

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РАЗНЫХ МАКРОСКЛОНОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА

© 2015 г. А. В. Бобрецов, Л. В. Симакин

*Печоро-Ильчский государственный природный биосферный заповедник  
169436 Республика Коми, Троицко-Печорский район, пос. Якша  
e-mail: avbobr@mail.ru*

Поступила в редакцию 06.10.2014 г.

Рассмотрена структура населения мелких млекопитающих западного и восточного макросклонов Северного Урала на примере заповедников Печоро-Ильчский и “Денежкин Камень”. Ландшафтные условия на этих территориях сильно различаются, что во многом определяет особенности населения *Micromammalia*. На влажных западных склонах формируются полидоминантные сообщества животных, где численность многих видов высокая. На восточных склонах их обилие уменьшается, сокращается число обычных видов, а доля доминантов возрастает. Население животных данного района по ряду показателей сходно с сообществами мелких млекопитающих прилегающих равнин.

*Ключевые слова:* мелкие млекопитающие, структура сообществ, Северный Урал, западный и восточный макросклоны.

DOI: 10.7868/S0367059715050066

Ландшафтная неоднородность территории оказывает большое влияние на пространственное распределение мелких млекопитающих, их численность и структуру населения (Bowers, Matter, 1997; Manning et al., 2004). Наиболее важными ландшафтными характеристиками считаются состав и соотношения разных типов местообитаний, их размеры и конфигурация (Борякова и др., 2010; Еске, 2003; Tews, 2004). Площадь территории ландшафта, занятая благоприятными местообитаниями, является одним из факторов, лимитирующим численность тех или иных видов полевых и землероек (Шварц и др., 1992). Как правило, увеличение числа оптимальных местообитаний приводит к возрастанию обилия мелких млекопитающих. В этом отношении ландшафты можно рассматривать как “глобальные переменные”, которые дают информацию о численности видов (Delattre et al., 1996). Их смена вызывает изменения и в структуре населения мелких млекопитающих (Трушкова, 2011).

Ландшафтная дифференциация хорошо выражена в горных системах. Здесь разные макросклоны гор часто существенно различаются по своим природным условиям, что характерно и для Уральских гор (Урал и Приуралье, 1968). Несмотря на это, сравнительные исследования населения мелких млекопитающих западного и восточного макросклонов Урала немногочисленны и ограничены лишь работой К.И. Бердюгина (1992) по грызунам Приполярного Урала.

Для Северного Урала подобные исследования отсутствуют, поэтому настоящая работа посвящена этому вопросу. В ней использованы материалы учетов только ловчими канавками, которые полнее выявляют видовое разнообразие мелких млекопитающих. Между тем число исследований по структуре населения этой группы животных в данном регионе, выполненных при помощи канавок, очень незначительно.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Многолетние материалы собраны в заповедниках Печоро-Ильчском (западный макросклон Северного Урала) и “Денежкин Камень” (восточный макросклон). В первом случае исследования проводили на горе Яныпупунер, во втором — на горе Денежкин Камень и частично на восточных склонах Главного Уральского хребта.

Численность землероек и грызунов оценивали методом 50-метровых канавок и заборчиков. Учеты проводили во второй половине лета (середина июля–август) в наиболее распространенных типах биотопов в каждом высотном поясе. Всего было отработано 2380 конусо-суток в Печоро-Ильчском заповеднике и 4035 — в заповеднике “Денежкин Камень” и соответственно отловлено 5880 и 3179 зверьков разных видов. Относительную численность оценивали по числу особей на 100 конусо-суток (на 100 кон.-сут).

Для характеристики особенностей населения *Micromammalia* горных районов были привлече-

ны материалы по численности мелких млекопитающих прилегающих к Уралу равнинных территорий. Для этого были использованы данные многолетних учетов канавками в равнинном участке Печоро-Ильчского заповедника (наши данные) и Северном Зауралье в заповеднике “Малая Сосьва” (Рамазанова, 1984), удаленных от горных хребтов Урала на 120–190 км.

По степени участия в суммарных уловах каждый вид был отнесен к определенной градации относительного обилия: доминирующий (>10%), обычный (3–9.9%), редкий (1–2.9%) и единичный (<1%). Структуру населения мелких млекопитающих оценивали по индексам, предложенным Л.А. Животовским (1980). Для определения сходства сообществ мелких млекопитающих из разных районов применяли кластерный анализ с группировкой по методу Уарда. Статистическая обработка материала выполнена в программе STATISTICA 6.0 для Windows. Вычисления площадей местообитаний разных типов в горных районах каждого заповедника проведены в программе Arcgis 10.1.

#### ЛАНДШАФТНЫЕ УСЛОВИЯ ЗАПАДНОГО И ВОСТОЧНОГО МАКРОСКЛОНОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Природные условия западного и восточного макросклонов Урала различаются, что обусловлено прежде всего меридиональной вытянутостью гор поперек направления господствующих здесь западных воздушных масс. В результате западные склоны получают большее количество осадков (до 1000 мм), чем восточные (до 700 мм), а среднегодовая температура воздуха понижается с запада на восток (Урал и Приуралье, 1968; Атлас..., 1997).

Различия в соотношении тепла и влаги определяют особенности структуры растительного покрова разных макросклонов гор. Горно-лесной пояс на западных влажных склонах полностью сформирован темнохвойными лесами. На восточных склонах они распространены лишь в верхней части, ниже сменяясь сосновыми и сосново-лиственными лесами (Растительность..., 1980; Казанцева, Казанцев, 2009). В результате в заповеднике “Денежкин Камень” темнохвойная тайга занимает всего лишь 42.8% площади горно-лесного пояса. В горной тайге Печоро-Ильчского заповедника преобладают елово-пихтовые и пихтовые травяные леса (папоротниковые, аконитовые и др.), для которых характерно высокое структурное и таксономическое разнообразие (Смирнова и др., 2011). На восточных склонах пихтовые леса практически отсутствуют, а темнохвойные леса представлены кустарничково-зеленомошными (чаще всего брусничными) типами (Горчаковский, 1975; Растительность..., 1980).

На западных склонах подгольцовый пояс, состоящий в основном из парковых травяных березняков и лугов, имеет наибольшую вертикальную протяженность. На горе Яныпупунер он занимает 20.3% территории. На восточных склонах ширина этого пояса уменьшается. В заповеднике “Денежкин Камень” он составляет лишь 10% всей площади и состоит из елового, елово-березового и лиственничного криволесья, чаще всего с моховым покровом и каменистыми россыпями.

Вершины и плато гор заняты горными тундрами, перемежающимися с фрагментами каменистых россыпей. На горе Яныпупунер их площадь достигает 11.6% всей территории этого горного района, на горе Денежкин Камень – всего лишь 5.8%. В западной части Северного Урала горные тундры широко представлены травяно-моховыми луговинными типами с высоким разнообразием сосудистых растений. На востоке же преобладают лишайниковые, лишайниково-моховые и каменистые типы (Горчаковский, 1975; Дегтева, 1997).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Население мелких млекопитающих горных районов Урала и прилегающих равнин сформировано одними и теми же видами насекомоядных и грызунов. Небольшие различия заключается лишь в том, что в горах Печоро-Ильчского заповедника за 12 лет работы не выявлена мышь-малютка, а в заповеднике “Денежкин Камень” отсутствовали в уловах тундряная бурозубка и европейский крот. Оба вида являются редкими на восточных склонах Северного Урала. Так, в многочисленных сборах землероек Л.П. Шаровой (1992) обнаружены единичные экземпляры тундряной бурозубки лишь на горе Косьювинский Камень. Европейский крот регистрируется в канавках при относительно высокой численности.

Суммарная численность мелких млекопитающих в горных районах выше, чем на прилегающих к ним равнинных территориях (табл. 1). Максимальных показателей она достигает на горе Яныпупунер (248.5 экз. на 100 кон.-сут). В заповеднике “Денежкин Камень” обилие животных меньше в 2.7 раза по сравнению с западными склонами. Эти различия обусловлены тем, что на западных склонах Северного Урала значительно выше численность как насекомоядных, так и грызунов. При этом часть видов, имеющих статус редких в других ландшафтных районах, переходят в западной части Урала в ранг обычных и многочисленных. На восточных склонах при увеличении обилия насекомоядных по сравнению с равнинными территориями численность грызунов остается относительно низкой – 19.6 экз., тогда как в равнинных районах – от 23.9 до 32.4 экз., а на западных склонах – 116.3 экз. на 100 кон.-сут.

**Таблица 1.** Структура населения мелких млекопитающих на разных макросклонах Северного Урала и прилегающих равнинах (обилие, экз. на 100 кон.-сут./доля вида, %)

Виды	Русская равнина	Северный Урал		Западная Сибирь (Рамазанова, 1984)
		Западный макросклон	Восточный макросклон	
<i>Sorex araneus</i>	27.6/32.3	65.6/26.4	40.4/44.1	16.3/26.4
<i>Sorex isodon</i>	0.3/0.4	25.2/10.2	6.5/7.1	0.8/1.3
<i>Sorex tundrensis</i>	0.6/0.7	4.2/1.7	0/0	0.7/1.1
<i>Sorex caecutiens</i>	16.5/19.4	17.6/7.1	21.7/23.7	18.2/29.3
<i>Sorex minutus</i>	6.1/7.1	6.7/2.7	2.7/2.9	1.2/1.9
<i>Sorex minutissimus</i>	0.8/0.9	0.5/0.2	0.5/0.6	0.3/0.5
<i>Neomys fodiens</i>	0.5/0.6	1.6/0.6	0.2/0.2	0.1/0.2
<i>Talpa europaea</i>	0.7/0.8	10.7/4.3	0/0	0.3/0.5
<i>Myodes rutilus</i>	13.4/15.7	17.4/7.0	8.6/9.4	13.5/21.8
<i>Myodes glareolus</i>	5.5/6.4	12.7/5.1	2.3/2.5	0/0
<i>Myodes rufocanus</i>	0.1/0.07	2.7/1.1	1.0/1.1	2.3/3.7
<i>Microtus agrestis</i>	8.4/9.8	31.1/12.5	1.1/1.2	1.2/1.9
<i>Microtus oeconomus</i>	0.3/0.4	12.7/5.1	0.3/0.3	2.8/4.5
<i>Arvicola terrestris</i>	0/0	11.9/4.8	0.1/0.06	1.5/2.4
<i>Myopus schisticolor</i>	3.7/4.3	10.4/4.2	1.7/1.9	0.4/0.6
<i>Sicista betulina</i>	1.0/1.2	17.4/7.0	4.5/4.9	2.2/3.6
<i>Micromys minutus</i>	0.03/0.04	0/0	0.04/0.04	0.1/0.2
Обилие, экз. 100 кон.-сут	85.3	248.5	91.6	61.8
Индекс разнообразия ( $\mu$ )	9.28	12.84	8.20	8.87
Индекс редких видов (h)	0.42	0.20	0.49	0.45

В населении мелких млекопитающих равнинных ландшафтов севера Русской равнины наиболее многочисленны землеройки (Бобрецов и др., 2008). Они же преобладают и на сопредельных к Уралу равнинных территориях (60.7–61.3%). На восточных склонах Урала их доля увеличивается до 78.6%, тогда как на западных уменьшается до 48.8%. Доминирующее положение в этой группе животных во многих районах занимают обыкновенная и средняя бурозубки. В заповеднике “Денежкин Камень” их доля в уловах составляет 67.8%, а на горе Косьвинский Камень – 64.9% (Куликова, Большаков, 1984). В горном районе Печоро-Ильчского заповедника их удельный вес уменьшается (33.5%) за счет значительного повышения численности других видов. Но если обилие обыкновенной бурозубки здесь все же выше, чем в заповеднике “Денежкин Камень”, то численность средней бурозубки несколько ниже. Средняя бурозубка в своем распространении тесно связана с таежными типами экосистем, площадь которых на горе Яныпупунер незначительна. Поэтому доленое участие этого вида в населении по сравнению с другими районами понижается, и здесь он занимает уже четвертое место.

Значительные различия на разных склонах отмечены в численности серых полевков. На горе Яныпупунер этот показатель составил 43.7 экз., в заповеднике “Денежкин Камень” – лишь 1.4 экз. на 100 кон.-сут. На долю этих видов приходится соответственно 17.6 и 1.5%. Низкий удельный вес серых полевков на восточных склонах отмечен и на горе Косьвинский Камень – 2.8% (Куликова, Большаков, 1984). Для зеленоядных видов известна тесная связь их обилия с запасами биомассы травянистой растительности (Шварц и др., 1992). В этом отношении травяные леса и подгольцовые луга, занимающие на западных склонах большие площади, являются благоприятными станциями для темной полевки и полевки-экономки. Увеличение кормовых ресурсов приводит к многократному повышению численности этих видов. Доминирующая в группе полевка занимает в уловах второе место после обыкновенной бурозубки. В некоторые годы на горе Яныпупунер обилие серых полевков достигало 133.4 экз. на 100 кон.-сут, при этом их доля в общих сборах увеличивалась до 31.7%.

Крот в силу своего образа жизни случайно попадает в ловчие канавки. Тем не менее показатели

его уловистости могут служить косвенной оценкой численности данного вида. В рассматриваемых равнинных районах в учетах канавками он очень редок (0.3–0.7 экз. на 100 кон.-сут), а на восточном макросклоне Урала в уловах отсутствовал. В Печоро-Илычском заповеднике его относительная численность в горах достигает 10.7 экз. на 100 кон.-сут, а доля вида 4.3%. Размещение крота по территории во многом зависит от обилия дождевых червей в почвах. На восточном макросклоне преобладают маломощные щебенчатые подзолистые почвы, в которых дождевых червей мало. На западных склонах Урала в верхней части горно-лесного и подгольцовом поясе формируются более плодородные почвы – перегнойные, подбуры и буроземы, богатые дождевыми червями, обилие которых может достигать 80 экз/м<sup>2</sup> (Смирнова и др., 2007).

Другой важной особенностью населения мелких млекопитающих горного района Печоро-Илычского заповедника является относительно высокая численность водяной полевки. На горе Яныпунер она составляет 12 экз. на 100 кон.-сут (4.8% в уловах). В некоторые годы ее обилие увеличивалось здесь до 41.8 экз. на 100 кон.-сут, а удельный вес возрастал до 38.1%. В такие годы водяная полевка была обычна в травяных местообитаниях разных высотных поясов. Встречалась в небольшом количестве и в горных тундрах. В заповеднике “Денежкин Камень” и на сопредельных равнинах это редкий вид.

Суммарная численность лесных полевок на западном макросклоне Северного Урала значительно выше, чем на восточных склонах: средние показатели обилия составляют соответственно 32.7 и 11.9 экз. на 100 кон.-сут. Среди этой группы животных красная полевка занимает первое место. Низкие показатели численности красно-серой полевки объясняются тем, что, будучи на Урале петрофильным видом, она наиболее плотно заселяет каменистые россыпи (Большаков, 1969), в которых ловчие канавки отсутствовали. В других биотопах она малочисленна. Распространение рыжей полевки связано с травянистыми растительными сообществами. Поэтому ее численность коррелирует с площадью этих местообитаний – она максимальна в горном районе Печоро-Илычского заповедника и уменьшается к западу и востоку. Удельный вес лесных полевок в равнинных районах превышает этот показатель для серых полевок, что характерно и для восточных склонов Северного Урала. Красная полевка в уловах занимает здесь третье место среди всех видов мелких млекопитающих. Однако на горе Яныпунер доля лесных полевок по сравнению с серыми полками уменьшается, и красная полевка перемещается уже на пятое место.

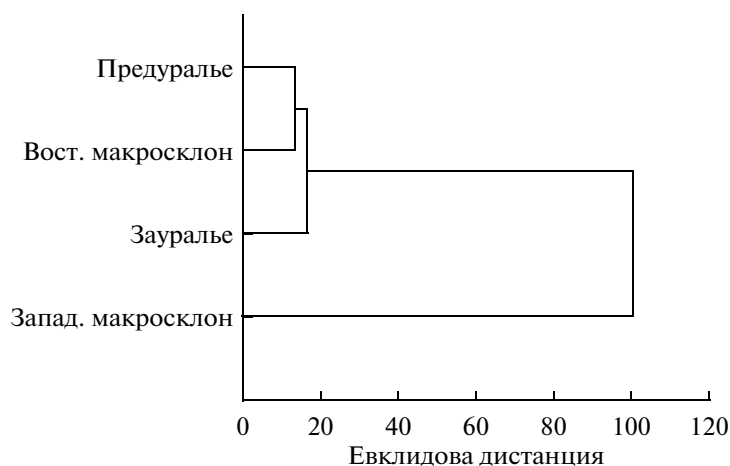
Вместе с тем в населении мелких млекопитающих обоих макросклонов Урала наблюдается и

некоторое сходство, что отличает эти горные районы от прилегающих равнин. Оно заключается в том, что обилие таких видов, как равнозубая бурозубка и лесная мышовка, в горах выше, чем на равнине. Но и в этом случае показатели численности видов в горном районе Печоро-Илычского заповедника были выше, чем в заповеднике “Денежкин Камень”. Так, обилие равнозубой бурозубки в первом заповеднике составляет в среднем 25.2 экз., во втором – 6.5 экз., а в равнинных районах не превышает 1.0 экз. на 100 кон.-сут. На горе Яныпунер этот вид занимает третье место в суммарных уловах (10.1%), в заповеднике “Денежкин Камень” – четвертое (6.5%). Численность лесной мышовки на западных склонах Северного Урала в 4 раза превышает аналогичные показатели для восточных склонов, но при этом и на территории заповедника “Денежкин Камень” она является обычным видом. Обилие этого вида здесь в 2–3 раза выше, чем в равнинных районах.

Таким образом, соотношение видов в населении мелких млекопитающих разных склонов Северного Урала значительно различается, на что указывает и показатель разнообразия. Его значения максимальны для сообществ *Micromammalia* горного района Печоро-Илычского заповедника и минимальны для заповедника “Денежкин Камень”. Показатель разнообразия зависит от выравнивания в соотношении видов, которая оценивается по индексу редких видов. Его значения на западном макросклоне в 2 раза ниже, чем в равнинных районах и на восточных склонах. Это свидетельствует о высокой степени полидоминантности сообществ мелких млекопитающих горного района Печоро-Илычского заповедника. В то же время на восточном макросклоне Северного Урала происходит увеличение монодоминантности сообществ как землероек, так и грызунов, что сближает их с равнинными сообществами этих групп животных (Большаков и др., 1996).

Последнее подтверждают и результаты кластерного анализа (см. рисунок). Наиболее близкими по структуре населения животных оказались равнинные районы и восточные склоны Урала, которые сформировали один кластер. Значения евклидова расстояния изменялись между этими локалитетами от 16.2 до 26.0. Их сходство между собой заключается в относительно небольшой суммарной численности животных и большом удельном весе доминирующих видов. На большом расстоянии (различия в 3 раза) от этой группы обособились полидоминантные сообщества *Micromammalia* западных склонов Северного Урала.

Значительный вклад в различия структуры населения животных разных склонов вносят горно-лесной и подгольцовый пояса (табл. 2). Суммарная численность мелких млекопитающих в них выше, чем в горно-тундровом поясе. В горных лесах на обоих склонах в уловах преобладают, кроме



Дендрограмма различий населения мелких млекопитающих разных ландшафтных районов.

обыкновенной бурозубки, виды таежного комплекса — средняя бурозубка и красная полевка. Помимо них, в западной части в число доминантов входит и равнозубая бурозубка. В подгольцовом поясе на горе Денежкин Камень доминирующая роль лесных видов сохраняется (32.8%), тогда как на горе Яныпупунер их удельный вес уменьшается в 4.5 раза. Но здесь наибольшее преимущество

получают “лесо-луговые” виды — темная полевка, полевка-экономка, водяная полевка и крот: их доля составляет в уловах 30.1%, а на восточных склонах — всего лишь 1.3%. Население мелких млекопитающих горных тундр характеризуется наибольшим сходством. Оно заключается в преобладании в сообществах землероек: на западе они составляют 70%, а на востоке — 93.4%. В числе

**Таблица 2.** Соотношение видов мелких млекопитающих в высотных поясах (1–3) на разных макросклонах Северного Урала, %

Вид	Западный макросклон			Восточный макросклон		
	1	2	3	1	2	3
<i>Sorex araneus</i>	23.9	26.9	55.1	47.5	37.0	64.7
<i>Sorex isodon</i>	11.2	12.3	4.5	2.0	11.2	6.5
<i>Sorex tundrensis</i>	1.7	1.5	1.7	0.0	0.0	0.0
<i>Sorex caecutiens</i>	11.0	3.8	14.8	27.6	22.5	19.6
<i>Sorex minutus</i>	1.8	3.6	0.8	3.7	4.3	1.3
<i>Sorex minutissimus</i>	0.1	0.2	0.2	0.4	0.9	1.3
<i>Neomys fodiens</i>	0.4	0.7	0.4	0.3	0.2	0.0
<i>Talpa europaea</i>	1.9	5.7	0.6	0.0	0.0	0.0
<i>Myodes rutilus</i>	13.5	3.5	3.9	9.9	10.3	2.6
<i>Myodes glareolus</i>	6.3	4.2	4.7	4.3	1.5	1.3
<i>Myodes rufocanus</i>	1.6	0.8	0.2	0.8	0.8	0.6
<i>Microtus agrestis</i>	5.4	16.3	6.9	0.4	0.5	0.0
<i>Microtus oeconomus</i>	2.3	5.8	0.4	0.2	0.6	0.0
<i>Arvicola terrestris</i>	4.5	5.3	0.3	0.0	0.2	0.0
<i>Myopus schisticolor</i>	5.2	3.3	4.4	0.6	0.5	0.0
<i>Sicista betulina</i>	9.2	6.2	1.1	2.3	9.7	1.3
<i>Micromys minutus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6
Обилие, экз. 100 кон.-сут	280.2	294.6	170.7	83.2	123.7	68.0

Примечание. 1 — горно-лесной пояс, 2 — подгольцовый пояс, 3 — горно-тундровый пояс.

доминантов только два вида — обыкновенная и средняя бурозубки. Однако горные тундры восточной части более обеднены в видовом отношении.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структура населения мелких млекопитающих рассматриваемых горных районов, расположенных на разных макросклонах Северного Урала, существенно различается между собой. На западных склонах выше численность многих видов насекомыхоядных и грызунов, чем на восточных. Редких видов в первом районе всего четыре, тогда как во втором районе 10 видов. Серые полевки, водяная полевка и крот на западных склонах обычны, а в некоторые годы и многочисленны. На восточных склонах эти виды практически отсутствуют в уловах. Структура сообществ мелких млекопитающих восточного макросклона по многим показателям более сходна с равнинными сообществами животных.

Структурные различия в населении *Microtammalia* разных горных районов в значительной степени связаны с пространственной организацией растительного покрова. Известно, что “пейзажный узор” местности (число разных типов биотопов, их размеры и соотношение) во многом определяет уровень обилия того или иного вида. Экосистемы западного макросклона по уровню структурного и таксономического разнообразия являются уникальными для территории Европейского Севера (Смирнова и др., 2011). На прилегающих равнинах и восточных склонах Урала распространены более обедненные местообитания.

Работа поддержана проектом Программы Президиума РАН “Видовое, ценогическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми”” (№ 12-П-4-1018).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.  
*Бердюгин К.И.* Фауна грызунов Приполярного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 79–89.  
*Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Калинин А.А.* и др. Видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих в градиенте климатических и биотических условий // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 4. С. 409–416.  
*Большаков В.Н.* К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопр. эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 28–36.  
*Большаков В.Н., Васильев А.Г., Шарова Л.П.* Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae). Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. 268 с.  
*Борякова Е.Е., Мельник С.А., Сизова О.Н.* Растительный покров и распределение мелких млекопитающих в

условиях Нижегородского Предволжья // Вестн. ННГУ им. Н.И. Лобачевского. 2010. № 2(2). С. 376–382.

*Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорий Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.

*Дегтева С.В.* Растительность ключевого участка в верховьях р. Печоры // Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 96–174.

*Животовский Л.А.* Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.

*Казанцева М.Н., Казанцев Ю.В.* Материалы к изучению растительного покрова Уральских гор в пределах Ханты-Мансийского автономного округа // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. № 10. С. 37–78.

*Куликова И.Л., Большаков В.Н.* Мелкие млекопитающие техногенных районов Урала // Фауна Урала и прилегающих территорий. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1984. С. 3–19.

*Рамазанова Ф.Р.* Население мелких млекопитающих заповедника “Малая Сосьва” // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М., 1984. С. 24–32.

Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.

*Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А.* и др. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67–78.

*Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Биоразнообразие и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шезимопечорского и Большепорожного ботанико-географических районов Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 28–47.

*Трушкова М.А.* Структура сообществ мелких млекопитающих в ландшафтах различного ранга (на примере Нижегородского Поволжья): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2011. 26 с.

Урал и Приуралье. М., 1968. 461 с. (Природные условия и естественные ресурсы СССР).

*Шарова Л.П.* Фауна землероек Урала и прилегающих территорий // Экология млекопитающих Уральских гор: Сб. научн. трудов. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 3–51.

*Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г.* Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (на примере Валдайской возвышенности). М.: Наука, 1992. 127 с.

*Bowers M.A., Matter S.F.* Landscape ecology of mammals: Relationships between density and patch size // J. Mammal. 1997. V. 78(4). P. 999–1013.

*Delattre P., Giraudoux P., Baudry J.* et al. Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales // Landscape Ecology. 1996. V. 11(5). P. 279–288.

*Ecke F.* Effects of landscape patterns on small mammal abundance. Luleå: Luleå univ. Technol., 2003. 25 p. Режим доступа: <http://epubl.ltu.se/1402-1544/2003/30/LTU-DT-0330-SE.pdf>

*Manning A.D., Lindenmayer D.B., Nix H.A.* Continua and Umwelt: novel perspectives on viewing landscapes // Oikos. 2004. V. 104(3). P. 621–628.

*Tews J., Brose U., Grimm V.* et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures // J. Biogeogr. 2004. V. 31(1). P. 79–92.