

ПОСЛЕДСТВИЯ УЧЕТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕТОДОМ БЕЗВОЗВРАТНОГО ИЗЪЯТИЯ

© 2019 г. А. А. Калинин^а, *

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Россия 119071 Москва, ул. Вавилова, 34

*e-mail: benguan@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.06.2018 г.

После доработки 25.06.2018 г.

Принята к публикации 03.07.2018 г.

Приведены результаты экспериментов по влиянию вылова линиями ловушек Геро на плотность оседлого населения и уровень дисперсии лесных полевков и землероек-бурозубок. Расчеты показателей плотности и дисперсии проводили при учетах живоловками до вылова и непосредственно после его окончания. Плотность оседлого населения после вылова определялась не только выжившими животными, но и вновь появившимися в течение нескольких первых дней. При локальном снижении численности дисперсия увеличилась. Показатели дисперсии, полученные методом длительного изъятия, могут быть завышены.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, численность, дисперсия, индивидуальное мечение, популяционная плотность

DOI: 10.1134/S0367059719030053

Дисперсия – важнейший фактор для обеспечения жизнеспособности популяции в гетерогенной среде. За счет дисперсии осуществляется перераспределение особей в пространстве и освоение всей доступной территории. Дисперсия является ключевым элементом в понимании многих демографических процессов, носит междисциплинарный характер и объединяет области экологии, генетики, этологии и эволюции [1–3]. Логистические трудности не позволяют детально изучить расселение многих видов, однако включение нереалистичных предположений о дисперсии в пространственных популяционных моделях может привести к неточным и дорогостоящим прогнозам [4]. О дисперсии животных на уровне как отдельных особей, так и сообщества мало известно, что во многом связано с трудностями в изучении отдельных перемещений в соответствующем пространственно-временном масштабе и приводит к разрыву между прямым изучением расселения и теоретическим пониманием этого процесса [5]. Дисперсия трудно учитывается количественно и часто рассматривается как чисто стохастический процесс. Следовательно, остается неопределенность относительно того, как отдельные факторы влияют на дисперсию и их экологические последствия [6]. Эмпирические доказательства отстают от теоретических событий и

слишком много теорий остаются не обеспеченными данными [7].

В анализируемое понятие неизбежно попадает целый ряд разнородных событий, которые и по проявлению, и по результату могут различаться [8, 9]. Основой любого исследования расселения является концепция домашнего участка. W.H. Burt [10] считал домашний участок “той областью, в которой особь совершает обычные действия по сбору пищи, спариванию и уходу за молодыми”. Такое пространство обычно рассматривают как участок обитания, а особь, обитающую на этой территории, как оседлую или резидентную. Обычно дисперсию определяют как движение особи от места рождения к месту воспроизводства (натальное расселение) или движение между последовательными местами воспроизводства (расселение после размножения) [11, 12]. Существует несколько неоднозначных видов тесно связанных между собой перемещений: кочевой образ жизни, исследования (краткосрочные экскурсии) и сдвиги участков. Эти три типа поведения, очевидно, тесно связаны с расселением, и в совокупности их можно назвать “псевдорасселением” (quasi-dispersal) [1]. Такая сборная группа характеризуется непредсказуемостью посещения той или иной точки пространства в отличие от оседлых особей, участки которых привязаны к определенной территории. Таких животных было предложено объеди-

нить под общим понятием “нерезиденты” [9, 13], противопоставляя эту группу оседлым особям, резидентам, находящимся в пределах своего участка. Мы используем оба термина: говоря о “нерезидентах”, имеем в виду любую особь, находящуюся за пределами своего домашнего участка, а под термином дисперсия (расселение) подразумеваем именно переселенцев, находящихся в процессе поиска или смены участка.

Широко используемый метод получения данных о дисперсии – зачистка территории с последующим контролем освобожденной площади [14–18 и др.]. Поскольку восстановление популяций после внезапного краха, независимо от того, вызван он естественными или искусственными причинами, происходит за счет выжившего населения или иммиграции [19], предполагается, что после уничтожения оседлого населения пойманные впоследствии особи являются переселенцами (диспергаторами). В зависимости от особенностей видов (социальная организация, доля нерезидентов в популяции) сроки восстановления численности оседлого населения могут существенно меняться [9, 20, 21], при этом считается, что быстрое восстановление численности происходит именно за счет дисперсии [20, 21]. Однако этот метод создает несколько источников ошибок, включая неполный вылов резидентов, расширение краевых участков, привлечение зверьков во время экскурсий и различную судьбу колонизаторов в освобожденном и ненарушенном районах [1, 8].

Изучение дисперсии при безвозвратном изъятии проводили как на площадках [14–18, 22], так и на линиях ловушек [23–26]. Существуют количественные методы анализа, позволяющие по результатам многосуточного отлова мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия оценивать интенсивность миграционного потока и исходную численность резидентных особей на этой территории [23–27]. Идея такого расчета заключена в том, что предполагается рассматривать суточный улов как сумму улова резидентных и нерезидентных особей. После того, как резиденты выловлены, величина улова определяется лишь посещением облавливаемого пространства нерезидентными особями. Показано [27], что количество нерезидентов у рыжих полевок не увеличивается в ходе вылова, и иммиграция не инициируется “социальным вакуумом”.

В большинстве работ либо прямо декларируется, либо подразумевается, что дисперсия на контрольных и депопулированных территориях остается неизменной, хотя в ряде случаев было показано, что есть различия между животными, оседающими на освобожденных и контрольных площадках [22, 28]. Практически нет работ, оценивающих дисперсию до освобождения террито-

рии от резидентов и после. Поскольку сама методика оценки дисперсии методом “пустого пространства” может оказывать влияние на величину изучаемого явления, необходимо иметь сравнительные данные либо для аналогичных контрольных территорий, на которых не проводили изъятие, либо для той же территории до и после изъятия.

В данной работе мы рассматриваем последствия локального снижения численности в поселениях мелких млекопитающих лесной зоны при вылове линиями плашек. Плотность оседлого населения и величину нерезидентной активности оценивали до начала учетов и непосредственно после. Быстрое восстановление численности на депопулированных территориях происходит за счет дисперсии, являющейся частью общей нерезидентной активности. В качестве нулевой гипотезы предполагается, что дисперсия на всем популяционном пространстве постоянна и не зависит от локального снижения плотности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Илыч на участке между впадением притоков Б. Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.) в августе 2015–2017 гг. Учетные линии располагали по ветровальному вывалу возрастом 15–17 лет на месте ельника с примесью пихты и кедра с развитым травяно-кустарничковым покровом, в настоящее время зарастающего елово-пихтовым и березовым подростом. При учете с безвозвратным изъятием использовали малые металлические плашки (ловушки Геро) с трапиком. Приманка – ржаной хлеб с нерафинированным растительным маслом. Оценка плотности и нерезидентной активности проводили на линиях живоловок. Использовали трапиковые беспружинные живоловки, которые позволяют отлавливать весь комплекс видов мелких млекопитающих, включая насекомоядных [29]. В качестве приманки служили несколько зерен крупы геркулес, смоченных нерафинированным растительным маслом. Живоловки устанавливали в линию, расчет показателей плотности оседлого населения (особей/га) и уровня нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек) при мечении на линиях живоловок проводили по описанной ранее методике [30].

В основу расчетов положена аппроксимация вероятности нахождения особи на индивидуальном участке двумерным нормальным распределением при случайном размещении участков в пространстве. Особей с единичными поимками сверх ожидаемого количества при наличии только оседлого населения считали нерезидентами. Ранее было показано соответствие расчетных показателей плотности с прямыми учетами на площадке мечения [31] и высокие значимые корреля-

ции динамики нерезидентной активности при расчетах на линиях живоловок с другими способами оценки нерезидентности [30]. Поскольку размеры участков у разных видов и половозрастных групп различны, расчеты проводили для них отдельно с дальнейшим суммированием показателей для каждого вида.

Дизайн эксперимента включал:

1. Учет живоловками на линиях. Живоловки выставляли в 2 линии по 50 шт., расстояние между линиями 30 м, между ловушками 7.5 м. Проверки проводили в светлое время суток через 1.5 ч, два раза подряд, затем ловушки оставляли до следующего дня ненастороженными, доступными для посещения животными [32]. Продолжительность учета 6–8 дней.

2. Учет методом безвозвратного изъятия на линиях плашек. Плашки выставляли по тем же линиям, что и живоловки, с интервалом 5 м между ловушками, всего выставлено 2 линии по 75 ловушек. Продолжительность учета 2 сут.

3. Повторение учета живоловками на линиях. Начало работы на следующий день после окончания учета плашками. Продолжительность учета 4–7 дней.

За 3 года проведено 3 эксперимента в сезонный максимум численности, за весь период работ отмечено 614 особей мелких млекопитающих 8 видов. Из них 4 вида – красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) и средняя бурозубка (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) – отмечены во всех сессиях учетов и дали в сумме 97.6% поимок. По этим видам получен достаточный статистический материал, и именно они рассматриваются в настоящей работе. Таким образом, имеются данные по 4 видам за 3 учетные сессии (всего 12 точек). Сравнивали средние показатели (плотность оседлого населения и нерезидентная активность) за все время без учета вида ($N = 12$) и отдельно лесных полевок и землероек-бурозубок ($N = 6$).

Все выборки сравнивали с нормальным распределением тестом Шапиро–Уилкса (Shapiro-Wilk's W test) и проверяли на равенство дисперсий (гомогенность) тестом Левена (Levene's test). Распределения во всех выборках не отличались от нормального (тест Шапиро–Уилкса $p > 0.05$), но были скошены вправо. При этом в некоторых выборках отмечено неравенство дисперсий (тест Левена $p < 0.05$). Поскольку размеры выборок малы, сравнение двух связанных групп проводили по критерию Вилкоксона (Wilcoxon matched pair test). Частотный анализ выполняли с помощью точного критерия Фишера (Fisher exact test). Значение среднего приводится с показателями стандартного отклонения ($\text{Mean} \pm \text{SD}$). Для всех статистических тестов принятие нулевой гипотезы

или альтернативной проводили при уровне значимости $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменения таких основных показателей, как плотность оседлого населения, индекс нерезидентной активности и уловистость на 100 ловушко-суток за период проведения эксперимента, у массовых видов не превышали двукратных значений. Основные результаты учетов приведены в табл. 1. В среднем за 3 года общая плотность оседлого населения (до начала вылова) для всех видов составила 12.3 ± 1.7 особей/га, нерезидентная активность – 1.9 ± 0.6 особей на 100 ловушек за проверку, а уловистость в плашках – 27.9 ± 6.3 особей на 100 ловушко-суток. В районе проведения работ во всех биотопах красная полевка доминировала – по данным отловов в плашки в августе в среднем за 11 сезонов ее доля в уловах составляла 58%. Обыкновенная бурозубка в уловах плашками всегда превышала показатели средней бурозубки, и они были значительно ниже, чем у полевок [33].

При проведении учетов плашками значительная часть населения, отмеченная до начала учета (в первой сессии), была выловлена. В среднем во всех экспериментах отловлено 63% от ранее помеченных особей, причем отлавливали преимущественно оседлых животных, постоянно находящихся на данной территории. Нерезидентные зверьки, отмечаемые на линиях живоловок лишь единичными поимками, в течение короткого времени покидали зону мечения и в учеты плашками не попадали. При этом в давилках 47% составили зверьки без меток – это преимущественно нерезидентные особи, в период проведения учетов посетившие данную территорию. Изменение плотности оседлого населения до и после проведения учетов плашками представлено на рис. 1. В результате вылова плотность оседлого населения для всех видов (в среднем за 3 года) достоверно снизилась с 12.3 ± 1.7 ос/га до 4.5 ± 1.0 (критерий Вилкоксона $N = 12$; $Z = 2.8$, $p = 0.005$). Снижение общей плотности произошло преимущественно за счет лесных полевок (8.7 ± 2.2 и 2.0 ± 0.9 ос/га, $N = 6$; $Z = 2.2$, $p = 0.03$), в то время как снижение плотности оседлого населения у землероек недостоверно (3.7 ± 0.7 и 2.4 ± 0.3 ос/га, $N = 6$; $Z = 1.57$, $p = 0.11$). Такое неравномерное уменьшение плотности может быть связано с избирательностью орудий лова по отношению к разным видам. Обращает на себя внимание то, что при учете давилками доля ранее меченых полевок была несколько выше, чем у землероек. Всего отловлено 73.4% от ранее помеченных полевок и 47% землероек, разница по точному критерию Фишера близка к достоверной ($p = 0.065$). Плашки для землероек, особенно мелких видов, являются неспецифиче-

Таблица 1. Результаты учетов на экспериментальных линиях

Вид	Год	Сессия 1.			Сессия 2.			Сессия 3.			
		Учет на линиях живоловок			Учет на линиях плашек			Учет на линиях живоловок			
		всего особей	плотность*	нерезидентность**	всего особей	численность***	меченых в сессии 1, %	всего особей	плотность*	нерезидентность**	меченых в сессии 1, %
<i>C. rutilus</i>	2015	25	5.04	0.50	34	11.3	88.0	18	1.44	1.63	5.5
	2016	30	6.01	1.00	36	12.0	56.7	21	2.87	1.30	19.0
	2017	47	9.28	1.00	58	19.3	80.9	12	0.96	0.71	0.0
<i>C. glareolus</i>	2015	10	2.84	0.06	10	3.3	60.0	6	0.15	0.75	33.3
	2016	9	0.95	0.50	26	8.7	77.8	6	0.23	0.60	0.0
	2017	7	1.89	0.01	6	2.0	57.1	3	0.47	0.14	0.0
<i>S. araneus</i>	2015	16	1.93	0.69	13	4.3	31.3	14	1.93	1.25	21.4
	2016	24	3.54	0.58	24	8.0	62.5	15	1.61	1.20	6.7
	2017	30	2.95	1.21	27	9.0	50.0	31	2.54	1.36	19.3
<i>S. caecutiens</i>	2015	6	1.41	0.06	5	1.7	50.0	2	0.15	0.13	50.0
	2016	4	0.94	0.17	9	3.0	0.0	7	0.94	0.50	14.3
	2017	3	0.23	0.07	3	1.0	33.3	2	0.15	0.14	0.0

* Плотность оседлых особей (ос./га).

** Индекс нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек).

*** Результаты учета плашками (особей на 100 ловушко-суток).

ским орудием лова, и доля этих видов в учетах обычно занижена [32, 34].

Среди оседлого населения, отмеченного после проведения вылова, 47.5% составили меченные

ранее особи (до вылова). У полевок этот показатель составил 38.9%, а у землероек – 54.5%, различия между этими группами по критерию Фишера недостоверны ($p = 0.36$). Таким образом, после локального снижения численности уже в первые дни появились новые особи, которых можно классифицировать как резидентов, и они составили около половины оседлого населения. Плотность оседлого населения после вылова определяется не только выжившими животными (остаточная плотность), но и вновь появившимися. Отметим, что новые оседлые звери появились в месте локального снижения плотности уже в течение нескольких первых дней после вылова.

Таким образом, в нашем эксперименте показано очень быстрое начало восстановления оседлого населения. Восстановление населения в местах локального снижения плотности у разных видов может проходить в разные сроки, иногда очень длительные [19, 21]. Скорость восстановления популяции зависит от принадлежности вида к той или иной функциональной группе [20]. В зависимости от доли нерезидентного населения и скорости восстановления численности выделяются “восстанавливающий” и “контролирующий” типы функционирования [9]. Отметим,

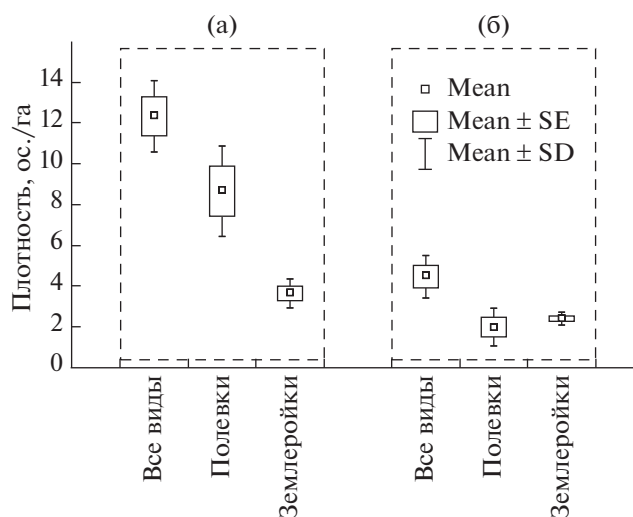


Рис. 1. Плотность оседлого населения до вылова с изъятием (а) и после (б).

что все три серии экспериментов проводили в августе, в период максимальной численности и максимальных показателей дисперсии [35]. Сроки восстановления плотности оседлого населения для тех же видов при проведении изъятия в другие сезоны могут существенно отличаться.

Появление оседлого населения на освобожденных территориях может проходить либо за счет смещения (или расширения) краевых участков, либо в результате дисперсии. В нашем эксперименте невозможно различить эти два процесса, но в большинстве работ, посвященных заселению освобожденной территории, показано [14, 27], что заселение происходит не путем расширения или смещения краевых участков, а преимущественно за счет дальних переселенцев.

Уровень нерезидентной активности определяли при учетах на линиях живоловок как превышение количества единичных поимок над расчетным уровнем при наличии только оседлого населения. Проведено сравнение уровня нерезидентной активности массовых видов мелких млекопитающих до начала вылова плашками и непосредственно после. Промежуток между этими двумя учетами составил 2 сут (вылов плашками), поэтому изменением естественного уровня дисперсии в популяции за такой короткий промежуток времени можно пренебречь. Изменения нерезидентной активности (в среднем за 3 года) в результате вылова на линиях представлены на рис. 2. После учета плашками и снижения плотности оседлого населения уровень нерезидентной активности значительно вырос. В целом для всех видов показано достоверное (критерий Вилкоксона) увеличение этого показателя с 1.9 ± 0.6 особей на проверку в расчете на 100 ловушек до 3.3 ± 0.8 ($N = 12$; $Z = 2.59$, $p = 0.01$), при этом увеличение нерезидентной активности у землероек с 0.9 ± 0.3 до 1.5 ± 0.2 достоверно ($N = 6$; $Z = 2.2$, $p = 0.028$), а у полевок — с 1.0 ± 0.5 до 1.7 ± 0.8 , что близко к достоверному ($N = 6$; $Z = 1.83$, $p = 0.068$). Эти данные показывают, что при локальном снижении численности нерезидентная активность увеличивается.

Нулевая гипотеза о постоянстве уровня дисперсии в экспериментах по депопулированию территорий отвергается. На территориях, освобожденных от коренного населения, количество зверьков, классифицируемых как “нерезиденты”, возрастает. Скорее всего, такое увеличение происходит не за счет общего возрастания нерезидентной активности во всем районе вокруг области изъятия, а за счет накопления нерезидентов в месте локального снижения плотности. “Социальный вакуум”, возникающий на такой территории, вызывает задерживание (аккумуляцию) нерезидентов, при этом часть из них может оставаться и переходить к оседлому образу жизни.

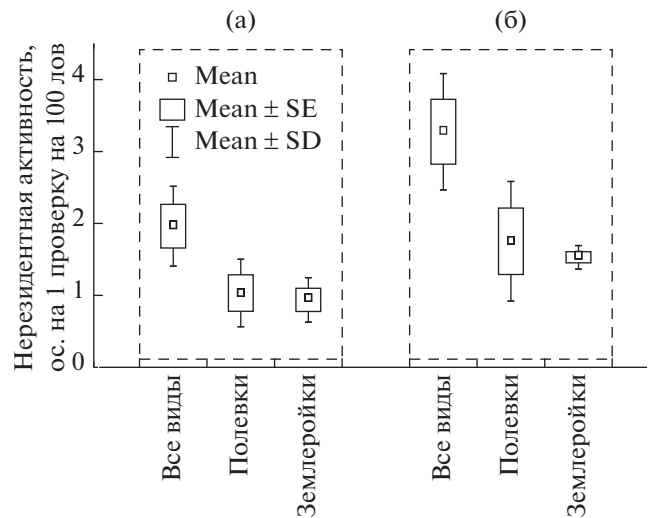


Рис. 2. Индекс нерезидентной активности до вылова с изъятием (а) и после (б).

Декларация постоянства дисперсии при изъятии обычно не проверяется реальными экспериментами. При практической проверке результатов вылова [27] авторы приходят к выводу, что иммиграция постоянна и не инициируется изъятием. Нужно отметить, что в данной работе сравнивали гипотезу постоянства дисперсии с альтернативной гипотезой отсутствия дисперсии до начала изъятия, при этом получены результаты ближе к постоянству дисперсии. В нашей работе мы в качестве альтернативной гипотезы рассматривали количественное изменение уровня нерезидентной активности в местах локального снижения плотности. Нерезидентные особи постоянно присутствуют в популяции, но в месте вылова отмечен рост этого показателя по сравнению с нормой. Увеличение дисперсии приводит к быстрому заселению освобожденной территории и восстановлению плотности оседлого населения.

Возможность увеличения дисперсии, спровоцированного локальным снижением плотности, требует осторожного отношения к показателям дисперсии, полученным методом “пустого пространства”. После зачистки территории от оседлого населения как на площадках, так и на линиях длительного вылова при дальнейшем контроле освобожденной площади полученные показатели дисперсии могут быть завышены по сравнению с интактными участками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Lidicker W.Z., Stenseth N.C.* To disperse or not to disperse: who does it and why? // *Animal dispersal: small mammals as a model*. Ed. Stenseth N.C., Lidicker W.Z. London: Chapman & Hall., 1992. P. 21–36.

2. Clobert J., Galliard L., Cote J. et al. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // Ecology Letters. 2009. V. 12. № 3. P. 197–209.
3. Zera A. J., Brisson J.A. Quantitative, physiological, and molecular genetics of dispersal and migration // Dispersal Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 63–82.
4. Bowler D.E., Benton T.G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biol. Rev. 2005. V. 80. P. 205–225.
5. Jönsson K.A., Tøttrup A.P., Borregaard M.K. et al. Tracking animal dispersal: from individual movement to community assembly and global range dynamics // Trends in Ecology & Evolution. 2016. V. 31. № 3. P. 204–214.
6. Lowe W.H., McPeck M.A. Is dispersal neutral? // Trends in Ecology & Evolution. 2014. V. 29. № 8. P. 444–450.
7. Lambin X., Le Bouille D., Oliver M.K. et al. High connectivity despite high fragmentation: iterated dispersal in a vertebrate metapopulation // Dispersal Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 405–412.
8. Lidicker W.Z. Dispersal // Biology of the new world *Microtus*. Special Publication. Lawrence, Kansas: American Society of Mammalogists, 1985. № 8. P. 420–454.
9. Щипанов Н.А., Куцов А.В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи соврем. биол. 2004. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
10. Burt W.H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. 1943. V. 24. P. 346–352.
11. Greenwood P.J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // Animal Behaviour. 1980. V. 28. № 4. P. 1140–1162.
12. Matthysen E. Density-dependent dispersal in birds and mammals // Ecography. 2005. V. 28. № 3. P. 403–416.
13. Щипанов Н.А., Куцов А.В., Демидова Т.Б. и др. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, *insectivora*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 3. С. 331–343.
14. Andrzejewski R., Wrocławek H. Settling by small rodents a terrain in which catching out had been performed; Zasiadlanie terenu odłowionego przez gryzonie // Acta Theriologica. 1962. V. 6. № 9. P. 257–274.
15. Myers J.H., Krebs C.J. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecological Monographs. 1971. V. 41. № 1. P. 53–78.
16. Krebs C.J., Wingate I., LeDuc J. et al. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* // Canad. J. of Zoology. 1976. V. 54. № 1. P. 79–95.
17. Verts B.J., Carraway L.N. Replacement in a population of *Perognathus parvus* subjected to removal trapping // J. of Mammalogy. 1986. V. 67. № 1. P. 201–205.
18. McGuire B., Oli M.K., Getz L.L. Effects of conspecific and heterospecific residents on patterns of immigration in two species of voles // Acta Theriologica. 2009. V. 54. № 4. P. 321–332.
19. Hein S., Jacob J. Recovery of small rodent populations after population collapse // Wildlife Research. 2015. V. 42. № 2. P. 108–118.
20. Щипанов Н.А. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
21. Shilova S.A., Tchabovsky A.V. Population response of rodents to control with rodenticides // Current Zoology. 2009. V. 55. № 2. P. 81–91.
22. Schieck J.O., Millar J.S. Can removal areas be used to assess dispersal of red-backed voles? // Canad. J. of Zoology. 1987. V. 65. № 11. P. 2575–2578.
23. Kozakiewicz M. Migratory tendencies in population of bank voles and description of migrants // Acta Theriologica. 1976. V. 21. № 24. P. 321–338.
24. Лукьянов О.А. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в односторонние ловушки // Экология. 1989. № 2. С. 32–41.
25. Лукьянов О.А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. № 6. С. 36–47.
26. Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. № 5. С. 113–124.
27. Щипанов Н.А., Ляпина М.Г. Оценка обилия оседлого населения и величины иммиграции методом безвозвратного изъятия рыжих полевков (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 747–758.
28. Dobson F.S. An experimental examination of an artificial dispersal sink // J. of Mammalogy. 1981. V. 62. № 1. P. 74–81.
29. Щипанов Н.А. К экологии малой белозубки (*Crocidaura suaveolens*) // Зоол. журн. 1986. Т. 66. № 7. С. 1051–1060.
30. Калинин А.А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 6. С. 759–768.
31. Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Куцов А.В. и др. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 4. С. 474–485.
32. Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 362–371.
33. Куприянова И.Ф., Калинин А.А. Сравнение различных показателей численности мелких млекопитающих // Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2015. Вып. 17. С. 113–115.
34. Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1964. Вып. 39. 87 с.
35. Калинин А.А., Демидова Т.Б., Олейниченко В.Ю., Щипанов Н.А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 2. С. 218–225.