УДК 57.022; 57.055; 598.11; 599.323 || EDN: SLIXHM

СООТНОШЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПЕРИОДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И ЗМЕЙ-МИОФАГОВ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА И СОДЕРЖАНИЯ АЗОТА И БИОМАССЫ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

В.А. Вехник[1*], А.А. Кленина[1], Е.С. Корчиков[2***]**

[1]Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский федеральный исследовательский центр РАН и [2]Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева, Тольятти, Россия

Эл. почта: * ivavika@rambler.ru; ** colubrida@yandex.ru; *** evkor@inbox.ru

Статья поступила в редакцию 20.05.2025; принята к печати 10.07.2025

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" до корректуры и верстки как принятая к печати в №3 тома 17 за 2025 год. В окончательной версии возможны изменения

Размножение животных зависит от доступности ресурсов, но может начинаться задолго до пиков обилия кормов, обеспечивая достаточное количество пищи для потомства. Для выявления возможных связей такого рода в условиях строгой сезонности размножения мы провели исследования на уровне трех звеньев пищевой цепи широколиственного леса: определяли динамику биомассы и содержания азота в живой массе двух видов травянистых растений (сныть обыкновенная и осока волосистая), интенсивность размножения мышевидных грызунов и репродуктивный период змей-миофагов. Учеты проводили с конца мая до конца июля. В начале периода отловов встречались только половозрелые особи двух изучаемых видов мышей (*Sylvaemus uralensis* и *S. flavicollis*) из-за отсутствия их размножения в предыдущем году по причине его климатических особенностей. У мышей размножение начиналось более чем за месяц до пика концентрации азота и максимума биомассы растений. В период максимальной обеспеченности кормами у большинства самок наблюдались разные этапы репродукции – эструс, беременность или лактация. У большей части самцов также отмечалась репродуктивная активность. На фоне уменьшения показателей растительной массы происходило снижение интенсивности репродуктивной активности самцов и доли лактирующих самок. После распада выводков многие самки снова переходили в состояние эструса, однако активные самцы практически отсутствовали, что делало появление следующих выводков маловероятным. Предположительно, ко времени начала самостоятельной жизни детенышей основным кормом грызунов становились постепенно появляющиеся семена травянистых и древесных растений. Как и у мышевидных грызунов, размножение у змей начиналось задолго до максимума численности добычи. У исследованных видов *Coronella austriaca* и *Vipera berus* спаривание происходит практически сразу после выхода из спячки в апреле–мае. Период беременности самок приходился на время выведения потомства грызунами. Вероятно, мелкие новорожденные детеныши мышей и кормящие самки становятся легкой добычей и источником пищи беременных змей. Яйцеживорождение у них совпало с окончанием лактационного периода грызунов. После выхода сеголеток из гнезд змеи получают возможность восстанавливать потраченные ресурсы. Следовательно, спаривание у змей предшествует периоду спаривания мышей, служащих их добычей, а пик вегетации растений, входящих в рацион грызунов, наступает уже после начала их лактационного периода. И у грызунов, и у змей репродуктивный цикл начинается задолго до максимума доступности ресурсов, а критические периоды в жизненном цикле совпадают с периодами высокой обеспеченности кормами.

Ключевые слова: мышь желтогорлая, мышь лесная, гадюка обыкновенная, периодизация размножения, опережающее размножение, обилие ресурсов

RELATIONS BETWEEN THE REPRODUCTIVE PERIODS OF MURINE RODENTS AND MYOPHAGIC SNAKES AND NITROGEN CONTENT AND BIOMASS OF HERBACEOUS PLANTS IN THE BROAD-LEAVED FOREST

V.A. Vekhnik[1]*, A.A. Klenina[1], Ye.S. Korchikov[2]*****

[1]Institute of Volga Basin Ecology, Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences and [2]Acad. S.P. Korolev Samara National Research University, Togliatti, Russia

Email: * ivavika@rambler.ru; ** colubrida@yandex.ru; *** evkor@inbox.ru

Animal reproduction depends on resource availability, but may start long before the peaks of food availability to ensure food supply for the offspring. To identify possible relations of this kind in conditions of strict seasonality, we carried out our study at three food chain levels of the broad-leaved forest to assess the dynamics of herbaceous plants biomass and nitrogen content per wet weight of two plant species (ground elder and hairy sedge), the rate of reproduction of murine rodents (*Sylvaemus uralensis* and *S. flavicollis*) during summer, and the reproductive period of myophagous snakes *Coronella austriaca* and *Vipera berus*. The censuses were conducted from late May to late July. At the beginning of the capture period, only sexually mature rodents were encountered due to the lack of reproduction in the previous year because of its climatic features. In the two mouse species, reproduction began more than a month before the peak of plant nitrogen level and biomass. During the period of maximum food supply, most female mice were at different stages of reproduction – oestrus, pregnancy, or lactation. Most males were also reproductively active. Upon a decrease in plant biomass, the rates of reproductive activities of males and the proportion of lactating females decreased. After litters disbanded, many females entered oestrus again, but there were almost no

active males, which made subsequent litters improbable. Presumably, by the time of weaning, the gradually appearing seeds of herbaceous and woody plants could become the main food. Similarly to murine rodents, snakes started reproduction long before the availability of prey reached maximum. In the studied species, mating occurs almost immediately after emerging from hibernation in April-May. The gestation period of female *C. austriaca* and *V. berus* coincided with the period of rodent breeding. Probably, small newborn mice and lactating females become easy prey for pregnant snakes. Ovoviviparity in *C. austriaca* and *V. berus* coincides with the end of the lactation period of rodents. After progeny left their nests, the snakes acquired the opportunity to restore the resources they had spent. Thus, snakes mate immediately after the end of hibernation and before the mating period of mice, and plants vegetation peaks after the beginning of the lactation period of rodents. Both rodents and snakes start their reproduction long before the maximum of resources availability, whereas the critical periods of life cycle coincide with food abundance.
Keywords: yellow-necked mouse, wood mouse, bank vole, common viper, patterned snake, timing of reproduction, anticipatory reproduction, resource abundance

ВВЕДЕНИЕ

Зависимость интенсивности размножения млекопитающих от количества доступных ресурсов служит одним из базовых принципов в популяционных исследованиях. Динамика численности, демографическая структура популяций, структура индивидуальных территорий обитания и многие другие характеристики также считаются во многом функцией обилия пищи в конкретной местности [1, 16, 28, 38, 87, 121 и мн. др.]. Однако универсальность действия этого принципа теряется при более детальном рассмотрении регуляции размножения в сообществах с ограниченным периодом доступности высокоэнергетических кормов. Так, триггерами начала размножения могут выступать продолжительность светового дня [43, 49], количество осадков [85], содержание химических веществ в растениях [45, 92].

Подробные исследования широко распространенных модельных видов способствуют выявлению ряда неочевидных механизмов репродуктивной регуляции. Так, описаны механизмы того, как влияет на размножение грызунов содержание бора [91], кальция [58], кремния [117] в пищевом рационе. Одним из наиболее значимых факторов в репродукции грызунов считается содержание аминокислот и азота в растениях [93, 113, 116].

Вопросы соотношения периодизации размножения и наиболее благоприятных кормовых условий рассматриваются довольно редко [47, 81, 114]. Цикличность размножения хищников и их жертв также рассматривается чаще всего вне зависимости от репродуктивной биологии растительноядных видов [57, 61 и мн. др.]. Многолетние исследования массовых видов млекопитающих основаны на несравнимо более масштабной временной шкале, не включающей детальные исследования коротких репродуктивных периодов [17, 29, 40, 108, 119].

В ряде случаев размножение начинается задолго до пиков обилия ресурсов [46, 48, 86, 118]. В умеренных широтах с резкой сезонной сменой кормов это представляется необходимым для выживаемости потомства [67, 95]. Механизмы репродуктивной регуляции млекопитающих были обобщены в статье Бронсона и Хейдмана [50], включающей наиболее вероятную общую схему триггерного воздействия абиотических и биотических факторов на размножение. Продолжительность фотопериода воздействует в разной степени на начало размножения млекопитающих. Это – облигатный триггер функционирования гонад одних видов [44, 94] и практически не имеет значения для других видов [85, 101].

Продолжительность фотопериода может воздействовать на живые организмы на всех трофических уровнях [42, 76, 77]. Обязательным условием для размножения млекопитающих, независимо от видоспецифичных регуляторных механизмов и сезонности репродукции, выступает достаточное количество питательных веществ, или пищевой фактор. Совокупное действие обоих факторов рассмотрено в ряде статей [60, 89, 107]. При этом для грызунов выявлен комплекс облигатных факторов, в разной степени влияющих на размножение разных видов [55]. Кроме «определения» оптимального времени начала размножения, механизмы регуляции размножения должны служить и более сложной задаче – обеспечению будущего потомства пищей.

В естественных условиях влияние будущего обилия пищи на интенсивность размножения исследовалось преимущественно на видах с медленным жизненным циклом, позволяющим определить конкретные регуляторные механизмы [69, 99, 100]. Целью данного исследования стало изучение периодизации размножения массовых видов млекопитающих с быстрым жизненным циклом – мышевидных грызунов – и динамики биомассы фоновых видов травянистых растений, а также возможных взаимосвязей с репродуктивным периодом хищников, питающихся грызунами.

Для выявления возможных механизмов регуляции интенсивности воспроизводства животных в рамках строгой сезонности размножения были проведены исследования на уровне трех звеньев пищевой цепи широколиственного леса. В качестве продуцентов были взяты наиболее массовые виды травянистых растений – сныть и осока, а мышевидные грызуны, наиболее многочисленная группа млекопитающих умеренных широт, выступали консументами первого порядка. На уровне консументов второго порядка были исследованы обитающие в районе отловов змеи-миофаги. Параллельно с учетами исследуемых видов животных рассматривалась динамика биомассы травянистых растений и содержания азота в двух видах растений, входящих в рацион питания мышей и полевок в первой половине лета до созревания семян. При

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" в виде статьи в № 3 том 17 за 2025 год. Копирование и использование материалов возможны только с разрешения редакции

анализе, чтобы проверить соотношение репродукции и непосредственного содержания питательных веществ в кормах в текущих условиях увлажнения, учитывалась зеленая фитомасса растений [35], а не сухой вес, как принято при сравнительных исследованиях питательной ценности кормов [1]. Период учетов продолжался с первых отловов мышевидных грызунов живоловками до откладки яиц змеями-миофагами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования

Исследования проводили в Жигулевском государственном природном биосферном заповеднике имени И.И. Спрыгина (Самарская область). Большая часть заповедника охватывает Жигулевские горы с максимальной высотой 381 м. Климат умеренный континентальный с морозной зимой и теплым летом. Средняя температура января –10,2°С, минимальная –45°С. Средняя температура июня 20,4°С. Состав древостоя в долинах включает преимущественно следующие виды: липу сердцевидную (*Tilia cordata* Mill.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), осину обыкновенную (*Populus tremula* L.), березу повислую (*Betula pendula* Roth), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), яблоню лесную (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) и черемуху обыкновенную (*Prunus padus* L.). Чаще всего в подлеске жигулевских лесов встречаются лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.) и бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop.) [18].

Для изучения репродуктивной биологии мышевидных грызунов было выбрано 3 модельных биотопа:

1. Дно оврага с высокой влажностью воздуха и почвы, теневым световым режимом, в древесном ярусе – липа сердцевидная, клен остролистный и дуб черешчатый с преобладанием липы сердцевидной, в кустарниковом ярусе – клен татарский (*Acer tataricum* L.), лещина, в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), также встречаются будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia* L.) и другие виды растений.

2. Подножие склона в верховьях оврага с колеблющейся в течение дня влажностью воздуха, теневым световым режимом, в древесном ярусе – клен остролистный, липа сердцевидная, вяз шершавый, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), черемуха обыкновенная и дуб черешчатый с преобладанием клена остролистного, в кустарниковом ярусе – лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый, в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе осока волосистая и сныть обыкновенная, также встречаются чина весенняя, копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), ландыш майский, фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.), крапива двудомная, вязель разноцветный (*Coronilla varia* L.) и другие виды растений.

3. Выровненный участок с колеблющейся в течение дня влажностью воздуха, полутеневым световым режимом, в древесном ярусе – береза повислая, клен остролистный, липа сердцевидная, яблоня лесная при преобладании березы повислой, в кустарниковом ярусе – лещина обыкновенная, в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе сныть обыкновенная и осока волосистая, также встречаются ежевика сизая (*Rubus caesius* L.), мятлик луговой, колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium* L.), фиалка удивительная и другие виды растений.

Объекты исследования

Травянистые растения. В качестве модельных видов были выбраны два вида, типичных для широколиственных лесов. Они составляют основную биомассу травянистых растений в начале лета, доминируют по проективному покрытию и по биомассе в изучаемых биотопах и входят в рацион питания изучаемых видов грызунов в раннелетний период: сныть обыкновенная и осока волосистая. Они являются сильвантами (лесными) и мезотермами (суббореальными), однако осока менее требовательна к плодородию почвы (мезотроф) и произрастает на свежих (мезофит) почвах в теневых (сциофит) биотопах, тогда как сныть – мегатроф, мезогигрофит и гелиосциофит [21], что обеспечивает их доступность как объектов питания мышевидных грызунов в разных местообитаниях.

Мышевидные грызуны. На территории Жигулевского заповедника обитают 10 видов мышевидных грызунов. Из них лесными можно считать три фоновых широко распространенных вида: рыжую полевку (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), лесную мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и желтогорлую мышь (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) [12, 36]. В ходе проведенного исследования были отловлены все перечисленные виды, а также полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771). При анализе данные по рыжей полевке и полевой мыши были исключены из-за недостаточных выборок.

Модельные виды являются полиэстральными с небольшой продолжительностью жизни до 2–3 лет. Период размножения *S. flavicollis* на Самарской Луке длится с конца марта-начала апреля до середины сентября [31, 32]. В других регионах – с марта–апреля до августа–октября [3, 24, 37]. Продолжительность беременности около 25 дней. Число выводков – от одного до трех, в неблагоприятные годы размножение

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" в корректуры и верстки. Выпуск 1 за 2025 год. В окончательной версии возможны изменения

может отсутствовать [33]. Размер выводка – от одного до десяти детенышей [9, 24, 33, 66]. Возраст полового созревания колеблется от двух до девяти месяцев. Молодые особи последнего осеннего помета обычно включаются в размножение после зимовки [24, 25].

Период размножения *S. uralensis* может продолжаться с марта по ноябрь в разных частях ареала [15, 37, 39]. Продолжительность беременности 20–25 дней. Потомство появляется от двух до пяти раз в год в разных регионах [13, 22, 37]. В выводках от двух до девяти детенышей, в среднем шесть [13, 39]. Молодые самки, рожденные весной, приносят потомство в возрасте 80-90 дней, рожденные летом – следующей весной в возрасте шести-девяти месяцев [13].

Оба вида являются преимущественно растительноядными с четкой сменой кормов. В начале весны они питаются сохранившимися запасами семян деревьев, затем переходят на питание появляющимися зелеными частями растений и в конце лета – семенами древесных и травянистых видов [20, 37, 39, 54]. На Жигулевской возвышенности основными нажировочными кормами желтогорлой мыши служат желуди и липовые орешки [32]. При этом характер питания у желтогорлой мыши более семеноядный, чем у лесной [25]. Выбранные модельные виды растений встречаются в питании мышей преимущественно в начале лета [23, 26, 31, 32, 59, 65].

Змеи. В местах отлова грызунов обитают три вида змей, в рацион питания которых входят мелкие млекопитающие: узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), обыкновенная медянка *Coronella austriaca* Laurenti, 1768. Все они занесены в Красную книгу Самарской области, и их численность относительно невысокая [30]. Все половозрелые самки *E. dione* оказались яловыми, что можно объяснить неблагоприятными погодными условиями предыдущего года [74, 83, 102], вследствие чего данные по этому виду были исключены из анализа.

V. berus – ядовитый яйцеживородящий вид семейства Viperidae. Спаривание на Самарской Луке начинается в апреле–мае. Продолжительность беременности составляет 2,5–3 месяца, однако оплодотворение происходит через несколько недель после спаривания. Возможны паузы в развитии эмбрионов. Рождение детенышей происходит с конца июля до середины августа. Половозрелость достигается в возрасте 4–5 лет [5, 8]. Является териофагом и батрахофагом, реже проявляет себя как герпетофаг и орнитофаг [5, 11, 34]. В Самарской области в питании преобладают мелкие млекопитающие, составляя 84% содержимого желудков [5].

C. austriaca – неядовитый яйцеживородящий вид семейства Colubridae. Спаривание происходит в апреле–мае, рождение детенышей в июле–августе [5]. Считается факультативным заурофагом, реже потребляет насекомых, мелких грызунов, птенцов птиц, змей [5, 7, 11, 112]. В Самарской области отмечены случаи потребления землероек в природе [19], в террариумных условиях зарегистрировано поедание неопушенных детенышей полевок и мышей, что также подтверждено в литературе [11, 105, наши данные].

Методы

Сбор травянистых растений. Образцы травянистых растений собирали два раза в месяц в период проведения учетов мышевидных грызунов – всего 5 раз за вегетационный период (вторая половина мая, первая и вторая половина июня и июля). Среднюю биомассу травянистых растений определяли взвешиванием всех надземных частей срезанных травянистых растений на десяти случайно выбранных пробных площадях площадью 1 м^2, расположенных на расстоянии 50–70 м одна от другой, в районе проведения исследований. Взвешивание производили на лабораторных весах «SCL-300» (CAS, Тайвань) непосредственно после сбора с точностью 0,1 г.

Определение содержания азота. На постоянном участке первого биотопа размером 50×50 м 5 раз за вегетационный период брали среднюю пробу надземной фитомассы из 15 образцов модельных видов травянистых растений (сныть обыкновенная и осока волосистая), доминирующих в сообществе по проективному покрытию и по биомассе, взвешивали на весах «Scout-Pro» (Ohaus, США) с точностью 0,01 г. и консервировали 10% раствором серной кислоты. Затем в лаборатории кафедры экологии, ботаники и охраны природы Самарского национального исследовательского университета имени академика С.П. Королева производили мокрое сжигание образцов в концентрированной серной кислоте при температуре 445°С в присутствии катализатора (смеси медного купороса и сульфата натрия в соотношении 1:10) в течение 120 минут в дигесторе ПМП-8А по Къельдалю (ГОСТ…, 2019)[1]. Затем производили перевод азота из сульфата аммония в аммиак добавлением 33% раствора гидроксида натрия до побурения раствора и отгоняли образовавшийся аммиак парами воды в 4% раствор борной кислоты в течение 4-х минут с помощью полуавтоматического аппарата для отгонки по Къельдалю АКВ-10 с последующим титрованием 0,1 н раствором серной кислоты в присутствии смеси индикаторов метилового красного и метиленового

[1] ГОСТ Р 54607.7-2016. Услуги общественного питания. Методы лабораторного контроля продукции общественного питания. Ч. 7. Определение белка методом Кьельдаля. М.: Стандартинформ; 2016.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" до корректуры и верстки как принятая к печати в № 3 тома 17 за 2023 год. В окончательной версии возможны изменения

голубого до фиолетовой окраски раствора. Затем рассчитывали содержание общего азота в пробе по приведенной в ГОСТ (2019) формуле[2].

Отлов мышевидных грызунов. Отловы проводили в течение летнего репродуктивного сезона грызунов два раза в месяц на трех линиях из 20 живоловок со второй половины мая до конца июля 2024 года с интервалом примерно две недели в зависимости от погодных условий параллельно с отбором проб надземной фитомассы растений, всего 5 раз за сезон. Продолжительность каждого из пяти учетных туров составляла пять дней. Фабричные металлические живоловки с падающей дверцей размером 120×65×65 мм выставляли на расстоянии 5 м одна от другой. Приманкой служил хлеб, обжаренный в подсолнечном масле. Проверку осуществляли два раза в сутки.

Для предотвращения повторной регистрации одних и тех же особей мышей метили раствором бриллиантового зеленого красителя. Чтобы избежать перекрывания данных разных учетных туров, метки обновляли при каждом отлове.

Отловленных животных взвешивали на портативных весах S1 (JBH, Китай), определяли пол, возраст и репродуктивное состояние. По размерам тела и пропорциям выделяли две возрастные категории зверьков: сеголетки (возрастом не старше двух месяцев) и взрослые. Так как молодых зверьков в начале лета отловлено не было, взрослых особей на разные категории по возрасту не разделяли. Данные по сеголеткам в анализ не включали. Репродуктивное состояние взрослых особей в полевых условиях определяли визуально. Различали три категории репродуктивного состояния самок. В случае закрытого влагалища самки учитывались как неактивные, часть из которых могли быть беременными. Так как эстральный цикл мышей короткий в сравнении с периодом анэструса, циклирующих самок в полевых условиях в случае открытого влагалища считали находящимися в состоянии эструса [52, 53, 75]. Лактирующих самок определяли по состоянию молочных желез и шерсти вокруг них, независимо от состояния влагалища. У самцов выделяли две категории: неактивные особи и репродуктивно активные со значительно увеличенными семенниками, учитывая при этом, что при визуальной оценке количество активных особей может быть заниженным.

Отлов змей. Поиск змей осуществляли со второй половины мая до конца июля 2024 года с интервалом примерно две недели в зависимости от погодных условий параллельно с отбором проб надземной фитомассы растений и отловом мышевидных грызунов, всего 5 раз за сезон, в периоды максимальной суточной активности рептилий визуальным методом, включая осмотр и поднятие потенциальных укрытий. Часть пойманных змей пожизненно пометили микрочипами 1,4×8 мм («Все звери», Россия), введенными под кожу в последнюю треть туловища. Проводили мечение только относительно крупных животных, а именно половозрелых экземпляров *E. dione* и *V. berus.* Ювенильных особей и *C. austriaca* не метили из-за риска повреждения мягких тканей в связи с небольшими размерами. Всего микрочипы вживили в 31 особь. При анализе были использованы данные только по самкам, так как у самцов по внешним признакам проследить репродуктивную активность невозможно. Беременность определяли методом пальпации или визуально по увеличенным яйцеводам [14].

Статистический анализ. Данные проверяли на нормальность тестом Шапиро-Уилка. Различия по массе тела грызунов в разных репродуктивных состояниях, а также по содержанию азота в растениях на протяжении разных учетных туров анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Для апостериорного анализа выявленных различий использовали тест Тьюки и t-тест. Для малых выборок при анализе биомассы растений использовали непараметрический тест Краскела-Уоллеса. При анализе изменений соотношения мышей в разных репродуктивных состояниях применяли тест хи-квадрат с поправкой Йетса. Анализ проводили с использованием Excel 2016 и R 4.3.3 (R Core Team, 2024).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика надземной фитомассы травянистых растений

В районе исследований значимую надземную фитомассу формируют 10 видов сосудистых растений: сныть обыкновенная, осока волосистая, крапива двудомная, чина весенняя, будра плющевидная, гравилат городской, майник двулистный, звёздчатка ланцетолистная, ландыш майский, вороний глаз четырехлистный при преобладании сныти обыкновенной и осоки волосистой.

Динамика изменения надземной фитомассы носит колоколообразный характер: так, во второй половине мая при достаточном увлажнении почвы после таяния снега наблюдается активная вегетация травянистых растений (рис. 1). В первой половине июня фитомасса травянистых растений в лесных биотопах на 1 м^2 максимальна, а со второй половины июня наблюдалось плавное снижение этого показателя в связи с ранним наступлением в изучаемом регионе осеннего фенологического периода ($\chi^2 = 28.361$, $p < 0{,}001$). В конце периода учетов, во второй половине июля, масса собранных растений достигла минимума.

[2] ГОСТ 13496.4-2019. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания азота и сырого протеина. М.: Стандартинформ; 2019

Статья опубликована на сайте журнала "Философия" до корректуры и верстки как принята к печати в окончательной версии. Возможны изменения.

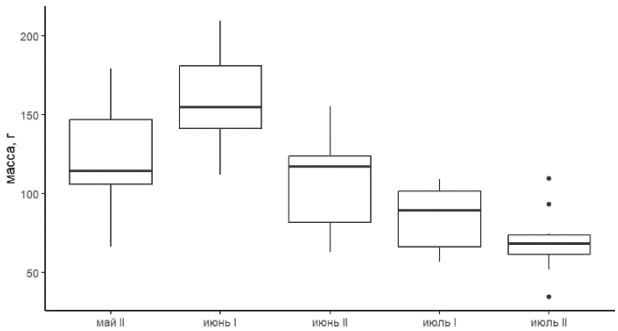


Рис. 1. Динамика массы наземных частей травянистых растений на 1 м^2 в модельных биотопах Жигулевской возвышенности в 2024 году. Приведены медианы, 25% и 75% квантили и 1,5 межквартильных разброса.

Содержание азота в модельных видах растений

Динамика содержания азота (рис. 2) в доминирующих видах растений отражала содержание белков в живой зеленой массе растений. В течение вегетационного периода максимальное содержание общего азота наблюдалось у сныти уже в период начала активной вегетации – во второй половине мая ($F_{4,65} = 8,328$, $p < 0,001$). При попарном сравнении с помощью пост-хок теста Тьюки статистически значимыми были различия между первой и второй половинами июня ($p = 0,003$), второй половиной июня и первой половиной июля ($p = 0,004$), между первой и второй половинами июля отличия близки к статистически значимым ($p = 0,06$).

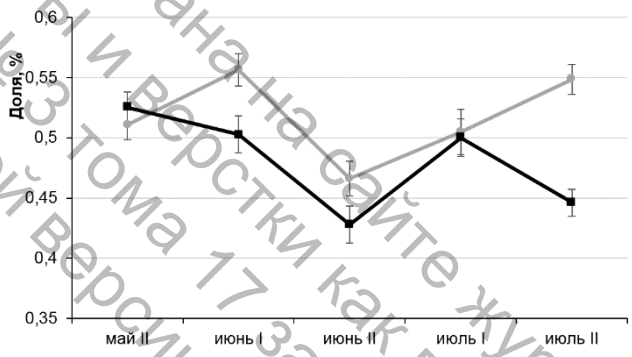


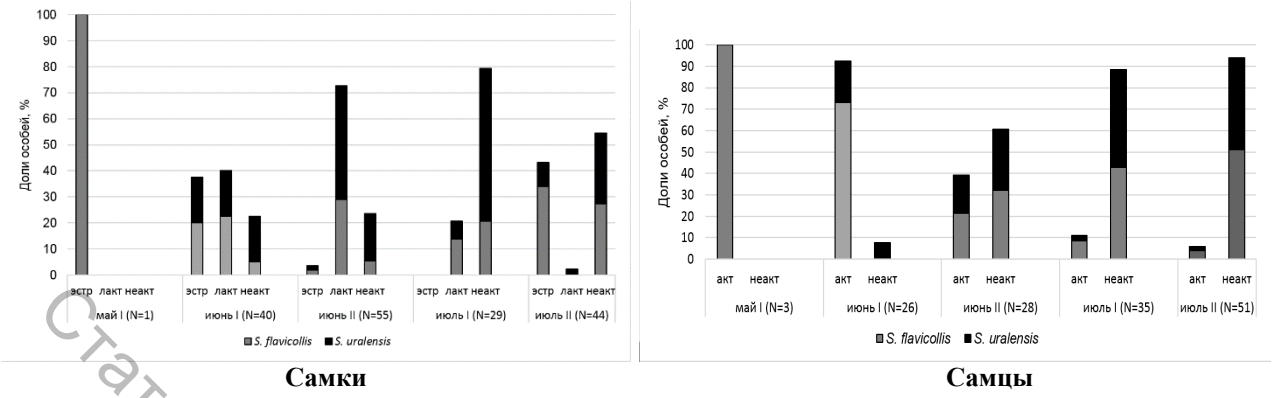
Рис. 2. Массовая доля азота в фитомассе доминирующих видов травянистых растений в модельных биотопах Жигулевской возвышенности в 2024 г. Приведены средние со стандартными ошибками.

У осоки различия по содержанию азота были не столь выраженными. Максимальные показатели отмечались в начале лета – в первой половине июня ($F_{4,64} = 5,991$, $p < 0,001$). При попарном сравнении значимыми были различия между первой и второй половинами июня (пост-хок тест Тьюки, $p < 0,001$). Повышенная доля белков в живой массе растений в весенний и раннелетний периоды при очевидно большем увлажнении в начале лета характеризует их высокую метаболическую активность, сопровождающуюся ростовыми и другими анаболическими процессами, закономерно затухающими к концу июня. Дальнейший закономерный рост содержания белка в фитомассе коррелирует с плавным ее уменьшением, что естественным образом связано с уменьшением содержания воды в растительных тканях. Для мезофитной осоки такое снижение воды в тканях не является критическим, а для мезогигрофитной сныти оказалось фатальным, что привело к видимому пожелтению растений и, как следствие, к распаду азотсодержащих молекул.

Динамика репродуктивной активности мышевидных грызунов.

У обоих видов мышей схемы репродуктивной активности в течение летнего пика размножения были сходными (рис. 3). При анализе учитывались данные по взрослым половозрелым особям. Во второй половине мая в связи с низкой температурой воздуха и соответственно низкой активностью грызунов количество отловленных особей было незначительным. Однако репродуктивное состояние животных указывало на период спариваний. Единственная самка желтогорлой мыши была в состоянии эструса, а самцы были активными.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" в № 3 тома 17 за 2025 год. До корректуры и верстки как принятая к печати. В окончательной версии возможны изменения



Самки **Самцы**

Рис. 3. Динамика репродуктивной активности мышевидных грызунов в течение летнего пика размножения на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Эстр – эструс, лакт – лактация, неакт – неактивные, акт – репродуктивно активные.

В первой половине июня продолжалось интенсивное размножение. Подавляющее большинство самцов были активными. Отлавливались кормящие и эстральные самки. Часть самок были неактивными, вероятнее всего, беременными.

Во второй половине июня наблюдался спад репродуктивной активности самцов ($\chi^2 = 14{,}376$, $df = 1$, $p < 0{,}001$). Доля неактивных самцов стала выше, чем активных. Доля самок в эструсе сократилась ($\chi^2 = 15{,}843$, $df = 1$, $p < 0{,}001$), и подавляющее большинство самок стали кормящими ($\chi^2 = 9{,}635$, $df = 1$, $p = 0{,}002$).

В первой половине июля самки в эструсе отсутствовали совсем. Число лактирующих самок резко снизилось ($\chi^2 = 18{,}708$, $df = 1$, $p < 0.001$). Большинство самок были неактивными. Во второй половине июля появилось значительное число выкормивших потомство самок в эструсе, однако доля репродуктивно активных самцов достигла минимума за период учетов.

Масса тела мышевидных грызунов в разных репродуктивных состояниях

У желтогорлой мыши достоверных изменений массы тела в ходе размножения не выявлено (самки: $F_{2, 75} = 0{,}834$, $p = 0{,}438$, самцы: $F_{1, 76} = 0{,}015$, $p = 0{,}903$) (рис. 4). Вес самок в период лактации незначительно повышался.

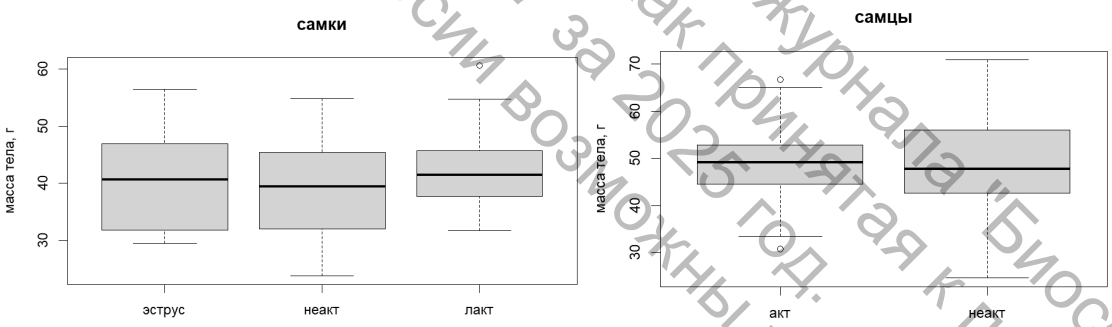


Рис. 4. Масса тела желтогорлых мышей на разных стадиях репродуктивного цикла на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Неакт – неактивные, лакт – лактирующие, акт – активные.

У лесной мыши обнаружены различия массы тела самок в разных репродуктивных состояниях ($F_{2, 87} = 3{,}262$, $p = 0{,}043$) (рис. 5). При попарных сравнениях масса у лактирующих самок в среднем была достоверно выше, чем у неактивных, в том числе, беременных (пост-хок тест Тьюки, $p = 0{,}034$). Масса у репродуктивно активных самцов была выше, чем у неактивных (самцы: $F_{1, 58} = 5{,}258$, $p = 0{,}026$).

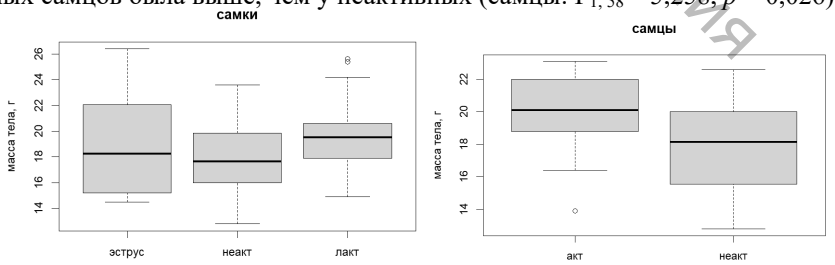


Рис. 5. Масса тела лесных мышей на разных стадиях репродуктивного цикла на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Неакт – неактивные, лакт – лактирующие, акт – активные.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" до корректуры и верстки как принятая к печати в окончательной версии возможны изменения. Том 17 за 2025 год.

Структура репродуктивного периода змей

В районе отловов мышевидных грызунов общая численность змей была небольшой, однако территориальность исследованных особей позволила проследить их период размножения. Схемы репродуктивной активности исследованных видов были сходными у обоих яйцеживородящих видов змей (*C. austriaca*, *V. berus*) (рис. 6). Во второй половине мая уже отлавливались беременные особи. Часть самок гадюки обыкновенной были яловыми.

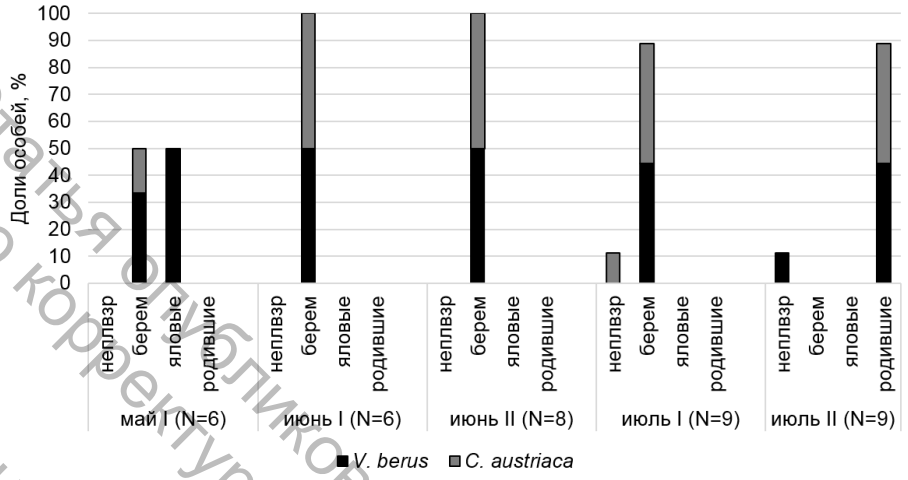


Рис. 6. Динамика репродуктивной активности самок змей-миофагов с мая по июль на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Неплвзр – неполовозрелые, берем – беременные

В июне все отловленные самки были беременными, хотя их численность была непостоянной. В первой половине июля были зарегистрированы последние беременные самки, во второй половине месяца они были отловлены уже родившими. Встречались также неполовозрелые особи, родившиеся в предыдущие годы.

ОБСУЖДЕНИЕ

В каждой группе исследованных организмов наблюдались значительные сезонные изменения жизнедеятельности. С учетом рекогносцировочного характера наблюдений при анализе фенологических периодов модельных видов можно говорить о ряде тенденций. Так, период максимального развития вегетативных частей травянистых растений совпал с пиком содержания азота в зеленой массе осоки. У сныти максимум содержания азота пришелся уже на первый тур исследований – вторую половину мая. Разница может быть связана с отличиями в физиологии модельных видов, четко видимыми далее в динамике содержания азота на протяжении периода исследований в условиях постепенного снижения увлажнения. Эти данные дают основание предположить, что вегетативные части растений служат одним из источников питательных веществ для лактирующих самок и репродуктивно активных самцов в начале периода размножения задолго до созревания высокоэнергетических семян деревьев.

При анализе выявленных закономерностей размножения животных можно говорить только об определенных тенденциях, поскольку все животные являются полифагами, и четкая корреляция с одним конкретным видом растений, употребляемым в пищу, маловероятна. Год проведения исследований оказался не совсем типичным для популяционной динамики животных, так как в конце предшествующего 2023 года и ранней весной 2024 года из-за неблагоприятных погодных и кормовых условий, судя по результатам отловов, размножение грызунов не происходило, и в начале периода учетов молодые особи полностью отсутствовали, что способствовало четкой идентификации молодых особей-сеголеток и позволяло анализировать сравнительно однородные данные по половозрелым особям.

Исходя из результатов отловов, репродуктивная активность самцов и самок началась гораздо раньше, чем мыши начали массово попадать в живоловки, и происходила в течение более раннего периода роста растений не менее чем за месяц до пика содержания азота. Начало периода спариваний, вероятнее всего, приходилось на период более низкого обилия кормов в весенний период. Это возможно благодаря меньшим энергозатратам самок в период беременности, чем во время лактации [80, 104]. Очевидно, триггером для начала репродуктивной активности служит достижение минимальных необходимых значений внешних факторов, таких, как продолжительность светового дня, обеспеченность кормами, температура или количество осадков. В нашем случае установить полевыми методами триггер начала размножения грызунов затруднительно, потому что в мае в исследованной местности число отловленных грызунов было недостаточным из-за низкой температуры воздуха. Первые животные были пойманы после перехода ночных температур выше 16°C.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" до корректуры и верстки как принятая к печати в № 3 тома 17 за 2025 год. В окончательной версии возможны изменения

В начале июня, в период высокой концентрации азота и максимума биомассы растений, у большей части самцов наблюдались признаки репродуктивной активности. Число самок в эструсе и лактирующих особей было значительным. Таким образом, лактация происходила в период пика доступности зеленых кормов и содержания аминокислот в отдельных видах, таких как сныть, задолго до созревания семенных кормов. Для двух видов мышей, доминировавших в отловах, это может иметь важное значение, поскольку они считаются преимущественно семеноядными [51, 70, 71]. Благодаря сезонной смене кормов подросшие детеныши в период распада выводков и перехода к самостоятельному образу жизни могут употреблять в пищу не вегетативные части растений, а постепенно созревающие семена травянистых и древесных растений, преимущественно желуди и липовые орешки [13, 25, 31, 32, 110]. Таким образом, протекание беременности и лактации во время максимальной обеспеченности зелеными кормами взрослых особей способствуют качественно другим кормовым условиям для потомства. Изменения питательной ценности растений могут выступать критическим фактором жизнедеятельности травоядных [2].

На фоне снижения показателей зеленой массы в июле происходило значительное уменьшение доли репродуктивно активных самцов и лактирующих самок. Появление значительного числа выкормивших потомство самок в эструсе в конце июля свидетельствовало о потенциальной возможности появления следующих выводков у полиэстральных видов мышей. Однако доля активных самцов осталась очень низкой, что было связано с неблагоприятными условиями для их репродуктивной активности, одним из которых могло быть содержание питательных веществ в растительных кормах. Ранее для желтогорлой мыши было показано, что интенсивность размножения вида в широколиственных лесах определяется репродуктивной активностью самцов [111]. Это подтверждают также исследования других авторов [24, 41]. Начало периода репродуктивной активности самцов в субоптимальных условиях при достаточном количестве рецептивных самок способствует синхронизации лактации с периодом максимальной обеспеченности зелеными кормами и их пищевой ценности. Увеличение содержания азота в модельных видах после значительного спада при снижении общей биомассы травянистых растений связано с понижением содержания влаги в растениях, что также может снижать пищевую ценность кормов при отсутствии постоянных источников воды. Нельзя сказать, насколько значимым предиктором будущего урожая семян служат показатели обилия и пищевой ценности зеленых частей растений, но они представляются достаточным источником питательных веществ для поддержания репродуктивной активности самцов до созревания семян деревьев.

При анализе массы тела грызунов в разных репродуктивных состояниях видно ярко выраженное адаптивное значение приуроченности лактации к периоду обилия ресурсов у обоих видов мышей. У желтогорлой мыши различия по массе тела самок в разных репродуктивных состояниях не наблюдались, ожидаемые потери массы в период лактации не зафиксированы. У лесной мыши масса у лактирующих самок была даже выше, чем у эстральных и неактивных, в том числе беременных, особей. У самцов в период репродуктивной активности масса тела была выше, чем в остальное время. Это свидетельствует о значительной компенсации энергетических затрат на размножение за счет поступления питательных веществ из окружающей среды. Отсутствие видимых репродуктивных плат в условиях зависимости репродуктивного периода от короткого периода обилия корма было отмечено у более крупных видов грызунов [63, 79]. У дикого кролика доказано увеличение времени кормления самок в период лактации для компенсации энергетических затрат [98]. В то же время наличие репродуктивных плат было подтверждено у большого числа видов млекопитающих [напр., 4, 88, 90], в том числе у самцов [62, 78]. Существенное влияние обеспеченности ресурсами на параметры жизненных циклов грызунов признается и в теоретических работах [72, 106, 120].

В периодизации размножения змей, объектами питания которых могут служить исследованные виды грызунов, был выявлен ряд возможных зависимостей. Подобно ситуации с мышевидными грызунами, если исходить из данных учетов, спаривание у змей началось задолго до пика обилия добычи. У исследованных видов спаривание происходит практически сразу после выхода из спячки в апреле–мае [5, 74], а доля спаривающихся самок зависит от их состояния и энергетических запасов, накопленных за годы, предшествующие беременности [97]. Значительная часть периода беременности самок *C. austriaca* и *V. berus* совпадала с периодом выведения потомства грызунами, что позволяет предположить наличие пищевых адаптаций у змей-миофагов в этот период. С одной стороны, во время беременности из-за растущих внутри самок эмбрионов значительно повышаются энергозатраты организма, снижается мобильность особей; со временем эмбрионы перекрывают пищевод змеи, и она не может питаться. В связи с этим вероятно, что мелкие новорожденные детеныши грызунов становятся легкой добычей и обильным источником пищи беременных змей. В то же время известно, что самки змей приспособлены к заглатыванию крупной добычи и запасанию энергии, поэтому часто вырастают крупнее самцов своего вида, имеют более крупные головы и более массивны [102]. Это позволяет предположить, что беременные и родившие самки грызунов в условиях ограничения подвижности также становятся частой добычей змей на начальных этапах беременности. Количество накопленных энергетических ресурсов может становиться критическим на последних стадиях беременности, когда поедание пищи становится невозможным, и жизнедеятельность змей поддерживается только за счет накопленных энергетических запасов. Важность обеспечения самок добычей в период вынашивания детенышей связана с очень высокими энергозатратами [97], которые могут привести к смерти змеи [82, 84].

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" по корреспондентской подписке. Статья принята к печати в мае 2023 года. В окончательной версии возможны изменения

Яйцеживорождение у *C. austriaca* и *V. berus* совпадает с окончанием лактационного периода у большей части грызунов. Общая численность грызунов многократно возрастает в ходе летнего периода размножения, и змеи получают возможность для восстановления потраченных ресурсов. Эти выводы согласуются с более ранними наблюдениями для исследованной местности [73].

Сходная периодизация размножения хищников, предшествующего пику численности добычи, была обнаружена у филина (*Aegolius funereus*), максимальные охотничьи усилия которого наблюдались в фазе роста численности грызунов, а не в период пика обилия добычи, что повышало выживаемость молодняка [68]. У морских птиц также период максимального обилия пищи приходится на время выведения потомства [103]. Подобная ситуация, при которой начало размножения предшествует пику обилия ресурсов, при детальных исследованиях обнаруживается у ряда видов млекопитающих [56, 64, 109].

Представленные закономерности отражают последовательность пиков вегетации растений, репродукции грызунов и созревания эмбрионов змей-миофагов и в настоящее время далеки от окончательного установления причинно-следственных связей. Спаривание у змей происходит сразу после окончания спячки в апреле и предшествует началу периода спаривания мышей, служащих их добычей, а пик вегетации растений, входящих в рацион питания грызунов, наступает уже после начала лактационного периода грызунов. У отловленных видов мышей триггерным сигналом для начала репродукции может служить достижение минимального порогового уровня доступности пищевых ресурсов. Фактор содержания белков и непосредственно азота вполне может выступать лимитирующим фактором для размножения [80], как и обилие объектов охоты для змей-миофагов [85]. Выявленные тенденции синхронизации жизнедеятельности разных групп живых организмов служат примером сложных экологических взаимодействий, охватывающих три трофических уровня, выступающих адаптацией к резким сезонным колебаниям количества доступной пищи в сообществах широколиственных лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ. *Авторы выражают искреннюю признательность с.н.с. Жигулевского заповедника В.П. Вехнику за помощь в проведении полевых исследований и г.н.с. ИПЭЭ РАН проф. Б.Д. Абатурову за ценные замечания при подготовке рукописи. Авторы очень благодарны анонимным Рецензентам за замечания, позволившие значительно улучшить рукопись.*
Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 24-24-00350).

ЛИТЕРАТУРА

Список русскоязычной литературы

1. Абатуров БД. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: КМК; 2021.
2. Абатуров БД, Магомедов МРД. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих. Зоол журн. 1988;67(2):223-34.
3. Аверин ЮВ, Лозан МН, Мунтяну АИ. Млекопитающие. (Сер. «Животный мир Молдавии»). Кишинев: Штиинца; 1979.
4. Бабицкий АФ, Чабовский АВ, Савинецкая ЛЕ. Плата за размножение у самок крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Giild., 1770). Бюлл МОИП. Отд биол. 2006;111(5):80-4
5. Бакиев АГ, Гаранин ВИ, Гелашвили ДБ, Горелов РА, Доронин ИВ, Зайцева ОВ, Зиненко АИ, Клёнина АА, Макарова ТН, Маленев АЛ, Павлов АВ, Петрова ИВ, Ратников ВЮ, Старков ВГ, Ширяева ИВ, Юсупов РХ, Яковлева ТИ. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна. Часть 1. Тольятти: Кассандра; 2015.
6. Бакиев АГ, Маленев АЛ, Зайцева ОВ, Шуршина ИВ. Змеи Самарской области. Тольятти: Кассандра; 2009.
7. Банников АГ, Даревский ИС, Ищенко ВГ, Рустамов АК, Щербак НН. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение; 1977.
8. Баринов ВГ. Исследование герпетофауны Самарской Луки. В кн.: Экология и охрана животных. Межвуз сб. Куйбышев: КГУ; 1982. С. 116-29.
9. Вехник ВП. Критические замечания к фауно-таксономическому составу млекопитающих Самарской Луки. В кн.: С.В. Саксонов, ред. Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. Москва-Самара; 2000. С. 310-7.
10. Гаранин ВИ. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука; 1983.
11. Гаранин ВИ. О поведении медянки. В кн.: Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти; 2003. С. 9-12.
12. Громов ИМ, Гуреев АА. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1963.
13. Громов ИМ, Ербаева МА. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб; 1995.
14. Гуртовой НН, Матвеев БС, Дзержинский Ф.Я., Практическая зоотомия позвоночных: Земноводные. Пресмыкающиеся. Учебное пособие. М.: Высшая школа; 1978.
15. Дьякова КГ. К изучению динамики численности мышевидных грызунов в нагорных дубравах Хоперского заповедника. Труды Хоперского заповедника. 1959;3:97-102.

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" по корректуры и верстки как препринт в ожидании выхода номера 17 за 2023 год. В окончательной версии возможны изменения

16. Жарков ИВ. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника. Труды Кавказского заповедника. 1938;1:153-87.
17. Жигальский ОА. Синергетический подход к анализу вероятностной и детерминистической составляющих сезонной и многолетней динамики лесных полевок в центре ареала. Изв РАН. Сер биол.. 2016;6:663-71.
18. Заблоцкая ЛВ. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов. Труды Приокско-Террасного заповедника. 1957;1:170-241.
19. Завьялов ЕЛ, Герлинская ЛА, Овчинникова ЛЕ, Евсиков ВИ. Стресс и территориальная организация локального поселения водяной полевки (*Arvicola terrestris*). Зоол журн. 2007;86(2):242-51.
20. Кадацкий НГ. Грызуны Талыша и Ленкоранской низменности и их распространение по ландшафтно-географическим районам. Зоол журн. 1964;11:1693-707.
21. Кирис ИД. Белка. Киров: Волго-Вятское книжное издательство; 1973.
22. Кудинов КА, Вехник ВА, Вехник ВП, Ефимова ОА, Киселева ДС, Краснобаев ЮП, Краснобаева ТП, Лебедева ГП, Любвина ИВ, Сиротюк ВМ, Снарский АЮ, Чап ТФ, Егорова ВН. Жигулевский заповедник. Самара: Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина; 2021.
23. Кшнясев ИА, Давыдова ЮА. Популяционные циклы и синдром Читти. Экология. 2021;1:51-7.
24. Лепин АТ. Обзор амфибий и рептилий Жигулевского заповедного участка. Жигулевский заповедник; 1939.
25. Магомедов МШ, Магомедова ММ. Распределение трофического ресурса у совместно обитающих видов мышевидных грызунов в условиях высокогорной зоны Республики Дагестан. Экология. 2023;4(4):311-7.
26. Матвеев НМ. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Самарский университет; 2006.
27. Наумов НП. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР; 1948.
28. Нуриманова ЕР, Жигарев ИА, Алпатов ВВ. Некоторые механизмы трофических адаптаций рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) в рекреационных лесах Подмосковья. Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009;3:10-20.
29. Нуруллина АН. Сезонный цикл размножения желтогорлой мыши и рыжей полевки в дубравах Балашовской области. Труды Института леса АН СССР. 1957;35:122-36.
30. Образцов ПВ, Штильмарк ФР. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР. Труды Института леса АН СССР. 1957;35:5-121.
31. Петров ОВ. Питание мышевидных грызунов лесостепных дубрав в лабораторных условиях. Вопросы экологии и биоценологии. 1963;8:119-73.
32. Равкин ЮС, Ефимов ВМ. Пространственная организация животного населения: эмпирические и теоретические представления. Зоол журн. 2006;85(3):418-32.
33. Раутиан АС, Сенников АГ. Отношения хищник -жертва в филогенетическом масштабе времени. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2001;4:29-46.
34. Садыков ОФ, Бененсон ИЕ. Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука; 1992.
35. Свириденко ПА. Размножение и колебания численности желтогорлой мыши. Труды Ин-та зоологии АН СССР. 1951;6:46-77.
36. Симак СВ, Кузовенко АЕ, Сачков СА, Файзулина АИ (ред.). Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Самара: Изд-во Самарской гос обл академии Наяновой; 2019.
37. Снигиревская ЕМ. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Дисс… канд. биол. наук. Ленинград, 1954.
38. Снигиревская ЕМ. Данные по питанию и колебаниям численности желтогорлой мыши в Жигулях. Зоол журн. 1955;34(2):432-40.
39. Табачишин ВГ, Табачишина ИЕ, Завьялов ЕВ. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья. Поволжский экол журн. 2003;1:82-6.
40. Титлянова АА, Базилевич НИ, Шмакова ЕИ, Снытко ВА, Дубынина СС, Магомедова ЛН, Нефедьева ЛГ, Семенюк НВ, Тишков АА, Тран ТИ, Хакимзянова ФИ, Шатохина НГ, Кыргыс ЧО, Самбуу АД. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е издание, исправленное и дополненное. Новосибирск: ИПА СО РАН; 2018.

Общий список литературы / Reference List

1. Abaturov B.D Pinatiye i Kormovye Resursy Dikikh Rastitelnoyadnykh Mlekopitayushchikh v Stepnykh Ekosistemakh. Moscow: KMK; 2021. (In Russ.)
2. Abaturov BD, Magomedov MRD. [Nutritional value and dynamics of food resources as a factor in the state of populations of herbivorous mammals]. Zoologicheskiy Zhurnal. 1988;67(2):223-234. (In Russ.)
3. Averin YuV, Lozan MN, Muntyanu AI. Mlekopitayushchiye (Ser. “Zhivotnyi Mir Moldavii”). Chisinau: Shtiintsa; 1979. (In Russ.)
4. Babitsky AF, Chabovsky AV, Savinetskaya LE [Cost of reproduction in females of the spotted ground squirrel (*Spermophilus suslicus* Giild., 1770)]. Bulleten MOIP Biol. 2006;111(5):80-4. (In Russ.)

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" по корректуры в виде поправки к печати. В основном в виде поправки в номер 1 за 2025 г. Допустимы возможны изменения

5. Bakiyev AG, Garanin VI, Gelashvili DB, Gorelov RA, Doronin IV, Zaitseva OV, Zinenko AI, Klenina AA, Makarova TN, Malenev AL, Pavlov AV, Petrova IV, Ratnikov VYu, Starkov VG, Shiryaeva IV, Yusupov RH, Yakovleva TI. Gadyuki (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Volzhskogo Basseyna. Chast 1. Toglyatti: Kassandra; 2015. (In Russ.)
6. Bakiyev AG, Malenev AL, Zaitseva OV, Shurshina IV. Zmei Samarskoi Oblasti. Toglyatti: Kassandra; 2009. (In Russ.)
7. Bannikov AG, Darevsky IS, Ishchenko VG, Rustamov AK, Shcherbak NN. Opredelitel Zemnovodnyh i Presmykayuschihsya Fauny SSSR. Moscow: Prosveshcheniye; 1977. (In Russ.)
8. Barinov VG. [Studies of Herpetofauna of Samarskaya Luka]. In: Ekologiia i Okhrana Zhivotnykh. Kuibyshev: KSU; 1982. P. 116-29. (In Russ.)
9. Diakova KG [On the study of the population dynamics of murine rodents in the upland oak groves of the Khopersky Reserve]. Trudy Khoperskogo Zapovednika. 1959;3:97-102. (In Russ.)
10. Garanin VI. [On the behavior of the smooth snake]. In: Zmei Vostochnoy Yevropy: Togliatti; 2003. P. 9-12. (In Russ.)
11. Garanin VI. Zemnovodnye i Presmykayushchiesya Volzhsko-Kamskogo Kraya. Moscow: Nauka; 1983.
12. Gromov IM, Erbaeva MA. Mlekopitayushchiye Fauny Rossii i Sopredelnykh Territoriy. Zaitseobraznye i Gryzuny. Saint Petersburg; 1995. (In Russ.)
13. Gromov IM, Gureyev AA. Mlekopitayushchiye Fauny SSSR. Chast 1. Moscow-Leningrad.: Izdatelstvo AN SSSR; 1963. (In Russ.)
14. Gurtovoy NN, Matveyev BS, Dzerzhinsky FY. Practicheskaya Zootomiya Pozvonochnykh: Amphibii. Reptilii.. Moscow: Vysshaya Shkola; 1978. (In Russ.)
15. Kadatsky NG [Rodents of Talysh and Lenkoran Lowland and their distribution across landscape-geographical regions]. Zoologicheskiy Zhurnal. 1964;11:1693-707. (In Russ.)
16. Kiris ID. Belka. Kirov: Volgo-Viatskoye Knighnoye Izdatel'stvo; 1973. (In Russ.)
17. Kshniasev IA, Davydova YuA [Population cycles and Chitty syndrome]. Ecologiya. 2021;(1):51-7. (In Russ.)
18. Kudinov KA, Vekhnik VA, Vekhnik VP, Yefimova OA, Kiseleva DS, Krasnobayev YuP, Krasnobayeva TP, Lebedeva GP, Liubvina IV, Sirotiuk VM, Snarskiy AYu, Chap TF, Yegorova VN. Zhigulyovskiy Zapovednik. Samara: Zhigulevskiy Gosudarstvennyi Prirodnyi Biosfernyi Zapovednik imeni I.I. Sprygina; 2021. (In Russ.)
19. Lepin AT. Obzor Amfibiy i Reptiliy Zhigulyovskogo Zapovednogo Uchastka. Zhigulyovskiy Zapovednik; 1939. (In Russ.)
20. Magomedov MS, Magomedova MM. [Distribution of trophic resources and cohabiting species of murine rodents in the conditions of the high-mountain zone of the Republic of Dagestan. Ecologiya. 2023;4(4):311-7.
21. Matveyev NM. Bioecological Analis Flory i Rastitelnosti (Na Primere Lesostepnoy i Stepnoy Zony). Samara: Samarskiy Universitet; 2006. (In Russ.)
22. Naumov NP. Ocherki Sravnitelnoy Ekologii Gryzunov. Moscow: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1948. (In Russ.)
23. Nurimanova EP, Zhigarev IA, Alpatov VV [Some mechanisms of trophic adaptations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in recreational forests of the Moscow region]. Bulleten Rossiyskogo Universiteta Druzhby Narodov Seriy Ekologiya i Bezopasnost Zhiznedeyatelnosti. 2009;3:10-20. (In Russ.)
24. Nurullina AN [Seasonal reproduction cycle of the yellow-necked mouse and the bank vole in oak groves of the Balashov Region]. Trudy Instituta Lesa Akademii Nauk SSSR. 1957;35:122-36. (In Russ.)
25. Obraztsov PV, Shtilmark FR [Forestry significance of mouse-like rodents in oak groves of the European part of the USSR]. Trudy Instituta Lesa Akademii Nauk SSSR. 1957;35:5-121. (In Russ.)
26. Petrov OV [Nutrition of mouse-like rodents of forest-steppe oak groves under laboratory conditions]. Voprosy Ekologii i Biotsenologii. 1963;8:119-73. (In Russ.)
27. Rautian AS, Sennikov AG [Predator-prey relationships on a phylogenetic time scale]. Ecosystemnye Perestroiki i Evolutsia Biosphery. 2001;4:29-46. (In Russ.)
28. Ravkin YuS, Yefimov VM [Spatial organization of animal population: empirical and theoretical concepts]. Zoologicheskiy Zhurnal. 2006;85(3):418-32. (In Russ.)
29. Sadykov OF, Benenson IE. Dynamika Chislennosti Melkikh Mlekopitayushchikh: Kontseptsii, Gipotezy, Modeli. Moscow: Nauka; 1992.
30. Simak SV, Kuzovenko AE, Sachkov SA, Faizulin AI, eds. Krasnaya Kniga Samarskoi Oblasti. T 2. Redkiye Vidy Xhivotnykh. Samara: Izdatel'stvo Samarskoy Gosudarstvennoy Oblastnoy Akademii Nayanovoy; 2019. (In Russ.)
31. Snigirevskaya EM. [Ecology and economic importance of murine rodents in broad-leaved forests of the Zhiguli Elevation]. PhD Thesis. Leningrad, 1954. (In Russ.).
32. Snigirevskaya EM. [Data on nutrition and fluctuations in the number of the yellow-necked mouse in the Zhiguli Mts]. Zoologicheskiy Zhurnal. 1955;34(2):432-40.
33. Sviridenko PA [Reproduction and population fluctuations of the yellow-necked mouse]. Trudy Instituta Zoologii Akademii nauk SSSR. 1951;6:46-77. (In Russ.)

Статья опубликована на сайте журнала "Биосфера" и не может быть использована как материал к печати в форме 17 за 2023 год. В окончательной версии возможен изменения

34. Tabachishin VG, Tabachishina IE, Zavyalov EV [Modern distribution and some aspects of the ecology of Nikolskiy's viper in the north of the Lower Volga Region]. Povolzhskiy Ekologicheskiy Zhurnal. 2003;1:82-6. (In Russ.)
35. Titlianova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefedyeva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, Tran TI, Khakimzyanova FI, Shatokhina NG, Kyrgyz ChO, Sambuu AD. Biologicheskaya Productivnost' Travianykh Ekosistem. Geographicheskiye Zakonomernosti i Ekologicheskiye Osobennosti. Novosibirsk: IPA SB RAS; 2018. (In Russ.)
36. Vekhnik VP. [Critical remarks on fauna and taxonomy of mammals in Samarskaya Luka]. In: Saksonov S.V., ed. Biologicheskoye Raznoobrazie Zapovednykh Territoryi: Otsenka, Okhrana, Monitoring. Moscow-Samara; 2000. P. 310-7. (In Russ.)
37. Zablotskaya LV [Materials on the ecology of the main species of mouse-like rodents of the Prioksko-Terrasny Reserve and adjacent forests]. Trudy Prioksko-Terrasnogo Zapovednika. 1957;1:170-241. (In Russ.)
38. Zavyalov EL, Gerlinskaya LA, Ovchinnikova LE, Yevsikov VI [Stress and territorial organization of a local settlement of the water vole (*Arvicola terrestris*)]. Zoologicheskiy Zhurnal. 2007;86(2):242-51. (In Russ.)
39. Zharkov IV. [Ecology and significance of wood mice in the forests of the Kavkazskiy Reserve]. Trudy Kavkazskogo Zapovednika. 1938;1:153-87. (In Russ.)
40. Zhigal'sky OA [Synergetic approach to the analysis of probabilistic and deterministic components of seasonal and long-term dynamics of forest voles in the center of their range]. Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk Biol Ser. 2016;6:663-71. (In Russ.)
41. Adamczewska KA. Intensity of reproduction of the Apodemus flavicollis (Melchior, 1834) during the period 1954–1959. Acta Theriol.. 1961;5:1-21.
42. Aujard F, Perret M. Regulation by photoperiod of seasonal changes in body mass and reproductive function in gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*): Differential responses by sex. Int J Primatol. 2001;22(1):5-24.
43. Barrett P, Bolborea M. Molecular pathways involved in seasonal body weight and reproductive responses governed by melatonin. J Pineal Res. 2012;52(4):376-88.
44. Beasley LJ, Zucker I. Photoperiod influences the annual reproductive cycle of the male pallid bat (*Antrozous pallidus*). Reproduction. 1984;70(2):567-73.
45. Berger PJ, Negus NC, Sanders EH, Gardner PD. Chemical triggering of reproduction in *Microtus montanus*. Science. 1981;214:69-70.
46. Bergeron P, Réale D, Humphries MM, Garant D. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. Ecology. 2011;92:2027-34.
47. Bomford M. Food and reproduction of wild house mice I. Diet and breeding seasons in various habitats on irrigated cereal farms in New South Wales Aust. Wildl Res. 1987;14:183-96.
48. Boutin S, Wauters LA, McAdam AG, Humphries MM, Tosi G, Dhondt AA. Anticipatory reproduction and population growth in seed predators. Science. 2006;14:1928-30.
49. Bronson FH. Climate change and seasonal reproduction in mammals. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2009;364:3331-40.
50. Bronson FH, Heideman PD. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: Knobil E, Neill JD, eds. The Physiology of Reproduction. New York, NY: Raven Press, 1994. P. 541-83.
51. Butet A, Delettre YR. Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. Acta Theriol. 2011;56:297-304.
52. Byers SL, Wiles MV, Dunn SL, Taft RA. Mouse estrous cycle identification tool and images. PLoS ONE. 2012;7(4):e35538.
53. Champlin AK, Dorr DL, Gates AH. Determining the stage of the estrous cycle in the mouse by the appearance of the vagina. Biol Reproduction. 1973;8(4):491-4.
54. Canova L. Resource partitioning between the bank vole *Clethrionomys glareolus* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in woodland habitats. Boll Zool. 1993;60:193-8.
55. Dantas MRT, Souza-Junior JBF, Castelo TS, Lago AEA, Silva AR. Understanding how environmental factors influence reproductive aspects of wild myomorphic and hystricomorphic rodents. Anim Reprod. 2021;18(1):e20200213.
56. Dantzer B, McAdam AG, Humphries MM, Lane JE, Boutin S. Decoupling the effects of food and density on life-history plasticity of wild animals using field experiments: Insights from the steward who sits in the shadow of its tail, the North American red squirrel. J Anim Ecol. 2020;89:2397-414.
57. Delattre P. Relations prédateurs-proies; le modele arvicola-hermine. Arvicola. 1984;1:9-12.
58. Ducibella T, Schultz RM, Ozil JP. Role of calcium signals in early development. Semin Cell Develop Biol. 2006;17(2):324-32.
59. Eccard JA, Ylönen H. Adaptive food choice of bank voles in a novel environment: choices enhance reproductive status in winter and spring. Ann Zool Fenn. 2006;43(1):2-8.
60. Edmonds KE, Riggs L, Stetson MH. Food availability and photoperiod affect reproductive development and maintenance in the marsh rice rat (*Oryzomys palustris*). Physiol Behav. 2003;78(1):41-9.
61. Elmhagen B, Hellstrom P, Angerbjorn A, Kindberg J. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960-2008 revealed by fox dynamics. Ann Zool Fenn. 2001;48:167e179.

Статьи, опубликованные на сайте журнала "Биосфера" в полной версии, являются официальными.
В соответствии с приказом Рособрнадзора № 1555 от 22.12.2020 г.

62. Fietz J, Klose SM, Kalko EKV. Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (*Glis glis*). Naturwissenschaften. 2010;97:883-90.
63. Franceschini-Zink C, Millesi E. Reproductive performance in female common hamsters. Zoology. 2008;111:76-83.
64. Gashwiler JS. Deer mouse reproduction and it relation to the tree seed crop. Am Midl Nat. 1979;102:95-104.
65. Gębszyńska S. Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in an Oak Hornbeam Forest. Acta Theriologica. 1976;21(16):223-36.
66. Gosalbez J, Castien E. Reproductive cycle, abundance and population structure of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the western Pyrenees. Mammalia. 1995;59:385-96.
67. Gustine D, Barboza P, Adams L, Griffith B, Cameron R, Whitten K. Advancing the match-mismatch framework for large herbivores in the Arctic: Evaluating the evidence for a trophic mismatch in caribou. PLoS One. 2017;12(2):e0171807.
68. Hakkarainen H, Korpimäki E. Does feeding effort of Tengmalm's owls reflect offspring survival prospects in cyclic food conditions? Oecologia. 1994;97:209-14.
69. Hämäläinen A, McAdam AG, Dantzer B, Lane JE, Haines JA, Humphries MM, Boutin S. Fitness consequences of peak reproductive effort in a resource pulse system. Sci Rep. 2017;7:9335.
70. Hansson L. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. Symp Zool Soc Lond. 1985;55:141-68.
71. Heroldova M, Janova E. Feeding strategy of two rodent species in a set-aside field and its influence on alimentary tract morphometry. Mammalia. 2019; 83(1):34-40.
72. Holliday R. Food, fertility and longevity. Biogerontology. 2006;7:139-41.
73. Korosov A. System Ecology of the Common Adder. Dusseldorf: LAP Lambert Academic Publ.; 2017.
74. Klenina AA, Vekhnik VA. New data on the reproduction and possible prey objects of *Elaphe dione* (Pallas, 1773) (Reptilia: Colubridae) in specially protected areas of the Samara Region. J Wildlife Biodiversity. 2025;9(1):202-8.
75. Koshkina TV. Ecologic differentiation of species; the vole as an example. Acta Theriol. 1967;12(11):135-63.
76. Kramer A, Merrow M. Circadian Clocks. Heidelberg-New York-Dordrecht-London: Springer; 2013.
77. Kumar V (ed.). Biological Timekeeping: Clocks, Rhythms and Behaviour. Springer (India) Pvt. Ltd.; 2017.
78. Lane JE, Boutin S, Speakman JR, Humphries MM. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. J Anim Ecol. 2010;79(1):27-34.
79. Lebl K, Kürbisch K, Bieber C, Ruf T. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. J Comp Physiol. 2010;180:447-56.
80. Leshner AI. Dietary Self-Selection by Pregnant and Lactating Rats. Physiol Behav. 2010;8:151-4.
81. Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. Oikos. 1988;52:115-9.
82. Luiselli L, Capula M, Shine R. Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. Oecologia (Heidelberg). 1996;106(1):100-10.
83. Luiselli LM, Anibaldi C. The diet of the adder (Vipera berus) in two alpine environments. Amphibia-Reptilia. 1991;12(2):214-7.
84. Madsen T, Shine R. Costs of reproduction in a population of European adders. Oecologia. 1993;94:488-95.
85. Madsen T, Ujvari B, Shine R, Olsson M. Rain, rats and pythons: Climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia. Austral Ecol. 2006;31(1):30-7.
86. Marcello GJ, Wilder SM, Meikle DB. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape. J Anim Ecol. 2008;77:41-6.
87. Messier GD, Garant D, Bergeron P, Réale D. Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent. Mol Ecol. 2012;21:5363-73.
88. Millesi E, Huber S, Everts LG, Dittami JP. Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment. Ethology. 1999;105(2):163-75.
89. Nelson RJ, Gubernick DJ, Blom JM. Influence of photoperiod, green food, and water availability on reproduction in male California mice (*Peromyscus californicus*). Physiol Behav. 1995;57(6):1175-80.
90. Neuhaus P. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. Behav Ecology Sociobiol. 2000;48:75-83.
91. Nielsen FH. The emergence of boron as nutritionally important throughout the life cycle. Nutrition. 2000;16(7-8):512-4.
92. Olsen P. The stimulating effect of a phytohormone, gibberellic acid, on reproduction of *Mus musculus*. Aust Wildl Res. 1981;8:321-5.
93. Palo RT, Olsson GE. Nitrogen and carbon concentrations in the stomach content of bank voles (*Myodes glareolus*). Does food quality determine abundance? Open Ecol J. 2009;2:86-90.
94. Pendergast BJ, Kriegsfeld LJ, Nelson R. Photoperiodic polyphenisms in rodents: neuroendocrine mechanisms, costs and functions. Q Rev Biol. 2001. 76:293-321.
95. Petrullo L, Boutin S., Lane JE, McAdam AG. Phenotype–environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels. Science. 2023;379(6629):269-72.

Статья опубликована в сборнике материалов курсанта Биосфера"
по корреспондентской переписке как принятая к печати
в окончательной версии по итогам 32 ОЕ 2025 ОЕ и изменений

96. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2024. https://www.R-project.org
97. Reading CJ. The influence of body condition and prey availability on female breeding success in the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti). J Zool. 2004;264(1):61-7.
98. Rödel HJ, Valencak TG, Handrek A, Monclúsa R. Paying the energetic costs of reproduction: reliance on postpartum foraging and stored reserves. Behav Ecol. 2017;27(3):748-56.
99. Ruf T, Bieber C. Physiological, behavioral, and life-history adaptations to environmental fluctuations in the edible dormouse. Front Physiol. 2020;11:423.
100. Selonen V, Varjonen R, Korpimäki E. Immediate or lagged responses of a red squirrel population to pulsed resources. Oecologia. 2015;177(2):401-11.
101. Shanas U, Haim A. Diet salinity and vasopressin as reproduction modulators in the desertdwelling golden spiny mouse (*Acomys russatus*). Physiol Behav. 2004;81:645-50.
102. Shine R. Reproductive strategies in snakes. Proc R Soc B. 2003;270:995-1004.
103. Shultz MT, Piatt JF, Harding AMA, Kettle AB, Van Pelt TIV. Timing of breeding and reproductive performance in murres and kittiwakes reflect mismatched seasonal prey dynamics. Mar Ecol Prog Ser. 2009;393:247-58.
104. Speakman JR. The physiological costs of reproduction in small mammals. Philos Transact Roy Soc B: Biol Sci. 2008;363(1490):375-98.
105. Spellerderg IF. Behaviour of a young smooth snake, *Coronella austriaca* Laurenti. Biol J Linnean Society. 1977;9(4):323-30.
106. Stearns SC. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. Naturwissenschaften. 2000;87:476-86.
107. Steinman MQ, Knight JA, Trainor BC. Effects of photoperiod and food restriction on the reproductive physiology of female California mice. Gen Compar Endocrinol. 2012;176(3):391-9.
108. Stenseth NC, Viljugrein H, Jędrzejewski W, Mysterud A, Pucek Z. Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence. Acta Theriologica. 2002;47:39-67.
109. Stott P, Harris S. Demographics of the European hare (*Lepus europaeus*) in the Mediterranean climate zone of Australia. Mamm Biol. 2006;71:214-26.
110. Suchomel J, Heroldová M. Effect of seed crop of trees on the abundance and body parameters of granivorous mammals in isolated forest stands of Southern Moravia (Czech Republic). Pol J Ecology. 2008;56(1):181-6.
111. Vekhnik VA, Vekhnik VP, Rozentsvet OA, Bogdanova ES. Possible relations between reproduction of the yellow-necked mouse (S*ylvaemus flavicollis*) and oak yield. Russ J Theriol. 2019;18(1):33-42.
112. Vlašín M. Smooth snake (*Coronella austriaca*). In: Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic. Brno; Praha: AOPK ČR; 2001. P. 213-7.
113. Von Blanckenhagen F, Eccard JA, Ylönen H. Animal protein as a reproductive constraint in spring reproduction of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). Ecoscience. 2007;14(3):323-9.
114. Wauters LA, Githiru M, Bertolino S, Molinari A, Tosi G, Lens L. Demography of alpine red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size. Ecography. 2008;31:104-14.
115. Wendland V. Cyclic population changes in three mouse species in the same woodland. Oecologia. 1981;48(1):7-12.
116. White TCR. The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals. Heidelbeurg: Springer-Verlag; 1993.
117. Wieczorek M, Zub K, Szafrańska PA, Książek A, Konarzewski M. Plant-herbivore interactions: Silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles. Funct Ecol. 2015;29:187-94.
118. Williams CT, Lane JE, Humphries MM, McAdam AG, Boutin S. Reproductive phenology of a food-hoarding mast-seed consumer: resource- and density-dependent benefits of early breeding in red squirrels. Oecologia. 2014;174:777-88.
119. Wolff JO, Macdonald DW. Promiscuous females protect their offspring. Trends Ecol Evol. 2004;19:127-34.
120. Zera AJ, Harshman LG. The physiology of life history trade-offs in animals. Annu Rev Ecol Systematics. 2001;32(1):95-126.
121. Zwolak R, Bogdziewicz M, Rychlik L. Beech masting modifies the response of rodents to forest management. Forest Ecol Management. 2016;359:268-76.

Статьи опубликованы на сайте журнала "Биосфера"
по мере их поступления в редакцию и в порядке очередности.
В окончательной верстке статьи могут быть изменения