

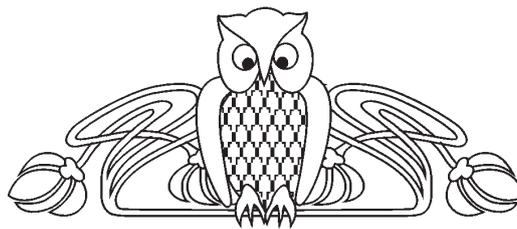


УДК 591.5

АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ-ФИТОФАГОВ В РАЗЛИЧНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Е. Н. Пилипко

Вологодская государственная молочнохозяйственная академия
имени Н. В. Верещагина
E-mail: Karlovna@ukr.net



Целью статьи являлся сбор и анализ литературного материала многих исследователей о трофической деятельности млекопитающих-фитофагов. Дана характеристика кормовой базы животных-фитофагов. Основной акцент в собранном материале был сделан на копытных животных, в частности на лося, как самого крупного дендрофага лесных биогеоценозов России. В результате проведенного анализа собранного материала было показано влияние животных на растительность, указана реакция отчуждению древесно-кустарниковых видов, являющихся основной кормовой базой фитофагов. Также нами были приведены некоторые личные исследования по кормовой базе лося, такие как процентное соотношение древесных пород в качестве кормов и тяготение лося к конкретным кормовым угодьям, в частности к зарастающим вырубкам.

Ключевые слова: фитофаги, дендрофаги, фитомасса, средо-преобразующая деятельность, трофика.

The Analysis of Phytophagous Mammals Trophic Activity in Different Biocenoses

E. N. Pilipko

The aim of the item is to collect and analyse the literature material of many researchers on trophic activity of phytophagous mammals. The characteristic of phytophagous animals' feeding base has been given. The main emphasis in the collected material was put on ungulates, in particular on the elk as the largest dendrophage (wood-eating animal) of forest biocenoses in Russia. As a result of analysing the collected material the animals' influence on plants has been shown, the alienation reaction of tree and bush species which are the main feeding base of phytophages has been indicated. We also present some personal researches on the elk's feed base such as the percentage of tree species in the quality of feeds and the attraction of the elk to certain pastures, to overgrown cutting sites in particular.

Key words: phytophages, dendrophages, phytomass, environment-transforming activity, trophic.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-439-444

Основа жизнеспособности любых живых организмов – поддержание положительного энергетического и материального баланса, который складывается из соотношения двух составляющих: потребления организмом материальных и энергетических ресурсов (питание) и их расхода на жизнедеятельность (метаболизм). Если закономерности метаболизма, его интенсив-

ности, зависимости от условий среды обитания и биологических особенностей организма в отношении гомойотермных животных (птиц и млекопитающих) к настоящему времени хорошо изучены [1, 2 и др.], то знания обеспеченности животных материальными и энергетическими ресурсами и в целом питания как основы энергетического баланса остаются в отечественной зоологии и экологии животных на более низком уровне. До сих пор сохранились представления, что разнообразие потребляемых в пищу видов растений и большие общие запасы фитомассы, превышающие потребности растительноядных млекопитающих в корме, свидетельствует об их неограниченной обеспеченности пищей и независимости их состояния от динамики кормовых запасов. На самом деле отношения животных с кормовыми ресурсами носят более сложный и напряженный характер, а суждения о неограниченной обеспеченности пищей далеки от реальности [3].

Важнейшей функциональной особенностью животного населения является трофический тип средообразующей деятельности. Трофика и трофические связи обуславливают материально-энергетический поток, биологический круговорот и продукционные процессы в экосистемах. Этот тип деятельности является всеобщим, универсальным, всеобъемлющим и охватывает все биотические элементы [4]. Поэтому среди проблем современной экологии и функциональной зоологии изучение воздействия трофики на различные биотические компоненты в экосистеме имеет важное значение как с теоретической, так и с практической точки зрения. Среди массовых фитофагов заметная роль принадлежит высшим гетеротрофам – млекопитающим. Поэтому они являются объектами пристального изучения многих экологов и зоологов [1–35].

Первые исследования по изучению трофики млекопитающих были посвящены определению степени «вредности» фитофагов. В последующем главное внимание было обращено на тро-



фическую роль этой группы [4, 5]. В настоящее время трофика интересует исследователей как основной экологический регулятор в биогеоэкологических процессах и как средообразующий фактор в различных функциональных проявлениях системы [6–12].

Исследования, направленные на оценку влияния животных-фитофагов на растительность, остаются одним из приоритетных направлений в экологии. За последние 30 лет значительно возросло число работ, касающихся устойчивости растительности к воздействию фитофагов [5]. Однако результаты исследований, как правило, противоречивы и проблема до сих пор остается нерешенной. Известно, что растительность неодинаково реагирует на изъятие фитомассы (или ее части), поэтому возможно как положительное, так и отрицательное влияние фитофагов на ее продуктивность. Устойчивость к отчуждению свойственна не только травянистым растениям, но и некоторым древесно-кустарниковым видам [11, 13–15].

Взаимосвязь млекопитающих-фитофагов с растительностью представляет теоретический и практический интерес. Различные аспекты этой проблемы отражены в многочисленных публикациях отечественных и зарубежных исследований [3–6, 16–23].

По мнению В. Л. Булахова [4], млекопитающие-фитофаги являются важным биотическим элементом экосистем. По величине общего изъятия фитомассы трофическая деятельность млекопитающих не представляет угрозы для общего состояния лесных экосистем в степи. По сравнению с фитофагами-беспозвоночными это изъятие на два порядка ниже. Суммарные потери под трофическим прессом всех фитофагов (беспозвоночных и позвоночных) не превышают 10% первичной продукции, что по общему представлению является типичным естественным процессом. Нанесение определенного ущерба млекопитающими всходам и молодой поросли компенсируется средообразующей деятельностью млекопитающих, значительно повышающей эффективность лесовозобновления, например, такой как экскреторная и роющая [4]. Основными потребителями полноценных травянистых и веточно-древесных кормов (свежей зелени, сухого сена, побегов и коры древесных растений) в разных биогеоценозах являются грызуны, зайцеобразные и копытные [24]. Данные корма богаты клетчаткой и питательными элементами.

По мнению В. Н. Трофимова и А. А. Мушниковой [25], одной из основных причин ослабления рекреационных ельников является

взаимодействие лось – ксилофаги – гнилевые болезни. Повреждение ельников прогрессировало вследствие превышения в 3 раза оптимальной численности животных и истощения основных запасов зимних кормов – ивы, осины, сосны и др. Далее будет происходить постоянное функционирование хронических очагов болезней и стволовых вредителей, накопление патологического отпада. Больше повреждаются смешанные и низкополнотные древостои, которые являются предпочтительными ремизами лося, а также культуры ели I класса возраста, где лось скусывает побеги. Однако максимальный ущерб связан с повреждением коры деревьев диаметром 12–24 см в насаждениях II–III классов возраста. При существующей плотности популяции лосей их трофические связи с древесно-кустарниковой растительностью оставляют заметный след в насаждениях древесных пород. Это выражается в нанесении разных видов повреждений. Древесные породы могут использоваться в питании до достижения ими высоты 3 м, толщина поедаемых побегов до 0,7–0,8 мм. Поврежденные экземпляры в большинстве своем остаются жизнеспособными, но имеет место снижение прироста [14]. В ослабленных насаждениях деревья с обдирами более $\frac{1}{2}$ окружности ствола и площадью обдира свыше 10 дм² погибнут в ближайшие 1–3 года. Деревья с повреждениями от $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{2}$ окружности ствола и площадью раны до 10 дм² усохнут в течение 5–10-летнего периода. Деревья с ранами до $\frac{1}{4}$ окружности и площадью погрыза менее 5 дм² сохраняют устойчивость [25].

У растений пустынь, в течение длительного времени подвергающихся воздействию травоядных животных, в самой их структуре выработался ряд приспособлений к выпасу. Эти приспособления проявляются в строении надземных органов (сильно изогнутых, колючих у кустарников), в расположении почек возобновления: базальное у полукустарников и приземное у трав; в способности побегов быстро возобновляться при объедании, в преобладании вегетативного размножения над семенными у многолетних трав [24].

При относительном разнообразии растительных кормов и выраженной полифагии отдельных видов тундровых млекопитающих-фитофагов складываются специфические рационы, состав которых зависит от сезона, продуктивности и характера растительного покрова используемых угодий, предпочтительности тех или иных кормовых растений, биологической ценности корма, общей абиотической обстановки и от других причин. Совокупность факторов, ограничиваю-



щих потребление различных групп растительных кормов и приводящих к изменениям рациона и трофического поведения животных, по мнению А. А. Тишкова, определяет общий уровень доступности корма – долю запаса (или продукции) фитомассы, которая в конкретный отрезок времени и на конкретном участке может быть использована животными в пищу. Доступность корма – понятие достаточно широкое, что связано с многообразием и зачастую контрастностью причин, ее обуславливающих [26]. А. А. Тишков различает зависимые и не зависимые от состояния популяции потребителя факторы ограничения доступности кормов. Кроме того, большую роль в определении степени воздействия животных на растительность играет непосредственная недоступность отдельных участков для животных при добывании корма.

Реакция растительного покрова на воздействие млекопитающих зависит от многих факторов, основными из которых следует признать: сроки, размеры, характер и периодичность стравливания, систематический и экобиоморфный состав сообщества, его положение в сукцессионном ряду, биологические свойства кормовых растений и др. [26]. Известно, например, что интенсивное размножение грызунов в тундре влечет за собой нарушение целостности растительности и почвенного покрова и заметно сказывается на мерзлотном режиме почвогрунтов. Восстановление вегетативных и формирование генеративных органов растений должно обеспечить «возвращение» экосистемы на «исходные позиции», иначе процесс изменения станет необратимым и начнется деградация растительного сообщества.

Обилие и доминирование растительноядных млекопитающих (копытных и грызунов) в аридных экосистемах подчеркиваются многими авторами, занимающимися данным направлением в исследовании. Так, например, по мнению В. В. Кучерука [24], полезное влияние зеленоядных млекопитающих состоит в уничтожении мертвых остатков растительности и в возникновении отавности. Отавностью называют способность травянистых растений восстанавливать более или менее энергично и полно массу надземных частей, отчуждаемых в результате поедания животными или при скашивании [27].

Эксперименты с одомашненными лосями показали, что в июне – августе лоси съедали 30–40 кг сырой растительной массы, в октябре – декабре – 15–20, а в апреле – 6–12 кг. Кормовая масса в желудках добытых летом лосей равна 42 кг, зимой – 32 кг, весной – 23 кг. С ноября по

март лоси ежесуточно съедают около 8,7–11,5 кг сырой растительной массы, в апреле ее потребление снижается до 7,5 кг, а к июлю возрастает до 35 кг [24].

В лесах Беларуси благодаря эффективной системе борьбы с браконьерством и проведению биотехнических мероприятий увеличивается численность растительноядных животных, в особенности копытных, и бобров. Наблюдаются значительные повреждения ценных насаждений (сосны, ели, дуба, осины, березы), в результате которых теряется древесная продуктивность. Ущерб, приносимый животными, достоверно не установлен. В 70-х гг. прошлого столетия при возросшей численности лося в Беларуси до 30 тыс. особей ущерб (повреждение сосновых молодняков) оценивался в 10 млн долларов США в год [19, 28]. Во многих лесхозах Беларуси прибегали к посадкам ели даже в условиях произрастания, не подходящих для нее. В ряде областей, в частности в Воронежской, за тот же период было уничтожено 60% созданных культур. Для снижения наносимого лосем ущерба ранее были рекомендованы различные способы защиты – механические, химические, биотехнические и т.д., которые до настоящего времени не дали ожидаемых результатов, что затруднило их применение, особенно в больших масштабах. На развитие нижних ярусов растительности, кроме сомкнутости древесного полога, влияют и другие факторы, в частности почвенное плодородие. Как правило, в насаждениях высших классов бонитета возрастает использование запасов корма. Данные свидетельствуют о неблагоприятной трофической обстановке для копытных в девственных лесах. В результате там эти животные оказывают на растительность незначительное воздействие [13].

На участках отмечаются следующие повреждения молодняка: лосем – обкусы боковых и центрального побегов и коры, оленем – погрызы коры, кабаном – завал и выпаживание сосенок в поисках личинок хруща. При создании лесных культур сосны не проводится обследование почв участков, предназначенных для посадки сосны, на заселенность майским хрущом. Отсюда массовые пороги кабаном, которые повреждают посадки [19]. Из всех охотничьих животных лоси оказывают наибольшее влияние на леса области. Это связано с тем, что в течение значительной части года основу питания их составляют древесно-веточные корма – побеги различных пород деревьев и кустарников. При этом за сутки в среднем лось потребляет 13–15 кг веточного корма. Численность популяции лосей в области



колеблется в разные годы от 30 до 40 тыс. особей. Таким образом, проблема есть, ее решение значительно как с точки зрения лесного, так и охотничьего хозяйства.

Необходимость охраны лесов от повреждений дикими копытными животными в нашей стране приобрела остроту в конце первого послевоенного десятилетия. Под воздействием копытных происходят определенные сукцессионные изменения, которые могут быть как положительными (нейтральными), так и нежелательными для лесоводства. Деятельность лосей вызывает смену пород в молодых насаждениях по лесосекам и гарям, изменяет ярусность формирующегося древостоя и в конечном счете определяет состав и качество господствующих пород [29]. При значительной плотности животные способны существенно вредить лесному хозяйству, нанося повреждение подросту и молодняку, нередко сводя на нет усилия лесоводов по лесовосстановлению [30]. Исследования в этой области не дают полного разрешения вопроса и поэтому требуют дальнейшего детального изучения. Необходима разработка мер по снижению отрицательного воздействия лося на процессы лесовосстановления.

На распределение диких копытных животных влияет множество факторов: пригодность для обитания участков леса, мозаичность лесных участков, под которой понимается соотношение покрытых и непокрытых лесной растительностью участков. На распределение лосей по территории оказывает также внимание такой климатический фактор, как снежный покров. В многоснежных районах он затрудняет не только передвижение зверей, но и добывание ими корма. Поэтому в районах со средней максимальной высотой снежного покрова более 70 см и продолжительной зимой лоси нередко совершают сезонные кочевки, уходя на зиму в места с менее глубоким снегом [31].

Участки леса с различными лесоводственно-таксационными показателями характеризуются различной привлекательностью для диких копытных животных. В выборе участка леса животными, несомненно, играют роль возраст, породный состав и полнота древостоя, а также густота подроста и подлеска. В результате взаимодействия различных факторов разные типы биогеоценозов имеют неодинаковую привлекательность для лося, что и определяет, в свою очередь, влияние диких копытных на лесовозобновление [30].

К. В. Смирнов определил тесную зависимость между долей повреждённого подроста и плотностью населения лося [30]. Степень негативного влияния копытных животных на

процесс лесовозобновления можно снизить с помощью биотехнических мероприятий в виде наличия подкормки, организации кормовых полей. Немаловажно также наличие на территории зарослей «кормовых пород» – ивы и молодняка осины и березы.

По данным Владышевского, массовый, легко доступный и наиболее питательный веточный корм животным может дать только подрост деревьев и кустарников [32]. Поэтому он повреждается особенно часто и сильно. У подростка древесно-кустарниковых пород копытные объедают кору, листья и почки, боковые и верхинные побеги [33]. Эти явления имеют большое биоценотическое значение. Существенное воздействие на структуру растительных сообществ копытные оказывают в период сукцессий, при формировании смешанных насаждений. Например, на вырубках и гарях в период их зарастания резко обостряется конкуренция между древесной и травянистой растительностью. В этом случае даже небольшое повреждение подростка может привести к значительному уменьшению его участия в формирующемся сообществе [32]. По данным Саблиной, диаметр веток, объедаемых лосем, достигает 30 мм. В сосновых культурах лоси наиболее часто скусывают или обламывают верхушки (59,3%), обгладывают кору в 34,1% случаев и объедают побеги – 6,6% [28]. Предельная высота участков коры, поврежденных лосем, составляет не более 2,5 м [34].

На вырубках ельников в первую очередь появляются осина и береза. Они защищают тенелюбивый, но боящийся морозов подрост ели. При нормальном развитии ель выходит в верхний ярус и вытесняет осину и березу. При активном воздействии лося этот процесс нарушается: лоси питаются преимущественно осинной и подавляют ее. Если повреждения, причиненные осине, незначительны и серьезно не влияют на ее рост (например, при невысокой плотности лося), то его деятельность нельзя рассматривать как вредную и негативно влияющую на взаимоотношения пород, формирующих древостой. При сильных поправах осина не может подняться выше 2–2,5 м и перестает служить укрытием подросту ели, которая начинает страдать от заморозков. Скорость ее роста замедляется. В то же время подрост березы животные почти не трогают. Береза не боится заморозков, и темп ее роста не меняется. Она достигает верхнего яруса древостоя, из которого выпадает осина. Если березы много, то она способна вместо осины создать необходимые условия для произрастания ели, в случае ее незначительного участия ель практически



не образует верхнего яруса древостоя. Так как в лесных насаждениях с возрастом происходит естественный процесс изреживания, то можно допустить, что при повреждении некоторого количества стволов лосями, это не сможет серьезно сказаться на лесовозобновлении [35].

Нами также рассматривалось влияние лося как самого крупного дендрофага на древесно-веточные корма лесных биогеоценозов Северо-Запада России (Вологодская область). Наиболее часто встречалось обкусывание боковых и верхушечного побегов (до 80% повреждений). Также фиксировались погрызы коры ивы (до 20%), сосны и ели (10% от изучаемых повреждений), редко наблюдались повреждения коры берёзы (менее 2%).

За период наблюдения нами было выявлено предпочтение лосем как конкретных пробных площадок, так и определенных пород. В зимний малоснежный и в осенне-летне-весенний периоды животное посещает вырубку, так как предпочитает молодняки, которые характеризуются обилием древесно-веточных (зимой) и травянистых (в другие сезоны) кормов, наличием грибов и ягод, обеспечивающих хорошие защитные условия. Выявлено, что наиболее предпочитаемыми лиственными породами являются – осина (до 25 лет), ива (до 10 лет), береза (до 20 лет), ольха серая (до 12 лет) и подрост сосны (до 20 лет). В подросте ели лось избирательно обкусывал ветки и побеги молодых деревьев осины, ивы и иногда березы, очень редко сосны и единично – ели [17]. Также нами было выявлено, что питание небольшим процентом хвойных пород (14,2%) возможно на вырубке не старше 5-ти лет, в более старших по возрасту рубках (например, 10-ти лет) лось в основном может найти себе в виде кормовой базы лиственные породы – иву (50,1%), осину (42,2%) и березу (32,3%) [18]. Далее могут встречаться только повреждения хвойной древесной растительности в виде обдира коры, в основном ели.

Неоднократно отмечалось, что роль дендрофагии заключается, главным образом, в нарушении нормального развития растений, которые отстают в росте от неповрежденных экземпляров, не выдерживают конкуренции с ними и выпадают из состава сообщества. Само по себе обкусывание побегов становится причиной гибели при массовых ежегодных повреждениях и угнетении нижних ярусов растительности основного древостоя.

Лесные копытные – потребители веточных кормов – в результате высокой кормовой избирательности используют лишь небольшой

набор видов древесно-кустарниковых пород и, соответственно, осваивают незначительную часть доступного запаса веточной фитомассы. Характерно, что лоси при истощении запаса предпочитаемых кормов вынуждены использовать низкопитательные корма, например, ветки (хвою) ели, запасы которых в хвойно-широколиственных лесах в качестве корма неограниченны [35]. Таким образом, если судить об общих запасах доступной фитомассы, то, действительно, в большинстве случаев ее количество для растительоядных млекопитающих достаточно, чтобы обеспечивать потребление корма до насыщения [3].

В заключение можно сказать, что однозначного ответа на вопрос о влиянии трофической деятельности животных-фитофагов нет. Затравленность растительных сообществ возможна только в случае перенаселенности животных на определенном участке биогеоценоза. В остальных случаях фитофаги не наносят существенного ущерба растительности, так как при незначительном обкусывании и сгрызании древесно-кустарниковая растительность имеет способность к частичному и полному (в зависимости от породы и масштаба повреждения) восстановлению. Оптимальная численность животных рассчитывается исходя из кормовой емкости территории. Так, например, в бонитировке охотничьих угодий предусмотрена зависимость количества особей того или иного вида животных от условий кормовых угодий. С целью снижения негативного влияния животных на компоненты среды обитания (в частности, на растительность) необходимы мероприятия по регулированию численности данного вида.

Список литературы

1. Гаврилов В. М. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных неворобьиных птиц // Зоол. журн. 1995. Т. 74, вып. 3. С. 102–115; вып. 4. С. 108–119.
2. Дольник В. Р. Стандартный метаболизм у позвоночных животных : в чем причины различий между пойкилотермными и гомойотермными классами // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 6. С. 643–654.
3. Абатуров Б. Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительоядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1251–1271.
4. Булахов В. Л. Трофическая роль млекопитающих-фитофагов в лесных биогеоценозах степного Приднепровья // Вісн. Дніпропетров. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. 2003. Вип. 11, ч. 1. С. 142–146.
5. Абатуров Б. Д., Лопатин В. Н. Влияние пастбищного



- удаления фитомассы на продуктивность растительности // Млекопитающие в наземных экосистемах. М., 1985. С. 27–37.
6. *Абатуров Б. Д., Колесников М. П., Никонова О. А., Позднякова М. К.* Опыт количественной оценки питания свободнопасущихся млекопитающих в естественной среде обитания // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 1. С. 104–114.
 7. *Абатуров Б. Д., Ларионов К. О., Колесников М. П., Никонова О. А.* Состояние и обеспеченность сайгаков кормом на пастбищах с разными типами растительности // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 3. С. 377–390.
 8. *Скопин А. Е.* Значение компонентов качественного состава кормовых растений диких животных. Киров, 2003. 203 с.
 9. *Ронкин В. И., Савченко Г. А.* Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка *Magmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 10. С. 1229–1234.
 10. *Пахомов А. Е.* Биогеоэкологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины : в 2 кн. Днепропетровск, 1998. Кн. 2. 216 с.
 11. *Schwartz Ch. C., Renecker L. A.* Nutrition and Energetics / eds. A. W. Franzmann, Ch. C. Schwartz. Washington ; L., 1997. P. 441–478.
 12. *Shipley L. A., Gross J. E., Spalinger D. E., Hobbs N. T., Wunder B. A.* The scaling of intake rate in mammalian herbivores // Amer. Naturalist. 1994. Vol. 143, № 6. P. 1055–1082.
 13. *Белов Л. А.* Влияние косули на естественное и искусственное лесовосстановление Джабык-Карагайского бора : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2008. 17 с.
 14. *Феклистов П. А.* Влияние популяций лосей Архангельской области на древесно-кустарниковую растительность // География Европейского Севера. Проблемы природопользования, социально-экономические, экологические : сб. науч. тр. Архангельск, 2002. С. 201–211.
 15. *Neff D. J.* What constitutes proper level of browse use? // Proc. 3rd Ann. Meet. North Mex. Ariz. Sess. Wildlife Soc. Sanford. 1964. № 2. P. 435–451.
 16. *Pitelka F. A., Batzli G. O.* Distribution, abundance and habitat use by lemmings on the north slope of Alaska // The Biology of Lemmings / eds. N. C. Stenseth, R. A. Ims. L., 1993. P. 213–236.
 17. *Пилипко Е. Н.* Характеристика кормовых угодий лося (*Alces alces L.*) в Междуреченском районе Вологодской области // Новая наука : Современное состояние и пути развития : сб. ст. междунар. науч.-практ. конф. (г. Стерлитамак, 9 сент. 2015 г.). Стерлитамак, 2015. С. 5–7.
 18. *Пилипко Е. Н.* Трофическое влияние лося (*Alces alces L.*) на растительность в летний период на зарастающих вырубках Никольского района Вологодской области // Результаты научных исследований : сб. ст. междунар. науч.-практ. конф. (г. Тюмень, 15 февр. 2016 г.) : в 4 ч. Уфа, 2016. Ч. 4. С. 38–40.
 19. *Ровкач А. И.* Состояние сосновых культур в Негорельском учебно-опытном лесхозе, подверженных влиянию копытных, и мероприятия по его улучшению // Экология, лесоводство и охотничье хозяйство. 2011. № 1. С. 113–115.
 20. *Тишков А. А.* Некоторые аспекты взаимодействия млекопитающих-фитофагов с растительным покровом зональных экосистем // Тр. VII Зоогеогр. конф. М., 1979. С. 259–263.
 21. *Batzli G. O., Lesientre Ch.* The influence of high quality food on habitat use by arctic microtine rodents // Oikos. 1991. Vol. 60, № 3. P. 299–306.
 22. *Batzli G. O., Pitelka Fr. A.* Nutritional ecology of microtine rodents; food habits of lemmings near Barrow, Alaska // J. Mammol. 1983. Vol. 64, № 4. P. 648–655.
 23. *Thompson D. O.* The lemming emigration at Point Barrow, Alaska // Arctic. 1995. Vol. 8, № 1. P. 37–45.
 24. *Кучерук В. В.* Травоядные млекопитающие в аридных экосистемах внетропической Евразии // Млекопитающие в наземных экосистемах. М., 1985. С. 166–223.
 25. *Трофимов В. Н., Мушников А. А.* Лось, хищники и грибные болезни как факторы ослабления рекреационных ельников Московской области // Лесн. журн. 1991. № 2. С. 19–23.
 26. *Тишков А. А.* Растительноядные млекопитающие в экосистемах тундры // Млекопитающие в наземных экосистемах. М., 1985. С. 38–66.
 27. *Воццинин Л. А.* К методике изучения отавности пастбищных растений и травостоев // Пастбища и сенокосы. М., 1935. Вып. 1. С. 171–201.
 28. *Саблина Т. Б.* Копытные Беловежской пушчи. М., 1955. 191 с.
 29. *Филонов К. П.* Лось. М., 1983. 246 с.
 30. *Смирнов К. В.* Плотность населения лося и косули и их влияние на лесовозобновление по природным зонам Челябинской области : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2009. 24 с.
 31. *Формозов А. Н.* Роль снежного покрова в жизни млекопитающих и птиц // Материалы к познанию флоры и фауны СССР. 1946. Вып. 5. С. 50–60.
 32. *Владышевский Д. В.* Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоэкологическое значение). Новосибирск, 1980. 264 с.
 33. *Калинин М. И.* Лес цел, и лосей много // Охота и охот. хоз-во. 1984. № 3. С. 10–11.
 34. *Динесман Л. В.* Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М., 1961. 167 с.
 35. *Смирнов К. А.* Использование лосем (*Alces alces*) кормовых ресурсов в южной тайге при высокой плотности популяции // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 3. С. 436–443.

Образец для цитирования:

Пилипко Е. Н. Анализ трофической деятельности млекопитающих-фитофагов в различных биогеоценозах // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, вып. 4. С. 439–444. DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-439-444.