анализ многолетних данных..., 2000; Закономерности полувековой динамики..., 2000; Многолетняя динамика численности птиц..., 2002 и др.). В данной статье автор хочет поделиться опытом работы по изучению многолетних процессов динамики численности млекопитающих и некоторых новых направлений в этой работе, которые, по его представлениям, имеет смысл развивать. Было рассмотрено более чем 50 рядов динамики численности продолжительностью в 20 – 70 лет наблюдений в различных природных зонах, полученных автором лично с помощью коллег, а также литературные данные.

В итоге автор пришёл к заключению, что целесообразно разделить весь процесс динамики численности на отдельные этапы, различающиеся как по характеру и закономерностям изменений численности, так и по методам изучения (Окулова, 2005). Всего было выделено 4 этапа: 1) **микродинамика** (с длиной циклов в 2 – 12 лет, до 20); 2) **мезодинамика** (с продолжительностью циклов в 20 – 100 лет), 3) **макродинамика** (в течение нескольких веков) и 4) **мегадинамика** (изучение процесса в геологическом масштабе времени). При этом несомненно, что факторы, управляющие динамикой численности на разных этапах, различны. Большая часть из всей массы исследований, посвящённых многолетней динамике численности до начала XXI в., касалась всестороннего изучения микродинамических процессов. Макродинамические процессы – наименее изученная область; эти данные получают путём изучения древних архивных документов, анализа костей из кухонных ям древнего и средневекового человека и субфоссильных остатков животных из нор, пещер или других мест массового захоронения животных (Пидопличко, Цалкин, Динесман, Кириков, Князев и др.). Мегадинамические процессы – это изучение динамики численности животных на протяжении тысячелетий, для чего используют методы палеонтологии (Динесман, Савинецкий, Дмитриев и др.).

Рассмотрение рядов показало, что на мезодинамическом этапе ряды приобретают новое по сравнению с микродинамическим подходом, качество: выявляются тренды численности, т.е. на фоне краткосрочных, 2 – 5 – 7-летних циклов численности обнаруживается более общая тенденция постепенного, на протяжении 30 – 50 или более лет роста или снижения численности, образуемая постепенным ростом или уменьшением средних для этих краткосрочных циклов численности. Тренды обычно представляют собой ветви более крупных циклов длиной в 80 – 100 и более лет. Ряды численности, не обнаруживающие тренда (стационарные ряды), встречаются реже.

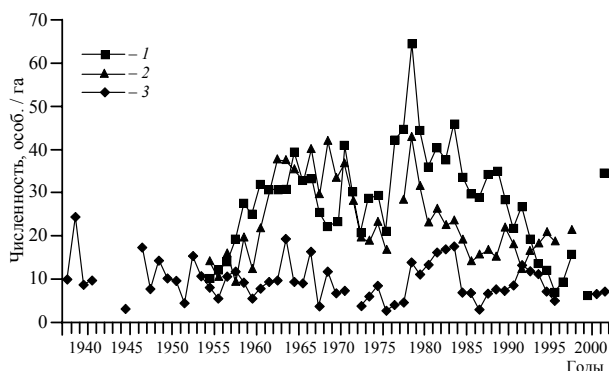


Рис. 1. Динамика численности малого суслика в Западно-Казахстанской области (по: Окулова и др., 2001): 1 – стационар Джамбейты (оптимум ареала), 2 – стационар Фурманово (оптимум ареала), 3 – стационар Калмыково (субпессимальный участок ареала)

Примером тому может служить кривая многолетней динамики численности малого суслика *Spermophilus pygmaeus* в Западно-Казахстане за последние 70 лет XX в. (рис. 1). На двух верхних кривых из оптимальных участков ареала видны период подъёма (положительный тренд) в 1945 – 1960 гг., период относительной стабильности на высоком уровне (1965 – 1985 гг.) и период спада (отрицательный тренд) в 1980 – 2002 гг. Эти тенденции осуществляются через

ряд мелких подъёмов и спадов периодом в 2 – 5 лет. Нижняя кривая из субпессимального участка ареала показывает стационарный ряд многолетней динамики численности (средние значения численности, рассчитанные по коротким циклам, в этом случае остаются относительно постоянными, не имея тенденции ни к спаду, ни к росту). В Западно-Казахстанской области при 40 – 70-летнем изучении динамики численности малого суслика на 7 стационарах только в 1 случае был отмечен стационарный процесс, в остальных случаях имели место тренды. Стационарный ряд динамики численности получен нами также для 25-летней кривой динамики численности мелких грызунов – обитателей тайги в предгорьях Сихотэ-Алиня в Приморском крае (Окулова, 1994) и во всех 4-х районах наблюдений по многолетней динамике численности красно-серой полёвки (*Clethrionomys rufocanus* Pall.) (Окулова, Катаев, 2003; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Изучение динамики численности на мезодинамическом уровне выдвинуло целый ряд новых задач исследований или их новых аспектов.

1. Изучение структуры кривых динамики численности с учётом не только микро-, но и мезодинамических процессов – набор гармонических составляющих, слагающих кривые, и других характеристик кривых, направлений трендов, протяжённости во времени ветвей спада, стабильного состояния или роста в мезодинамических циклах, их характеристика, степень правильности чередования этих циклов и т.д.

2. Изучение причин возникновения и факторов, воздействующих на ход мезодинамических трендов и циклов. Отсюда вытекает возможность разработки методов долгосрочного прогноза численности животных с учётом не только микро-, но и мезодинамических процессов. Под долгосрочным прогнозом в данном случае мы понимаем прогноз изменения численности на грядущие несколько десятилетий, тогда как краткосрочный прогноз – это предсказание уровня численности вида в данном месте на ближайшие 1 – 2 года.

3. Характеристика особенностей динамики численности в разных частях ареала – как в плане микро-, так и мезодинамики, выявление пространственно-временных закономерностей в мезодинамике численности.

4. Исследование и объяснение явлений доминирования, расширения или сокращения ареала вида в мезодинамическом масштабе. Смена доминантов, движение границ ареала часто плохо заметны при недолговременных наблюдениях (3 – 7 лет), но чётко выявляются за 20 – 30 и более лет.

5. Оценка и объяснение явлений конкуренции, колебаний интенсивности размножения и уровня выживания в условиях разных фаз мезодинамических циклов подобно тому, как это делается при изучении в случае микродинамических циклов.

6. Новые подходы к характеристике динамики численности вида как компонента биоценоза с учётом возможного изменения его роли в процессе мезодинамических изменений численности (например, изменение роли грызунов как объектов питания пушных зверей, носителей болезней).

7. Выявление роли различных факторов – абиотических, внешних биотических, антропогенных и внутривидовых в регуляции циклов мезодинамического масштаба и отличие от микродинамики.

8. Создание и наращивание в процессе мониторинга базы данных, сбор и хранение сопряжённых количественных показателей, характеризующих на протяжении нескольких десятилетий, а в дальнейшем, может быть, и более, данных не только по численности отдельного вида, но и взаимосвязанных сочленов его биоценоза, а также важнейших характеристик абиотических процессов, влияющих на данный участок биосферы.

Использование статистических методов (корреляционного, регрессионного анализов, методов оценки непараметрической корреляции, спектрального анализа Фурье, анализа временных рядов и др.) оказалось особенно перспективным для изучения мезодинамических процессов, полезным для выявления комплекса факторов, связанных с динамикой численности и создания уравнений для количественного прогноза численности как краткосрочного, так и долгосрочного характера ряда видов (Окулова, Мыскин, 1973; Окулова, Маштаков, 1992; Окулова и др., 2001, 2004; Балакирев и др., 2004). Без помощи этих методов трудно объяснить, например, причину постепенного снижения численности красной полёвки (*Clethrionomys rutilus*) на севере и северо-востоке лесной зоны Европейской части России (Удмуртия, Пинежский, Печоро-Илычский заповедники) при соответственном росте или стабильном состоянии численности рыжей полёвки (Окулова и др., 1998, 2004; Бобрецов, 2000; Бернштейн и др., 2000, 2004; Окулова, 2003). Для Удмуртии было показано разное направление корреляций и тесная связь численности обоих видов лесных полёвок с высотой снежного покрова (Окулова и др., 1998; Бернштейн и др., 2004). Это подтверждается и для Пинежского заповедника (Окулова и др., 2003, 2004). А.Е. Якимова (2008), изучавшая динамику численности красной полёвки в Карелии за последние 40 лет, также продемонстрировала постепенное снижение численности вида за эти годы. Можно предполагать, что подъёмы и спады численности мезодинамического масштаба охватывают большие территории, чем таковые микродинамического.

С помощью метода факторного анализа удалось оценить относительную роль отдельных факторов в динамике численности красно-серой полёвки (Окулова, Катаев, 2007).

В последние годы очень большое внимание уделяется глобальному потеплению, которое наблюдается на значительной части территории России (Многолетняя динамика численности птиц..., 2002). Анализ связей глобального потепления с трендами численности зверьков (табл. 1) показал неоднозначность этих связей и необходимость их глубокого изучения, а не только простого сопоставления. Выяснилось, что необязательно именно потепление влияет на численность. Это могут быть процессы, сопутствующие потеплению, например, тренды количества осадков (лесные полёвки Удмуртии, см. выше). Так, на части территории Западно-Казахстанской области Казахстана, занятой глинистыми почвенными провинциями, выявлен тренд погодных условий от начала к концу XX в. в сторону потепления и увлажнения климата, а на части, занятой песками, – потепления и иссушения, что обеспечило, из-за изменения численности животных, смещение границ их ареалов (малый суслик, песчанки родов *Rhombomys*, *Meriones*) (Окулова и др., 2005 а).

Таблица 1

Связь динамики численности европейской рыжей полёвки в разных частях ареала
с глобальным потеплением

Часть ареала	Потепление	Тренд многолетней динамики численности			Источник
		Рост	Стабильность	Спад	
Удмуртия	Есть	+	–	–	Бернштейн и др., 2000
Приокско-Террасный заповедник	То же	+	–	–	Окулова, 2003; Окулова и др., 2005 б
Пинежский заповедник	«	–	+	–	Окулова и др., 2003
Латвия	«	–	+	–	Окулова, неопубликованные данные
Хопёрский заповедник	«	–	–	+	Марченко, 1974 - 1991
Харьковская обл.	«	–	–	+	Зубко, 1965
Кемеровская обл.	Нет	–	–	+	Окулова, неопубликованные данные
Лапландский заповедник	То же	–	+	–	Катаев, 1962 – 1987

Использование метода климатических полей (Окулова, 2001; Окулова и др., 2001; Окулова, Катаев, 2003; Андреева, Окулова, 2009 и др.) позволило оценить значение ведущих климатических характеристик в динамике численности: выявить условия климатического оптимума, сопровождающиеся максимальными уровнями численности, сравнить климатические оптимумы разных видов в одной и той же местности (Окулова и др., 2007) и для одного вида – в разных частях ареалов или разных экологических условиях (Окулова и др., 2001; Окулова, Катаев, 2003; Okulova et al., 2008) (рис. 2). Эта работа показала, что климатические поля в целом, а также условия оптимума вида различны в разных частях ареала, но могут быть обрисованы общие, более обширные, чем в отдельно взятом регионе, характерные для видов участки с оптимумом и пессимумом условий. Каждый вид в климатическом поле какого-либо географического района имеет своё собственное место, отдельный, достаточно чётко отличающийся от других видов оптимум условий, характеризующий его экологический облик (рис. 3).

Исследование микро- и мезодинамических процессов в комплексе позволяет детально изучить явление постепенного спада численности до почти полного исчезновения вида (Окулова и др., 2006 а), а также процессы становления популяций (Окулова и др., 2008). В результате прогресса наук о Земле в последние десятилетия стали доступными данные о динамике таких абиотических процессов, как изменения солнечной активности, геомагнитной активности Солнца, приливообразующей силы Луны и Солнца, колебания уровня Каспийского моря. Получены сведения как о взаимосвязях этих процессов, так и о воздействии колебаний этих абиотических показателей на климат и биоту (Чижевский, 1976; Максимов, 1984; Формозов, 1987; Дубров, 1990; Колесник, 2001; Сидоренков, 2004 и др.). Сопоставление этих данных с изменениями численности животных на примере малого суслика позволило автору выявить космические и геофизические факторы, достоверно связанные с колебаниями численности зверька, а также показать роль абиотических факторов во флуктуации границ ареалов видов (Окулова и др., 2005 а). Аналогично М.Л. Опарин (2007), М.Л. Опарин и О.С. Опарина (2008) и др. выявили смещения границ ареалов за тот же период в зоне степей на примере Саратовской области.

Изучение динамики метеорологических, глобальных, космических факторов позволило автору на примере Западно-Казахстанской области классифицировать годы по набору значений этих факторов на 5 типов лет (Окулова и др., 2007). Было показано, что каждый из этих типов, при сохранении доминирования фоновых видов, отличается по степени преобладания тех или иных видов зверьков в фауне, что соответствует их экологическим предпочтениям.

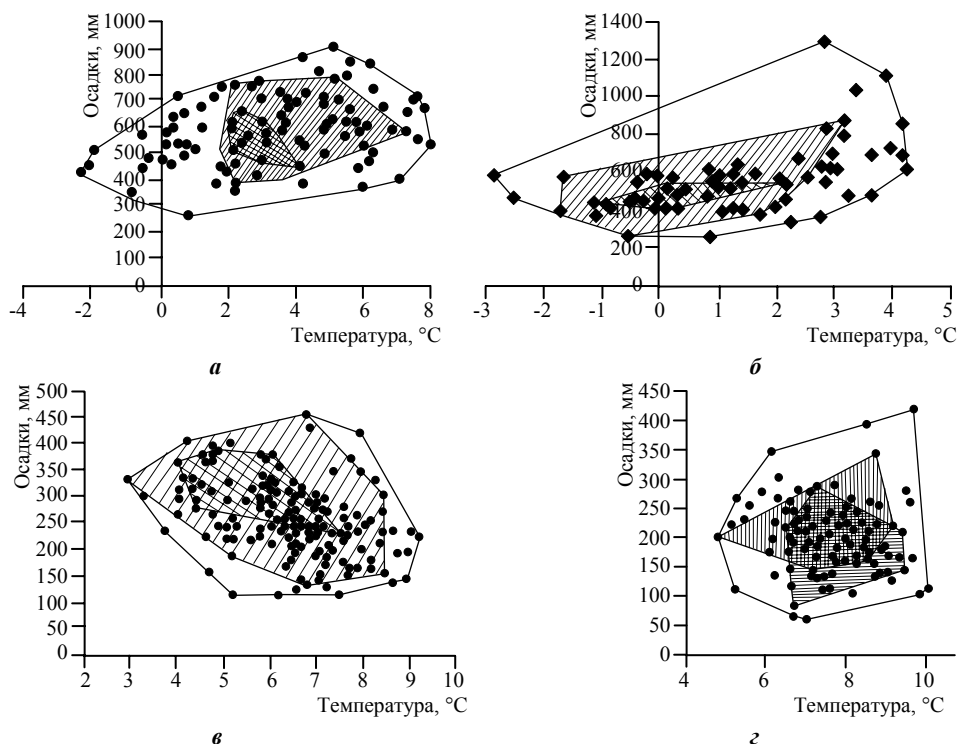


Рис. 2. Климатические поля разных видов: *а* – рыжей полёвки (Андреева, Окулова, 2009); косая штриховка – 15.1 – 29 экз. / 100 ловушко-суток осенью; двойная штриховка – 30 и более экз. / 100 ловушко-суток осенью; *б* – красно-серой полёвки (Окулова, Катаев, 2003); косая штриховка – 9 – 40 экз. / 100 ловушко-суток осенью; двойная штриховка – более 40 экз. / 100 ловушко-суток осенью; *в* – малый суслик в Западно-Казахстанской области (Окулова и др., 2001); косая штриховка – возможна численность 21 – 40 экз. / га; двойная штриховка – возможна численность 41 и более экз. / га; *г* – малые песчанки в Западно-Казахстанской области (Окулова и др., 2006 б); вертикальная штриховка – гребенщикова песчанка, горизонтальная – полуденная песчанка. Очерчена область повышенной численности песчанок

Существенен также факт установления роли предшествующего состояния популяции в динамике численности не только предыдущего года, что было известно ранее, но и нескольких лет назад. Такие «ретро-связи» часто бывают достоверными и полезными для составления прогнозов, несмотря на то, что не всегда может

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ

быть дана убедительная трактовка причин таких связей. Чаще всего эти связи отражают закономерности взаимоналожений многолетних циклов как отдельных видов животных, так и процессов в биоценозе, важных для изучаемого вида. Примером тому может служить динамика численности малого суслика в оптимальных участках ареала (Окулова и др., 2001).

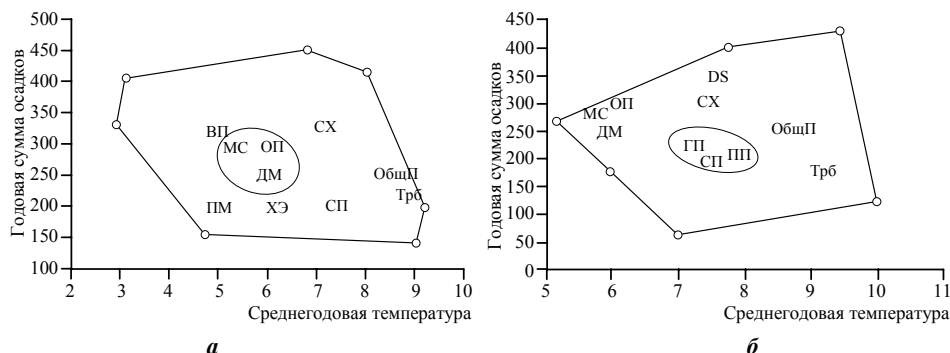


Рис. 3. Центроиды климатических полей видов в климатическом поле глинистой полупустыни (а) и песчаной пустыни (б), Западно-Казахстанская область (1950 – 1989): ВП – водяная полёвка, МС – малый суслик, ОП – обыкновенные полёвки (*Microtus arvalis* s. l.), ДМ – домовая мышь, CX – серый хомячок, ПМ – полевая мышь, ХЭ – хомячок Эверсмэнна; СП – степная пеструшка, ОбщП – общественная полёвка, Трб – тарбаганчик, ГП – гребенщикова песчанка; ПП – полуденная песчанка; Ds – мохноногий тушканчик

Авторегуляторные связи, как показали наши наблюдения за численностью ряда видов (лесные полёвки, малый суслик, песчанки и др.), играют меньшую роль в мезо-динамических процессах, чем в микродинамических. Это было отмечено для красной полёвки (Гроздов и др., 1972; Окулова, Мыскин, 1973), восточно-азиатской лесной мыши *Apodemus penninsulae*, красно-серой полёвки (Окулова, 1994; Окулова, Катаев, 2008). В целом влияние предшествующей численности (авторегуляция) сильнее всего сказывается при небольшой отдалённости во времени. Так, на юге Западной Сибири влияние численности вида на уровень численности лесных полёвок, выраженное через коэффициент детерминации $R = r^2$, составляло: за один месяц до учёта летом – 90 – 95%, от весны к осени в течение одного года – 50 – 87.4%, от осени предыдущего к весне года учёта – 0.3 – 16.2% (Гроздов и др., 1972; Окулова, 1986). Авторегуляторные влияния за большие промежутки времени имеют более случайный вид и, по всей вероятности, связаны с долговременными циклами численности; они встречаются примерно в половине рядов.

Перспективны также исследования структуры циклов динамики численности статистическими методами (Ердаков, Панов, 1987; Пузаченко, Власов, 2000; Жигальский, Кшняев, 2000 и др.). Автором показано, что характеристики гармонических составляющих циклов динамики численности различны не только у разных видов, но и в пределах одного вида в разных частях ареала (табл. 2). Из этой таблицы можно вывести, что в роде лесных полёвок *Clethrionomys* положительный

тренд в наблюдавшихся условиях более обычен в оптимуме ареала, где численность зверьков повышена, а основной период в колебаниях численности (среднее из 5 главных гармонических составляющих) меньше (3.079 лет для рода в целом), чем там, где тренда нет или он отрицательный, а численность снижена (3.583). Однако у малого суслика основной период в колебаниях численности, напротив, оказался более высоким в оптимальных участках ареала (см. табл. 2).

Таблица 2

Характеристика периодичности и циклов в многолетней динамике численности рыжей полёвки в разных частях ареала

Часть ареала	Число лет наблюдений	Средняя численность в сезонный максимум ¹	Индекс цикличности S^2	Средний период по 5 гармоникам, лет	Тренд численности	Источник
Европейская рыжая полёвка						
Удмуртия	25	25.56±3.156	0.429	3.2	Положительный	Бернштейн и др., 2000
Лапландский заповедник	69	7.959±1.446	1.797	4.149	Нет	Катаев, 1962 – 1987
Приокско-Террасный заповедник	15	19.827±2.443	0.214	3.102	Положительный	Окулова и др., 2005 б
Ивановская обл.	15	2.449±0.626	0.456	3.76	Отрицательный	Окулова и др., 1994
Харьковская обл.	21	4.628±1.200	1.134	3.605	нет	Зубко, 1965
Сибирская красная полёвка						
Магаданская обл.	21	23.19±2.6	0.282	3.016	Положительный	Чернявский, Лазуткин, 2005
Кемеровская обл.	17	20.188±1.849	3.245	2.480	То же	Окулова, неопубликованные данные
Пинежский заповедник	19	5.906±0.963	1.225	2.831	Отрицательный	Окулова и др., 2003
Удмуртия	25	5.294±1.370	1.108	3.271	То же	Бернштейн и др., 2000
Красно-серая полёвка						
Лапландский заповедник	25	21.5±4.1	0.79	2.536	Нет	Окулова, Катаев, 2003
Магаданская обл.	21	8.81±1.49	0.725	2.811	То же	Чернявский, Лазуткин, 2005
Кемеровская обл.	25	2.97±0.59	0.488	4.566	«	Окулова, Катаев, 2003
Приморский край	25	2.3±0.64	1.449	5.68	«	То же
Малый суслик						
Западный Казахстан, оптимальный участок	46	24.82±1.74	0.174	18.42	Параболический, с подъёмом в середине периода	Окулова и др., 2001
Там же, пессимальный участок	30	3.69±0.53	1.267	11.5	То же, со спадом от начала к концу периода	Окулова и др., 2006 а

Примечание. ¹ – Число зверьков на 100 ловушко-суток; ² – Henttonen et al., 1985.

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ

В мезодинамических процессах наибольшая роль в регуляции численности переходит к абиотическим процессам, которые определяют собой успех выживания, процветания, сохранения или вымирания вида на данной территории в течение длительного периода.

Уравнения множественной регрессии, полезные для прогноза колебаний численности, были получены для красной полёвки (Окулова, Мышкин, 1973), рыжей полёвки (Бернштейн и др., 2004), малого суслика (Окулова и др., 2000), домовый мыши (Окулова, Маштаков, 1992).

При анализе необходимо учитывать, что в системе факторных воздействий большое значение имеет характер взаимодействий и иерархия факторов. Часто, а может быть, и почти всегда, фактор действует не непосредственно, а опосредованно – через промежуточные, иногда неизвестные или плохо поддающиеся измерениям факторы, и в сочетании с другими, что может дать новое качество.

Исследование мезодинамических процессов в популяциях открывает для зоологов широкие перспективы дальнейшего развития знаний как в области экологии и динамики численности отдельных видов, так и в области изучения взаимоотношений между видами, познания причин многих, ранее неподдававшихся объяснению проблем.

В заключение хочу поблагодарить (или отдать дань уважения уже ушедшим от нас) моих многолетних соавторов в ряде работ, без которых было бы невозможно получение материала для данной статьи. Это, прежде всего, работники противочумных станций – Приморской (В.Г. Беляев, Г.М. Солдатов) и Уральской (А.К. Гражданов, Ф.Г. Бидашко, В.И. Маштаков, Г.А. Медзыховский), Института полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М.П. Чумакова РАМН (А.Д. Бернштейн, Ю.С. Коротков), заповедников – Лапландского (Г.Д. Катаев), Приокско-Тerrasного (В.И. Слюсарев, М.Н. Брынских), Хопёрского (Н.Ф. Марченко), Ивановского государственного университета (С.А. Хелевина) и, конечно, многих помощников в деле учётов и полевых исследований животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (2003 – 2005) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение. 2.1.3» (2009 – 2011 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Чернозёмного заповедника // Тр. Центрально-Чернозёмного заповедника. Тула: Гриф и К°, 2000. Вып. 16. 197 с.

Андреева Т.А., Окулова Н.М. Экологические предпочтения лесных полёвок // Экология. 2009. № 2. С. 149 – 154.

Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ивантер Э.В. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и в центре ареала // Поволж. экол. журн. 2004. № 2. С. 111 – 122.

Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Копылова Л.Ф., Хворенков А.В., Мясников Ю.А., Михайлова Т.В., Гавриловская И.Н. Особенности проявления лесных очагов геморрагической

лихорадки с почечным синдромом, расположенных в оптимуме ареала рыжей полёвки // РЭТ-инфо. 2000. Вып. 3. С. 11 – 17.

Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Коротков Ю.С., Дёмина В.Т., Хворенков А.В. Геморрагическая лихорадка с почечным синдромом: экологические предпосылки активизации европейских лесных очагов // Изменение климата и здоровье населения России в XXI веке: Материалы Междунар. семинара. М.: АдамантЪ, 2004. С. 105 – 112.

Бобрецов А.В. Динамика численности мелких млекопитающих // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья / Печоро-Илычский гос. заповедник. Сыктывкар, 2000. С. 69 – 90.

Гроздов Г.Г., Окулова Н.М., Кошкина Т.В. Влияние уровня предшествующей плотности на ход изменения численности таёжных грызунов // Математические методы в медико-биологических исследованиях / Тр. ИПВЭ АМН СССР. М., 1972. Т. 20. С. 168 – 177.

Дубров А.П. Лунные ритмы у человека. М.: Медицина, 1990. 160 с.

Ердаков Л.Н., Панов В.В. Циклические изменения численности лесных полёвок в Барабе // Экология. 1987. № 3. С. 36 – 40.

Жигальский О.А., Киняшев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полёвки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 376 – 383.

Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья / Печоро-Илычский гос. заповедник. Сыктывкар, 2000. 206 с.

Зубко Я.П. Численность рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) и её изменения за 20 лет (1944 – 1964) в Харьковской области // Вестн. Харьков. гос. ун-та. Сер. Биол. 1965. Вып. 1. С. 110 – 112.

Катаев Г.Д. Летопись Природы Лапландского гос. заповедника. Раздел «Мелкие млекопитающие». Мончегорск, 1962 – 1987.

Колесник Ю.А. Роль гелиогеофизических процессов в динамике биосистем. Владивосток: Дальнаука, 2001. 187 с.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 247 с.

Марченко Н.Ф. Летопись Природы Хопёрского заповедника. Раздел «Мелкие млекопитающие». Варварино, 1974 – 1991.

Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата // Материалы Междунар. симп. Казань: Новое знание, 2002. 306 с.

Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах. М.: Наука, 1986. 248 с.

Окулова Н.М. Демография циклических и ациклических популяций лесных грызунов // Циклические процессы в природе и обществе. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 1994. Вып. 3. С. 95 – 101.

Окулова Н.М. Метод «климатических полей» для изучения экологических предпочтений и прогноза обилия животных и проявления болезней // Математические методы в экологии: Тез. докл. Всерос. науч. школы / Ин-т прикладных математических исследований КарелНЦ РАН. Петрозаводск, 2001. С. 238 – 239.

Окулова Н.М. Экологические предпочтения и факторы динамики численности восточно-азиатской лесной мыши // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. с.-х. академии, 2001. С. 149 – 155.

Окулова Н.М. К анализу экологических предпочтений и факторов динамики численности европейской рыжей полёвки // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М.: Изд-во РУДН, 2003. Вып. 3. С. 109 – 115.

Окулова Н.М. Перспективы развития учения о многолетней динамике численности животных // Многолетняя динамика популяций животных и растений на ООПТ и сопредель-

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ

ных территориях по материалам стационарных и тематических наблюдений: Материалы конф. Череповец: Порт-Апрель, 2005. С. 76 – 78.

Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полёвки (*Clethrionomys rufocanus* Pall., Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 9. С. 1095 – 1111.

Окулова Н.М., Катаев Г.Д. Взаимосвязи «хищник – красно-серая полёвка» в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 8. С. 989 – 998.

Окулова Н.М., Маштаков В.И. Регрессионные модели многолетних колебаний численности домовый мыши в пойменных ландшафтах среднего течения реки Урал // Вопросы инвентаризации фауны. Иваново: Изд-во Иван. гос. ун-та, 1992. С. 98 – 103.

Окулова Н.М., Мыскин А.А. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полёвки // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 12. С. 1850 – 1862.

Окулова Н.М., Бернштейн А.Д., Копылова Л.Ф. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полёвок в Удмуртии // Циклы природы и общества: Материалы 5-й Междунар. конф. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 1998. Ч. 2. С. 208 – 210.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Об изменениях сообществ мелких млекопитающих Западного Казахстана в связи с многолетними изменениями абиотических условий // Поволж. экол. журн. 2005 а. № 3. С. 241 – 254.

Окулова Н.М., Зубчанинова Е.В., Хляп Л.А., Слюсарев В.И. Многолетние изменения природы, состава сообществ и численности мелких млекопитающих Приокско-Террасного заповедника. Сообщение 1. Динамика природы и видового состава зверьков // Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника / Приок.-Террас. гос. природ. биосфер. заповедник. Пушино, 2005 б. С. 167 – 177.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Изменения численности малого суслика в Западном Казахстане в XX веке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006 а. Т. 111, вып. 5. С. 47 – 55.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Размещение, численность и разделение экологических ниш у малых песчанок Западного Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006 б. Т. 111, вып. 3. С. 29 – 39.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Вековые изменения сообществ млекопитающих Западного Казахстана // Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и на сопредельных территориях: Материалы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. Павлодар: Изд-во Павлодар. гос. ун-та, 2007 а. Ч. 1. С. 360 – 362.

Окулова Н.М., Гражданов А.К., Бидашко Ф.Г. Климатические аспекты фауны млекопитающих // Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы 8-го съезда териол. о-ва. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007 б. С. 349.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Экология расселяющихся и вымирающих популяций // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяционного семинара. Ижевск: КнигоГрад, 2008. С. 44 – 47.

Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 1. Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L. // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2003. Т. 4. С. 38 – 46.

Окулова Н.М., Куприянова И.Ф., Сивков А.В. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полёвки // Териологические исследования / Зоол. ин-т РАН. СПб., 2004. Т. 5. С. 33 – 47.

Окулова Н.М., Маштаков В.И., Медзыховский Г.А., Гражданов А.К. Многолетняя динамика численности малого суслика в Западном Казахстане // Аридные экосистемы. 2001. Т. 7, вып. 14 – 15. С. 100 – 115.

Окулова Н.М., Хелевина С.А., Галь Т. Тренды, циклы и факторные воздействия в динамике численности лесных полёвок в Ивановской области // Циклы природы и общества: Материалы 5-й Междунар. конф. Ставрополь: Ставроп. гос. ун-т, 1998. Ч. 2. С. 208 – 210.

Опарин М.Л. Антропогенная трансформация и естественное восстановление биоты сельскохозяйственных ландшафтов Нижнего Поволжья и Закавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 46 с.

Опарин М.Л., Опарина О.С. Новые виды хищных млекопитающих в фауне степного Заволжья // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та, 2008. Ч. 2. С. 279 – 281.

Пузаченко А.Ю., Власов А.А. Общие закономерности многолетней динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих в Стрелецкой степи и их связь с динамикой климата (многомерный анализ) // Анализ многолетних данных мониторинга природных экосистем Центрально-Чернозёмного заповедника / Тр. Центрально-Чернозёмного заповедника. Тула: Гриф и К°, 2000. Вып. 16. С. 152 – 170.

Сидоренков Н.С. Природа нестабильностей вращения Земли // Природа. 2004. № 8. С. 8 – 18.

Формозов А.Н. Животный мир Казахстана. М.: Наука, 1987. 149 с.

Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полёвок на севере / Ин-т биологических проблем Севера ДВО РАН. Магадан, 2004. 150 с.

Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1976. 362 с.

Якимова А.Е. Численность и размножение редких видов мелких млекопитающих в Карелии // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы Междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. пед. ун-та, 2008. Ч. 2. С. 306 – 308.

Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparison of amplitudes and frequencies (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species // Ann. Zool. Fenn. 1985. Vol. 22. P. 221 – 227.

Okulova N.M., Onufrenya A.S., Onufrenya M.V. Analysis of monitoring data on the Russian Desman (*Desmana moschata*) in the Oka state biosphere reserve in relation to the problem of species' population decline // Rus. J. of Ecology. 2008. Vol. 39, № 7. P. 52 – 57.