

УДК 574.3:599.323:[504.61:625.7]

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ ДЛЯ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ?

О. В. Толкачёв

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, 8 Марта, 202
E-mail: olt@mail.ru*

Поступила в редакцию 12.05.15 г.

Могут ли крупные дороги быть абсолютным барьером для передвижения мелких млекопитающих? – Толкачёв О. В. – Изучено влияние крупной автотрассы на передвижения мелких млекопитающих. В качестве модельного объекта использованы мышевидные грызуны. По результатам двухлетних наблюдений с применением методики массового неизбирательного самомечения животных тетрациклином установлено, что дорога может быть непреодолимым препятствием для мелких млекопитающих. Крайняя степень выраженности барьерного эффекта была обусловлена конструктивными особенностями магистрали – наличием физически непроходимой разделительной полосы при отсутствии кондуитов, связывающих противоположные стороны дороги и пригодных для передвижения зверьков. Миграционная несвязность населения грызунов на разных сторонах трассы привела к формированию соответствующих демографически отдельных единиц, эквивалентных популяциям.

Ключевые слова: грызуны, дороги, барьерный эффект, фрагментация ландшафта, дробление популяций, изоляция.

Can major roads be absolute barriers to small mammals' movement? – Tolkachev O. V. – The influence of a major road on small mammals' movement was investigated. Muroid rodents were used as the model objects. Two years of our observations using the technique of extensive tetracycline bait marking have shown that the road could be an absolute obstacle to small mammal movements. The extreme barrier effect was determined by some construction features of the road, namely, the presence of a physically impassable median strip along it with the absence of any conduits for rodent movements connecting the road's sides. The migration disconnectedness among animals on the opposite sides of the road has resulted in the formation of demographically distinct units, which are equivalent to separate populations.

Key words: rodents, roads, barrier effect, landscape fragmentation, population subdivision, isolation.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-320-329

ВВЕДЕНИЕ

Объекты транспортной инфраструктуры являются одними из наиболее заметных и экологически значимых искусственных элементов современных ландшафтов (Forman, 2000). Очевидно, что такие широко распространенные и протяженные структуры, как, например, автомобильные дороги, должны оказывать заметное влияние на окружающую среду. Экологические исследования, связанные с изучением различных аспектов этой проблемы, можно разделить на три направления.

Первое из них акцентировано на изменениях всевозможных абиотических факторов вблизи дорог (химизм среды, гидрологический режим и др.) и непосредственных результатах их воздействия на биоту (Benedict, Billeter, 2004; Li, Barrett, 2008). Вторым важным направлением являются попытки оценить прямой ущерб животным популяциям от дорожных коллизий и разработка способов его уменьшения (Brockie et al., 2010; Saceres, 2011). Третий вектор исследований составляют работы, касающиеся изучения влияния дорог на пространственную организацию популяций. В последние десятилетия интерес к данной теме неуклонно растет. Явным образом эта тенденция оформилась в работах Ричарда Т. Формана, который сформулировал цель и область применения новой научно-практической дисциплины – экологии дорог или дорожной экологии («Road ecology») (Forman, 1998; Forman, Alexander, 1998).

Дороги и некоторые другие линейные элементы ландшафтов могут как способствовать передвижениям животных, так и препятствовать им (Опарин, Опарина, 2009; Kozakiewicz, Jurasińska, 1989). В последнем случае принято говорить о барьерной функции, действие которой может приводить к дроблению и изоляции популяций (Merriam et al., 1989; Andrews, 1990).

Выявление свойств дорог, определяющих их проницаемость для различных видов животных, остается нерешенной проблемой. К потенциальным детерминантам относят такие факторы, как интенсивность движения транспорта, акустическое загрязнение, освещенность, тип покрытия, ширина покрытия, ширина дороги с учетом обочин, общая ширина расчищенного пространства, наличие и тип разделительной полосы и другие (Andrews, 1990; Richardson et al., 1997; Forman, Alexander, 1998; McGregor et al., 2008; McLaren et al., 2011).

Значительная часть работ по данной тематике была выполнена на примере мелких млекопитающих, являющихся классическим модельным объектом. К настоящему времени установлено, что выраженность барьерного эффекта не одинакова для различных видов этой группы (Burnett, 1992; Brehme et al., 2013). Наличие видовой специфики в сочетании с неопределенностью факторов проницаемости дорог и методическими различиями при изучении вопроса привело к появлению широкого спектра эмпирических результатов. В одних случаях удается показать, что даже грунтовые дороги могут служить препятствием для зверьков (Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989), а в других (иногда в рамках одного и того же исследования), напротив, пересечение дорог может не вызывать у мелких млекопитающих каких-либо заметных затруднений (Григоркина, Оленев, 2013; Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989).

Большинство исследователей, изучавших барьерное действие дорог, пришли к выводу, что они не являются непреодолимыми для мелких млекопитающих, но могут в той или иной степени препятствовать передвижениям (Richardson et al., 1997; Clark et al., 2001; Rico et al., 2009; McLaren et al., 2011). Предполагается, что барьерный эффект в таких случаях вызывается поведенческими особенностями животных (Burnett, 1992). В связи с этим существует предположение, что объекты транспортной инфраструктуры могут выступать в качестве своеобразных «фильтров», если зверьки, пересекающие препятствие, отличаются от среднего состава

популяции по половозрастным характеристикам (Kozakiewicz, Jurasinśka, 1989; Cesarini, 2007). Реальность этого явления остается спорной, так как в некоторых случаях обнаружить его не удается (Merriam et al., 1989; Richardson et al., 1997).

Существующие попытки обобщений по вопросу барьерной функции дорог, по-видимому, преждевременны (например, Coffin, 2007; Fahrig, Rytwinski, 2009). Необходимо значительно больше результатов эмпирических исследований, проводимых на примере транспортных артерий различных типов с учетом особенностей отдельных видов мелких млекопитающих.

Целью данной работы было изучение барьерного эффекта крупной автострады на примере нескольких видов мышевидных грызунов с учетом конструктивных особенностей дороги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в июле – сентябре 2013 – 2014 гг. в районе автомагистрали Екатеринбург – Кольцово (56°44.155'С; 60°41.161'В). Данная дорога имеет асфальтированное покрытие и восемь полос движения, разделенных на две проезжие части бетонными блоками. Общая ширина твердого покрытия составляет не менее 30 м. Ширина расчищенного пространства, включая зону отчуждения, колеблется от 75 м до 90 м. Ближайшие к дороге части газонов периодически обкашивают. По обеим сторонам магистрали произрастает смешанный лес с преобладанием сосны.

Данные о передвижениях грызунов получали посредством мечения с последующим отловом животных. Использовали методику массового самомечения тетрациклином (Crier, 1970) в варианте, предложенном Г. А. Клевезаль и М. В. Миной (1980), с некоторыми изменениями. На опытной площадке размером 120×120 м раскладывали приманку с гидрохлоридом тетрациклина. Для приготовления приманки использовали ржаной хлеб, порезанный кубиками со стороной ~1 см, который смешивали с нерафинированным подсолнечным маслом и порошком гидрохлорида тетрациклина. Концентрация антибиотика в приманке составляла 833 мг/кг. Поэтому для достижения LD₅₀ (от 2130 до 3000 мг/кг массы тела) особи обычного в данном местообитании вида – малой лесной мыши (*S. uralensis* Pallas, 1811), при собственном весе 20 г пришлось бы съесть 51.1 г приманки в течение суток, т.е. в 2.5 раза больше массы собственного тела.

В 2013 г. мечение провели 5 августа, а в 2014 г. с целью повышения полноты мечения приманку с тетрациклином выкладывали пять раз в период с 28 июля по 16 августа. Отлов грызунов начали через четыре недели после мечения в 2013 г. и через три недели после первого тура мечения в 2014 г.

Животных отлавливали с помощью давилок, выставляемых в линии по 25 штук в каждой с пятиметровыми интервалами между ловушками. Изъятие грызунов проводили на 4 участках в 2013 г. и 9 участках в 2014 г., удалённых на разное расстояние и в разных направлениях от площадки мечения, а также на самой площадке, положение которой было различным в 2013 г. и 2014 г. (рисунок). Размещение учётных линий на местности определяли с помощью систем позиционирования GPS/ГЛОНАСС и шнура известной длины. Орудия лова в каждой точке

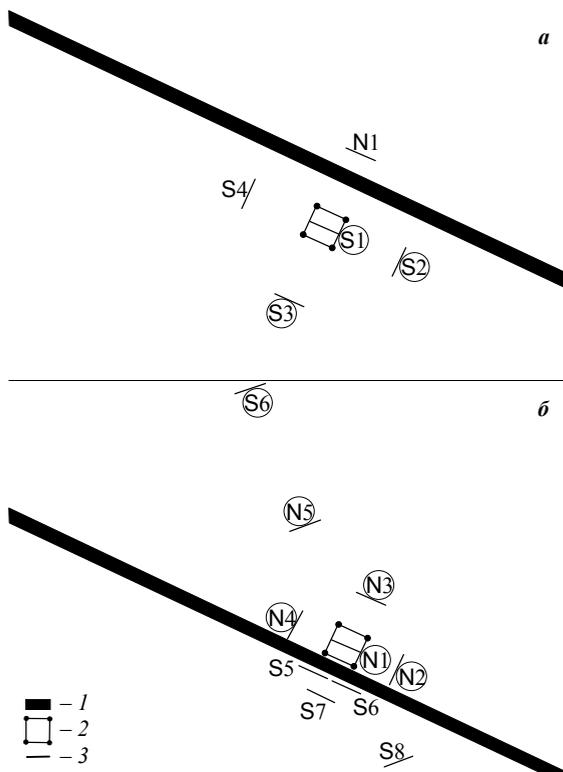
МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

экспонировали в течение десяти суток в 2013 г. и пяти суток в 2014 г. с ежедневной проверкой и сменой приманки, которую готовили так же, как и для мечения, но без тетрациклина. Общий объем промыслового усилия за два года составил 2500 л.-с. Всего поймано 320 мелких млекопитающих. Из них 245 составляли грызуны, а остальные 75 – бурозубки, которых не учитывали при анализе передвижений, так как они не могут быть помечены с помощью тетрациклиновой методики.

Отловленных животных взвешивали, определяли вид, пол и репродуктивный статус. После вываривания и очистки черепов извлекали верхний резец для получения его аншлифа с помощью точильного камня. Образцы просматривали в ультрафиолетовом свете при помощи осветителя ОЛД-41 и бинокля МБС-1.

Поскольку тетрациклиновая методика ранее никогда не использовалась при изучении воздействия транспортной инфраструктуры на передвижения мелких млекопитающих, следует особо остановиться на её сравнении с традиционными методами.

Наиболее распространенным методом в исследованиях барьерного эффекта дорог и других элементов ландшафтов при использовании в качестве объекта мелких млекопитающих является CMR (capture – mark – recapture – отлов – мечение – переотлов), часто в сочетании с выпуском особей на другой стороне препятствия (например, Bakowski, Kozakiewicz, 1988; McGregor et al., 2008). Однако эксперименты, включающие хоминг, завышают частоту пересечений барьера, так как перемещенные зверьки имеют сильную мотивацию к возврату (Clark et al., 2001; McGregor et al., 2008). С другой стороны, использование живоловок приводит к понижению оценок подвижности грызунов вследствие «прикормки» (Andrzejewski et al., 2000), что неизбежно влияет на ре-



Пространственная организация эксперимента по мечению и отлову грызунов на разных сторонах автомагистрали в 2013 г. (а) и 2014 г. (б): 1 – автомагистраль, 2 – площадка мечения, 3 – ловушко-линии (N – северная сторона, S – южная; цифра – порядковый номер ловушко-линии); окружностями выделены те точки, где были обнаружены зверьки с тетрациклиновой меткой

зультаты при анализе частоты спонтанных (не хоминговых) пересечений барьеров. Кроме того, необходимость отлавливать грызунов, чтобы пометить их, предполагает наличие некоторой избирательности, связанной с орудиями лова.

Помимо CMR при изучении барьерного эффекта дорог применяют флуоресцентную пудру и радиотрекинг (Clark et al., 2001). Оба метода подразумевают индивидуальное мечение, поэтому им свойственны те же проблемы, которые возникают при использовании живоловок, как описано выше. Пудра, кроме того, позволяет проследить путь зверька на протяжении лишь нескольких десятков метров, чего может оказаться не достаточно. Применение радиомаячков дает весьма подробные данные о передвижениях грызунов, но из-за большой трудоемкости и стоимости, а также по техническим причинам наблюдения сильно ограничены как по срокам (обычно около недели), так и по числу одновременно отслеживаемых особей (менее десятка). К тому же и использование пудры, и радиотрекинг связаны с вмешательством в нормальную жизнедеятельность животных (в первом случае грызунов ловят и целиком покрывают флуоресцентным составом, а во втором – вырывают шерсть на спине и приклеивают передатчик), что может влиять и на получаемые результаты.

Применение массового неизбирательного самомечения тетрациклином позволяет избежать этих проблем. По результатам виварных экспериментов было установлено, что при соблюдении методических норм для появления метки зверьку достаточно однократного поедания приманки с тетрациклином (Клевезаль, Мина, 1980; Crier, 1970; Lavoie et al., 1971). Наша приманка (ржаной хлеб с нерафинированным подсолнечным маслом) является стандартной и применимой для всех видов мышевидных грызунов, обитающих в районе исследования. Наблюдения за лабораторными мышами показали, что при используемой нами концентрации тетрациклина они одинаково охотно поедают этот вид приманки вне зависимости от присутствия препарата. Аналогичные результаты были получены кандидатом биологических наук Е. Б. Григоркиной на разных видах грызунов (лесных и полевых мышах, красных, серых и водяных полёвках) в виварных опытах, предшествовавших применению тетрациклиновой методики в зоне локального радиоактивного загрязнения (личное сообщение). Высокая полнота мечения в полевых условиях, часто достигающая 100%, также указывает на отсутствие какой-либо избирательности методики (Клевезаль, Мина, 1980; Григоркина, Оленев, 2013; Lavoie et al., 1971).

Применимость выбранного нами способа мечения ко всему локальному населению грызунов одновременно без непосредственного влияния на поведение животных в сочетании с достаточно длительным сохранением метки в полной мере соответствует цели данного исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования в 2013 г. было отловлено 78 грызунов трех видов: малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), красная полёвка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779). Тетрациклиновую метку имели 12 из них (таблица). Среди помеченных зверьков оказались толь-

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

ко лесные и полевые мыши. Все животные с меткой отловлены на той же стороне дороги, где проводилось мечение (см. рисунок).

Количество и относительная численность грызунов,
отловленных на противоположных сторонах автомагистрали в различных точках

Год	Линия	Дистанция от площадки мечения, м	<i>S. uralensis</i>	<i>C. rutilus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. arvalis</i>	Всего грызунов на линии	Численность, особ./100 л.-с.
2013	N1	250	23	1	5	–	29	11.6
	S1	0	7 (7)	–	1 (1)	–	8 (8)	3.2
	S2	250	9 (3)	–	–	–	9 (3)	3.6
	S3	250	19 (1)	–	1	–	20 (1)	8
	S4	250	4	–	8	–	12	4.8
2014	N1	0	7 (6)	5 (4)	11 (10)	6 (4)	29 (24)	23.2
	N2	150	3 (1)	2	5 (2)	0	10 (3)	8
	N3	150	12	7 (1)	2 (1)	2	23 (2)	18.4
	N4	150	17 (9)	6	–	1	24 (9)	19.2
	N5	400	8 (1)	10	2	–	20 (1)	16
	N6	1000	12 (2)	18	–	–	30 (2)	24
	S5	80	2	–	1	9	12	9.6
	S6	80	1	–	1	13	15	12
	S7	150	3	–	–	5	8	6.4
S8	400	2	–	–	6	8	6.4	

Примечание. В скобках – число животных с меткой; N, S – северная и южная стороны дороги соответственно. Жирным шрифтом выделены данные с площадок мечения.

Результаты некоторых исследований указывают на высокую скорость обновления населения мелких млекопитающих за счет их большой подвижности (Большаков, Баженов, 1988; Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е., 2002). Однако в нашем случае даже спустя месяц после однократного мечения в 2013 г. доля особей с меткой на опытной площадке составляла 100% (см. таблицу), что говорит об отсутствии или крайне низкой текучести населения грызунов в этом местообитании.

Известно, что дальность передвижений мышевидных грызунов может достигать нескольких километров (Большаков, Баженов, 1988; Щипанов и др., 1997; Григоркина, Оленев, 2013). Дистанция между площадкой мечения и остальными точками отлова в 2013 г. составляла 250 м, тем не менее, меченые особи были отловлены не во всех из них (см. таблицу). Отсутствие меток у зверьков на ловушкочерте N1 может объясняться барьерным эффектом дороги, а в точке S4 – низкой подвижностью грызунов или случайностью.

Крайне низкая численность мелких млекопитающих на участке мечения и вблизи него побудила нас в следующем (2014) году перенести площадку на север-

ную сторону дороги, в район учетной линии N1, где обилие животных было выше (см. рисунок).

Всего в 2014 г. было отловлено 179 грызунов четырех видов: *S. uralensis*, *A. agrarius*, *C. rutilus* и *Microtus arvalis* (Pallas, 1778). Среди меченых зверьков, общее количество которых достигло 41, были представители всех этих видов (см. таблицу). Хотя интенсивность мечения в 2014 г. была повышена, его полнота на опытной площадке составила только 83% (против 100% в 2013 г.). При этом численность грызунов на участке мечения в 2014 г. была выше, чем в 2013 г. По-видимому, большее обилие животных приводит к усилению их миграционной активности, что соответствует существующим теоретическим представлениям (Щипанов, Купцов, 2004; Lidicker, 1962).

Наибольшая численность грызунов на южной стороне дороги отмечена в её зоне отчуждения (линии S5, S6), где доминировала обыкновенная полёвка. Очевидно, густой травянистый покров в этой части местообитания способствует поддержанию здесь самого высокого обилия *M. arvalis* среди всех обследованных точек.

Все грызуны с меткой в 2014 г., как и в предыдущий год, были пойманы только на той стороне дороги, где проводилось мечение. При этом меченых животных удалось отловить на расстояниях 150, 400 и 1000 м от площадки, но они не были обнаружены на противоположной стороне дороги всего в восьмидесяти метрах (см. рисунок). Таким образом, данную магистраль можно считать значительным или даже абсолютным препятствием для передвижений мелких млекопитающих.

Исследуемая дорога является одной из крупнейших в регионе и сочетает в себе сразу несколько черт, каждая из которых потенциально может рассматриваться как основная причина выявленного барьерного эффекта (большая ширина расчищенного под дорогу пространства и самого дорожного полотна, высокая интенсивность трафика, конструктивные особенности). Однако, по нашему мнению, ведущим фактором было наличие сплошной бетонной разделительной полосы при отсутствии каких-либо элементов, соединяющих противоположные стороны дороги и пригодных для передвижений изучаемых животных. Железобетонные конструкции высотой около 1 м без сквозных отверстий или щелей являются физически непреодолимой преградой для мышевидных грызунов. Этот барьер непрерывен на протяжении, как минимум, 1,5 км в каждую сторону от места проведения нашего исследования. В ходе тщательного осмотра на всем этом расстоянии (3 км) нам не удалось выявить каких-либо тоннелей или элементов дренажной системы, связывающих противоположные стороны дороги. На этом участке трассы есть два пешеходных моста из стали и железобетона, но из-за особенностей конструкции они совершенно непригодны для передвижения мышевидных грызунов.

Наличие столь серьезных барьеров, подобных обнаруженному нами, очевидно, должно оказывать какое-то влияние на функционирование популяций. В некоторых источниках утверждается, что наличие линейных элементов ландшафтов, включая дороги, даже при частичном проявлении барьерного эффекта может приводить к возникновению генетических различий в популяциях или их частях, обитающих по разные стороны препятствия (Gerlach, Musolf, 2000; Rico et al., 2009). Мы не проводили специальных исследований, тем не менее, считаем маловероят-

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

ным появлением значительных генетических различий в данном случае. Даже если ближайшая возможность благополучного пересечения дороги мелкими млекопитающими существует на значительном расстоянии от места проведения наших работ, обмен особями может происходить в череде поколений. Например, потенциально пригодный кондуит (обочина дороги, проходящей под рассматриваемой магистралью) расположен в 2.5 км северо-западнее нашей площадки мечения, но мы не знаем, используют ли его мелкие млекопитающие.

Несмотря на то, что мы не склонны предполагать наличие больших генетических различий между грызунами, обитающими на разных сторонах исследуемой трассы, с точки зрения демографии их изоляция является полной. Поскольку нам удалось установить, что прямого обмена особями в течение одного сезона размножения не происходит, население каждого из видов грызунов функционирует независимо на северной и южной сторонах магистрали, представляя собой обособленные демографические единицы. В этом контексте группировки животных одного вида на разных сторонах изучаемой дороги можно считать отдельными популяциями.

Выделение популяций в демографическом ключе может проводиться на основании независимости динамики численности (Shchipanov, 2007). Имея данные лишь за два года, мы, конечно, не можем рассуждать о динамике. Стоит отметить, однако, что относительная численность грызунов, усредненная за два года, значительно различалась на северной и южной сторонах дороги: 16.5 и 6.1 особ. / на 100 л.-с. соответственно. Это более чем двукратное различие по обилию наблюдалось в однотипных местообитаниях, кратчайшее расстояние между которыми составляет всего 80 м. В любом случае несходство динамики численности является лишь косвенной мерой автономности группировок животных, тогда как в нашем исследовании отсутствие их связности посредством миграционных потоков было установлено непосредственно.

Таким образом, некоторые автомобильные дороги вследствие своих конструктивных особенностей могут являться непреодолимой преградой для передвижений мышевидных грызунов, что приводит к дроблению популяций, по крайней мере, в демографическом смысле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Баженов А. В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 158 с.

Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. Т. 53, № 1. С. 76 – 83.

Клевезаль Г. А., Мина М. В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59, № 6. С. 936 – 941.

Лукьянов О. А., Лукьянова Л. Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1107 – 1134.

Опарин М. Л., Опарина О. С. Роль антропогенных и природных факторов в изменении распространения мезофильных грызунов в степях Волго-Уральского междуречья // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2009. № 4. С. 453 – 461.

- Щипанов Н. А., Купцов А. В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и её роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124, № 1. С. 28 – 43.
- Щипанов Н. А., Шилова С. А., Смирин Ю. М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, № 5. С. 624 – 639.
- Andrews A. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors : a review // Australian Zoologist. 1990. Vol. 28. P. 130 – 141.
- Andrzejewski R., Babińska-werka J., Uko A., Owadowska E., Szacki J. Homing and space activity in bank voles *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45, № 2. P. 155 – 165.
- Bakowski C., Kozakiewicz M. The effect of forest road on bank vole and yellow-necked mouse populations // Acta Theriologica. 1988. Vol. 33, № 25. P. 345 – 353.
- Benedict R. A., Billeter M. C. Discarded bottles as a cause of mortality in small vertebrates // Southeastern Naturalist. 2004. Vol. 3, № 2. P. 371 – 377.
- Brehme C. S., Tracey J. A., McClenaghan L. R., Fisher R. N. Permeability of roads to movement of scrubland lizards and small mammals // Conservation Biology. 2013. Vol. 27, № 4. P. 710 – 720.
- Brockie R. E., Sadleir R. M. F. S., Linklater W. L. Long-term wildlife road-kill counts in New Zealand // New Zealand J. of Zoology. 2010. Vol. 36, № 2. P. 123 – 134.
- Burnett S. E. Effects of a rainforest road on movements of small mammals : mechanisms and implications // Wildlife Research. 1992. Vol. 19. P. 95 – 104.
- Caceres N. C. Biological characteristics influence mammal road kill in an Atlantic Forest – Cerrado interface in south-western Brazil // Italian J. of Zoology. 2011. Vol. 78, № 3. P. 379 – 389.
- Cesarini S. Major roads : a filter to the movement of the squirrel *Glider petaurus norfolcensis* // Proceedings of the 2007 Intern. Conference on Ecology and Transportation / eds. L. Irwin, D. Nelson, K. P. McDermott. Raleigh : North Carolina State University, 2007. P. 545.
- Clark B. K., Clark B. S., Johnson L. A., Haynie M. T. Influence of roads on movements of small mammals // The Southwestern Naturalist. 2001. Vol. 46, № 3. P. 338 – 344.
- Coffin A. W. From roadkill to road ecology : A review of the ecological effects of roads // J. of Transport Geography. 2007. Vol. 15. P. 396 – 406.
- Crier J. K. Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // The J. of Wildlife Management. 1970. Vol. 34, № 4. P. 829 – 834.
- Fahrig L., Rytwinski T. Effects of roads on animal abundance : an empirical review and synthesis // Ecology and Society. 2009. Vol. 14, № 1. P. 1 – 20.
- Forman R. T. Road ecology : A solution for the giant embracing us // Landscape Ecology. 1998. Vol. 13, iss. 4. P. III – V.
- Forman R. T. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States // Conservation Biology. 2000. Vol. 14, № 1. P. 31 – 35.
- Forman R. T., Alexander L. E. Roads and their major ecological effects // Annual Review of Ecology and Systematics. 1998. Vol. 29. P. 207 – 231.
- Gerlach G., Musolf K. Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles // Conservation Biology. 2000. Vol. 14, № 4. P. 1066 – 1074.
- Kozakiewicz M., Juraszńska E. The role of habitat barriers in woodlot recolonization by small mammals // Holarctic Ecology. 1989. Vol. 12, № 2. P. 106 – 111.
- Lavoie G. K., Atwell G. C., Swink F. N., Sumangil J. P., Libay J. Movement of the ricefield rat, *Rattus rattus mindanensis*, in response to flooding and plowing as shown by fluorescent bone labeling // The Philippine Agriculturist. 1971. Vol. LIV. P. 325 – 330.
- Li M., Barrett M. E. Relationship between antecedent dry period and highway pollutant: conceptual models of buildup and removal processes // Water Environment Research. 2008. Vol. 80, № 8. P. 740 – 747.

МОГУТ ЛИ КРУПНЫЕ ДОРОГИ БЫТЬ АБСОЛЮТНЫМ БАРЬЕРОМ

Lidicker W. Z. J. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity // *The American Naturalist*. 1962. Vol. 96, № 886. P. 29 – 33.

McGregor R. L., Bender D. J., Fahrig L. Do small mammals avoid roads because of the traffic? // *J. of Applied Ecology*. 2008. Vol. 45. P. 117 – 123.

McLaren A. A. D., Fahrig L., Waltho N. Movement of small mammals across divided highways with vegetated medians // *Can. J. Zool.* 2011. Vol. 89. P. 1214 – 1222.

Merriam G., Kozakiewicz M., Tsuchiya E., Hawley K. Barriers as boundaries for metapopulations and demes of *Peromyscus leucopus* in farm landscapes // *Landscape Ecology*. 1989. Vol. 2, № 4. P. 227 – 235.

Richardson J. H., Shore R. F., Treweek J. R. Are major roads a barrier to small mammals? // *J. of Zoology*. 1997. Vol. 243. P. 840 – 846.

Rico A., Kindlmann P., Sedláček F. Can the barrier effect of highways cause genetic subdivision in small mammals? // *Acta Theriologica*. 2009. Vol. 54, № 4. P. 297 – 310.

Shchipanov N. A. Understanding the boundaries between chromosome races of common shrews in terms of restricted movement by individual shrews // *Russ. J. Theriology*. 2007. Vol. 6, № 1. P. 117 – 122.