УДК 599.323.4:574.34

О. А. ЖИГАЛЬСКИЙ

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В ЗАПАДНОМ САЯНЕ

Проведен анализ динамики популяции и распределения красно-серой полевки на основе наблюдений в Западном Саяне. Выявлено, что вся территория, населенная красно-серой полевкой, функционально разделена на два пояса согласно совокупности характеристик популяции: пояс оптимальных условий для поселения (численность максимальна, а ее колебания минимальны) и пояс пессимальных условий (численность всегда ниже, и ее изменчивость высока). Динамика населения в обоих высотных поясах хребта синхронна. Предполагается, что всю исследованную территорию заселяет единая популяция красно-серой полевки.

Ключевые слова: *высотный пояс, Западный Саян, полевки, демография, высотное распределение.*

An analysis is made of the dynamics of the grey red-backed vole population and distribution on the basis of observations from Western Sayan. It is found that the whole of the territory, populated by grey red-backed vole, can be divided into two belts according to the set of population characteristics: the belt of optimal habitat conditions (a maximum population with its minimum fluctuations), and the belt of pessimal conditions (the population is always lower, and its variability is high). The population dynamics in the two altitudinal belts of the mountain range is time coincident. It is suggested that the entire study territory is inhabited by a single population of grey red-backed vole.

Keywords: *altitudinal belt, Western Sayan, voles, demography, altitudinal distribution.*

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Динамика численности млекопитающих остается одной из важнейших проблем популяционной экологии. Изучение механизмов взаимодействия животных со средой обитания, роли миграционных процессов и пространственного распределения по территории в формировании структуры популяций млекопитающих актуально как для решения практических задач эпидемиологии, лесоведения, рационального природопользования, так и для развития теоретических положений биоценологии и теории эволюции [1–3]. Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальное распределение животных, особенно в гетерогенной среде, может стать начальным этапом микроэволюции и способно повлечь за собой дифференциацию пространственных группировок по биологическим свойствам (морфологическим, этологическим, физиологическим, генетическим и др.).

Среди множества внешних факторов, определяющих структуру и динамику горных экосистем, особое значение имеет климат. Тепло- и влагообеспеченность определяют дифференциацию почвенно-растительного покрова горных территорий и оказывают большое влияние на распределение популяций мелких млекопитающих в горах. Изучению этого вопроса посвящено значительное число работ [2, 4–15].

Распределение животных в пространстве обусловлено биологическими потребностями вида и условиями его обитания. Особое значение имеет неоднородность среды. Плотность популяции, интенсивность размножения и гибель животных определяют их сезонную динамику и половозрастную структуру.

Цель настоящей работы — изучение сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Sundevall, 1846) в гетерогенных биотопах высотных поясов гор Западного Саяна[1].

МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Красно-серая и красная полевки являются самыми распространенными видами мелких млекопитающих, которые заселяют все лесные биотопы, субальпийские редколесья, высокогорные тундры,

[1] Автор выражает признательность научному руководителю Саянской экспедиции ИМПиТМ Р. Л. Наумову за переданные материалы и С. П. Трушину за помощь в подготовке статьи.

© **2013 Жигальский О. А.** (zig@ecology.uran.ru)

каменистые россыпи и лесостепные участки в пределах Западного Саяна [4, 5, 12, 13]. Изучение распределения красно-серой полевки по территории проведено на основе материалов полевых исследований Саянской экспедиции Института медицинской паразитологии и тропической медицины (Москва) за период с 1965 по 1983 г. на площади около 25 км^2 с перепадом высот от 600 до 1400 м над ур. моря.

Состояние популяции оценивалось по комплексу демографических характеристик — численности, скорости ее изменения, составу возрастных групп, интенсивности размножения, синхронности изменения численности на разных высотах. Для оценки состояния популяций лесных полевок применялся метод относительных учетов мышевидных грызунов на стандартных ловушко-линиях [16].

Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме [16]. Возраст красно-серых полевок определяли с точностью до двух месяцев. У каждого добытого зверька, помимо возраста, определяли состояние генеративных органов. К половозрелым, или размножающимся, самкам относили беременных или родивших, а к половозрелым самцам — животных с развитыми придатками. Всего отработано 90 тыс. ловушко-ночей и отловлено около 3,8 тыс. красно-серых полевок.

Многолетние изменения численности красно-серой полевки, равно как и отдельных демографических групп, весьма значительны. Для характеристики отдельных популяционных группировок использовали три группы оценок: 1) среднемноголетние демографические показатели; 2) уровень изменчивости демографических показателей; 3) синхронность многолетних изменений демографических показателей в разных местообитаниях обследованной территории.

Оценка статистической значимости различий в средних значениях демографических показателей проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа с последующим использованием метода множественных сравнений Шеффе. В качестве фактора в одних случаях принималось высотное распределение популяционных характеристик, в других — распределение их в пределах сезона размножения. Для оценки статистических различий для разных высот и месяцев сезона размножения использован критерий Бартлетта равенства дисперсий. Уровень статистической значимости принят равным 0,05.

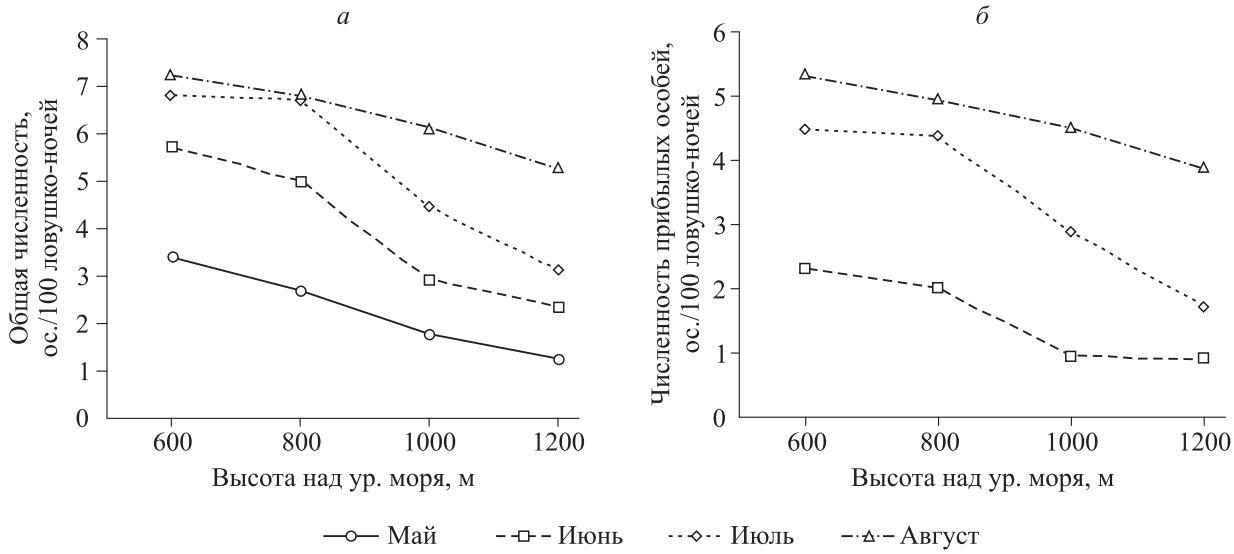
ХАРАКТЕРИСТИКА УЧЕТНОГО ПРОФИЛЯ

Исследования проводились на северном склоне Джойского хребта Западного Саяна, восточнее г. Абаза (52°38′ с. ш., 90°32′ в. д.). В пределах пояса горной тайги выделяются подпояс горно-черневых лесов и подпояс горнотаежных лесов. Горно-черневые леса (600–800 м над ур. моря) представлены пихтовыми лесами с участием кедра, сосны и березы, в подлеске — ягодными кустарниками и хорошо развитым крупнотравьем. В горнотаежных темнохвойных лесах (800–1000 м) произрастают пихтовые и пихтово-кедровые насаждения с умеренным развитием подлеска и травяного яруса. По мере увеличения высоты травяной покров замещается зеленомошно-черничным и исчезает пихта. Так, на высотах 1000–1200 м преобладают кедрово-пихтовые, зеленомошно-черничные и разнотравные леса, на 1200–1400 м — зеленомошные кедровники и кедровое редколесье с зарослями рододендронов и злаковым высокотравьем по временным водотокам.

С увеличением высоты местности на 100 м средняя температура воздуха уменьшается на 0,5–0,6°, продолжительность вегетационного периода сокращается на 5–8 дней. Особенность района работ — изобилие укрытий для мелких млекопитающих в каменных осыпях разной степени зарастания и под сплошным моховым покровом в лесу. Эти пустоты позволяют зверькам перемещаться на десятки метров, не появляясь на поверхности.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среднемноголетняя численность красно-серой полевки в Западном Саяне (число зверьков на 100 ловушко-ночей) в мае на различных высотах колеблется в пределах от 1,26 до 4,30, постепенно увеличивается в течение сезона размножения и в августе достигает наибольших значений — 5,21–7,35 (см. рисунок, *а*). За период с июня по август общая численность возрастает (в среднем за все годы) в 1,8 раза и слагается из изменений численности прибылых и перезимовавших. Численность прибылых зверьков в течение репродуктивного сезона увеличивается в 3,7 раза, а перезимовавших — уменьшается в 1,4 раза.



Распределение красно-серой полевки в высотном градиенте в период сезона размножения.

а — общая численность; *б* — численность прибылых особей.

Помимо изменений демографической структуры населения красно-серой полевки в течение сезона размножения обнаружены ее колебания по высотам (см. рисунок, *а*). В мае и в августе за все годы наблюдений статистически достоверных различий в численности зверьков не обнаружено, а в июне и июле они различаются. В результате статистического анализа установлено, что в пределах каждого высотного диапазона 600–1000 и 1000–1400 м численности красно-серой полевки не различаются, тогда как между двумя этими диапазонами они разнятся.

Прибылые зверьки в популяции появляются на всех высотах только в июне (см. рисунок, *б*). Их численность максимальна на отметках 600–800 м; с высотой она постепенно уменьшается, достигая минимальных значений в зеленомошных кедровниках (на высотах более 1200 м). Однако в июне и августе эти различия становятся статистически недостоверными, и лишь в июле на высотах до 1000 м численность полевок достоверно в 2,1 раза выше, чем на высотах более 1000 м.

Изменение численности полевок обусловлено двумя причинами: первая — месяцем сезона размножения, вторая — высотным градиентом (см. рисунок). Коэффициент вариации общей численности в начале размножения (средний для всех высот) составляет 75 %, в период интенсивного размножения он возрастает до 102 % и вновь снижается до 79 % в его конце. Вариабельность численности прибылых зверьков имеет наибольшую амплитуду в июне — 112 %, затем несколько уменьшается и к августу становится равной 76 %. Эти изменения, скорее всего, связаны с тем, что изменчивость внешних условий для размножения полевок в начале сезона в разные годы более существенна, чем в его середине и конце. Вариабельность численности перезимовавших особей также наиболее высока весной (май, июнь) — 85 %, далее она снижается до 65 % и остается на этом уровне до конца сезона размножения.

Коэффициенты вариации численности полевок изменяются и по высоте мест обитания: они минимальны на высотах 600–800 м (78,5 % в среднем за все месяцы), возрастают с ее увеличением и достигают 102 % на высотах 1200–1400 м. Изменчивость числа молодых особей по высотам имеет несколько иной характер. Она наименьшая (89 %) в высотном диапазоне 600–800 м, возрастает до 101 % на 800–1000 м и вновь снижается до 92 % на высотах более 1000 м.

Таким образом, пояс высокой численности полевок (600–1000 м) совпадает с поясом минимальной ее изменчивости, но только в период интенсивного размножения; а в его начале и конце животные достаточно равномерно заселяют все высоты.

Репродуктивный сезон красно-серой полевки в Западном Саяне начинается в конце апреля–начале мая практически одновременно на всех высотах. В некоторые годы в мае уже встречается небольшое число перезимовавших самок, имевших по одному помету. Их доля иногда достигает 17 %, но коэффициент вариации числа размножающихся самок составляет около 300 %, а это означает, что

в мае число самок, принесших хотя бы один помет, — событие достаточно редкое. Средняя многолетняя численность участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока весной и уменьшается к осени. Она максимальна на высотах 600–1000 м и намного ниже на высотах более 1000 м, но в августе эта разница нивелируется.

Изменение численности участвующих в размножении перезимовавших полевок как в течение лета, так и по градиенту высот синхронно изменению общей численности. Однако использование относительных показателей интенсивности размножения (доля участвующих в размножении самцов или самок) позволяет утверждать, что степень их участия в размножении остается неизменной на протяжении всего сезона и на всех высотах. Доля яловых самок в мае в среднем за все годы наблюдений составляет 3,5–7,8 %, и на этом уровне она остается до конца сезона размножения. Доля не участвующих в размножении самцов выше, чем самок (14 %), и практически постоянна на протяжении всего сезона размножения. Вариабельность доли участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока в мае и июне. Это обусловлено тем, что сроки начала размножения и его интенсивность в разные годы значительно изменяются.

Численность прибылых полевок, принимающих участие в размножении, изменяется синхронно с изменениями общей численности. Наименьшая доля молодых самок, участвующих в размножении, в июне (57 %), в июле она достигает максимального значения (67 %) и вновь уменьшается (до 62 %) в августе. Анализ размножения молодых самок на разных высотах позволил выделить два пояса (600–1000 и более 1000 м), внутри каждого из которых доли размножающихся самок близки.

Следует отметить, что среди прибылых доля участвующих в размножении самок всегда выше, чем самцов; вероятно, это результат разной скорости их полового созревания. Соотношение полов среди перезимовавших и прибылых зверьков сдвинуто в сторону самок на протяжении всего сезона размножения и не имеет статистически достоверных высотных различий.

В популяции красно-серой полевки среди животных старших возрастных групп постоянно присутствует около 5 % яловых самок, и эта доля не зависит от места обитания и сезона. Среди молодых в размножении участвуют от 45 до 69 % животных, их доля меняется как в течение сезона размножения, так и по градиенту высот. Значительные различия в уровне численности полевок по высотам и месяцам обусловлены не изменением репродуктивного потенциала молодых и взрослых зверьков (наибольшие различия в долях размножающихся около 10 %), а изменениями смертности или миграционной активности животных.

Обнаруженные высотные различия в численности и параметрах размножения красно-серой полевки могут быть вызваны двумя причинами. Во-первых, процессы размножения и роста численности могут формироваться под влиянием условий, специфичных для каждого высотного диапазона. Во-вторых, они могут быть синхронизированы на всех высотах одними и теми же внешними факторами, а обнаруженные различия могут быть вызваны только изменениями интенсивности популяционных процессов. Проверка этих положений проведена с помощью корреляционного анализа. Для каждой анализируемой пары рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и достоверности рассчитанных коэффициентов. Использование нескольких показателей корреляции продиктовано необходимостью выбора наиболее адекватного показателя синхронности изменения демографических показателей [16]. В таблице приведены только статистически значимые коэффициенты корреляции. В данном случае они оценивают степень синхронности изменений общей численности в течение сезона размножения и в высотном градиенте.

Изменения численности перезимовавших зверьков в июне синхронны на всех высотах, а в июле и августе численность синхронно изменяется лишь на высотах более 800 м. Параллельность изменения численности по высотам в июне, вероятнее всего, связана с фактором, запускающим новый цикл размножения. В дальнейшем смертность и распределение взрослых полевок по территории происходят независимо друг от друга и определяются местными условиями на высотах до 800 м. Колебания численности молодых зверьков синхронны по высотам на протяжении всего репродуктивного цикла, при этом наибольшие значения коэффициентов корреляции наблюдаются обычно для соседних пар высотных отрезков и уменьшаются с увеличением перепада высот.

Если для перезимовавших животных определяющими являются факторы, запускающие новый цикл размножения, то высокая согласованность изменения числа прибылых может быть объяснена только высокой синхронностью процессов размножения как молодых, так и взрослых особей на всей территории. Коэффициенты корреляции, вычисленные по суммарным за все месяцы данным для

Коэффициент корреляции Спирмена, рассчитанный по численности красно-серой полевки на разных высотах

Высота над ур. моря, м	Июнь			Июль			Август			Суммарно за июнь–август		
	800–1000	1000–1200	1200–1400	800–1000	1000–1200	1200–1400	800–1000	1000–1200	1200–1400	800–1000	1000–1200	1200–1400
	Перезимовавшие животные											
600–800	0,46	0,53	0,64							0,45		
800–1000		0,81	0,67		0,99	0,76		0,48	0,50		0,68	0,50
1000–1200			0,76			0,76						0,67
	Прибылые животные											
600–800	0,87	0,78	0,50	0,64	0,64	0,67	0,69	0,64	0,79	0,71	0,73	0,72
800–1000		0,98	0,70		0,68	0,62		0,72	0,54		0,71	0,59
1000–1200			0,76			0,76			0,74			0,78
	Общая численность животных											
600–800	0,78	0,58	0,59	0,62	0,74	0,64	0,78	0,59	0,58	0,70	0,65	0,68
800–1000		0,68	0,54		0,68	0,63		0,68	0,54		0,71	0,63
1000–1200						0,83						0,74

взрослых полевок, позволили разделить весь высотный диапазон на два отрезка (до 800 м и выше), изменения численности в каждом из которых синхронны.

Как и следовало ожидать из анализа многолетней динамики прибылых и перезимовавших полевок, их общая численность в поясе горной тайги также изменяется синхронно по всем высотам (см. таблицу). Это позволяет считать, что на всей территории на высотах от 600 до 1400 м обитает единая популяция красно-серой полевки. Наблюдаемые различия в численности обусловлены в основном изменением интенсивности популяционных процессов, которые синхронизированы одними и теми же для всех высот факторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяционные характеристики красно-серой полевки в горах Западного Саяна изменяются под воздействием как минимум двух причин. Первая из них — ход репродуктивного цикла, который подразделяется на три периода: начало размножения, период интенсивного размножения и конец сезона размножения.

В начале периода размножения характерны низкая численность животных, малая доля участвующих в размножении и высокая изменчивость большинства популяционных характеристик. В период интенсивного размножения общая численность и количество прибылых животных неуклонно растут, доля прибылых, участвующих в размножении, достигает 67 %, а перезимовавшие зверьки практически все участвуют в размножении. В этот период наблюдается снижение изменчивости большинства популяционных характеристик.

В конце сезона размножения общая численность красно-серой полевки максимальна, степень участия прибылых в размножении несколько снижается, а перезимовавшие, как и на предыдущем этапе, почти полностью участвуют в размножении. Но так как в это время перезимовавшие особи составляют лишь 27 % от численности всей популяции, их вклад в изменение численности очень мал. Изменчивость многих популяционных характеристик в этот период вновь возрастает. Уменьшение колебаний численности различных структурных групп и других показателей, отражающих состояние популяции, во второй половине сезона размножения связано с меньшей изменчивостью погодных условий, колебания которых не выходят за пределы оптимальной зоны обеспечения жизнедеятельности полевок.

В начале сезона размножения погодные и климатические условия изменяются в широком диапазоне. Кроме того, именно в этот период изменения внешних условий могут носить катастрофический для животных характер (обледенения, повторные появления снежного покрова, резкие неоднократные колебания температуры воздуха и т. д.), что приводит к увеличению смертности (особенно молодых зверьков), изменению интенсивности размножения и в результате к возрастанию изменчивости популяционных процессов [10, 11, 17–20].

Вторая причина, обусловливающая изменчивость популяционных характеристик, — распределение животных по высотным поясам. В подпоясе горно-черневых лесов (600–800 м) и нижней части подпояса темнохвойных горных лесов (800–1000 м) зарегистрированы наибольшие общая численность и численность всех популяционных группировок. На высоты 600–800 м приходится и минимальная изменчивость численности, причем совпадение поясов максимальной численности и минимальной ее изменчивости отмечается только в период интенсивного размножения, а в начале и конце сезона размножения красно-серая полевка равномерно заселяет все высоты. Выравнивание численности полевок в конце лета по высотам объясняется малыми приращениями количества прибылых на высотах менее 1000 м, что в свою очередь вызвано их малой репродуктивной активностью и высокой скоростью убыли перезимовавших. Кроме того, в этот период возрастает миграционная активность зверьков [11, 19]. Весной следующего года численность полевок на высотах 600–1000 м вновь становится больше, чем на других высотах; вероятная причина этого различия — в зимней выживаемости зверьков.

На высотах 800–1000 м совпадения поясов высокой численности и минимальной изменчивости не произошло, хотя численность полевок здесь достаточно высока, изменчивость ее максимальна, особенно для прибылых зверьков. Возможно, это связано с тем, что именно на эти высоты приходится максимум обилия и интенсивности размножения красной полевки, обитающей совместно с красно-серой. В таком случае только на высотах 600–800 м условия обитания красно-серой полевки близки к оптимальным (численность всегда высокая, а ее изменчивость низкая). На высотах более 800 м, где условия жизни не столь оптимальны, численность красно-серой полевки всегда ниже, а ее изменчивость в разные годы высока. Кроме того, на высотах от 800 до 1000 м обе лесные полевки достаточно многочисленны, причем красная доминирует, поэтому общая изменчивость численности красно-серой полевки зависит и от третьего фактора, обусловленного совместным обитанием видов-доминантов.

Если на высотах 600–800 м численность красно-серой полевки максимальна, то скорость ее нарастания и интенсивность размножения минимальны, а скорость отхода перезимовавших зверьков максимальна. Совпадение высотных поясов с высокой численностью, малой скоростью ее изменения и низкой репродуктивной активностью на высотах 600–800 м связано с «включением» плотностно-зависимых механизмов регуляции численности [19, 21]. На высотах более 1000 м численность полевок значительно ниже, поэтому механизмы регуляции либо не включаются вообще, либо работают не столь эффективно, в результате наблюдаются более высокие интенсивность размножения и темпы изменения численности.

Таким образом, по общей численности, численности половых и возрастных классов, а также по величине их изменчивости вся заселенная красно-серой полевкой территория разделяется на два высотных диапазона: оптимальных (600–800 м над ур. моря) и пессимальных (свыше 1000 м над ур. моря) условий обитания. Но так как изменения численности в этих поясах синхронны, есть все основания считать, что на обследованной территории (около 25 км^2) обитает единая популяция красно-серой полевки [1, 10, 11].

Вполне очевидно, что в пределах высотного диапазона 600–1000 м находится хорологическое ядро популяции. На территориях, расположенных выше ядра, численность красно-серой полевки бывает высока только в отдельные, наиболее благоприятные годы, а в остальные она ниже, чем в ядре.

Выделенные пояса не имеют репродуктивного барьера, а перемещение животных между ними осуществляется преимущественно в периоды максимального размножения полевок и различается по годам.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН и УрО РАН (12–П–4–1068, 12–С–4–1012).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Шварц С. С.** Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.
2. **Флинт В. Е.** Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. — М.: Наука, 1977. — 183 с.
3. **Hansson L., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W.** Regional differences in dynamics of bank vole populations in Europe // Polish Journ. of Ecology. — 2000. — Vol. 48, Suppl. — P. 163–177.
4. **Зимина Р. П.** Закономерности вертикального распространения млекопитающих (на примере Северного Тянь-Шаня). — М.: Наука, 1964. — 147 с.

5. **Штильмарк Ф. Р.** Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. — М.: Наука, 1965. — С. 5–54.
6. **Большаков В. Н.** Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. — М.: Наука, 1972. — 200 с.
7. **Садыков О. Ф., Большаков В. Н., Баженов А. В.** Пространственная структура горных популяций лесных полевок // Экология. — 1984. — № 4. — С. 58–64.
8. **Жигальский О. А., Наумов Р. Л., Жарикова Е. Н.** Взаимоотношения двух видов лесных полевок Западного Саяна // Экология. — 1987. — № 3. — С. 47–52.
9. **Жигальский О. А., Белан О. Р.** Пространственно-временная динамика полевок в гетерогенных местообитаниях Иремельского горного массива // Зоол. журн. — 2004. — № 2. — С. 1–8.
10. **Жигальский О. А., Белан О. Р.** Демографическая и пространственная структура населения красной полевки (*Clethrionomus Rutilus*) в гетерогенных местообитаниях: сопряженный экологический анализ // Зоол. журн. — 2006. — Т. 85, № 6. — С. 747–759.
11. **Жигальский О. А., Белан О. Р.** Сопряженный анализ пространственной и демографической структуры населения красно-серой полевки в гетерогенных местообитаниях // Зоол. журн. — 2006. — Т. 85, № 11. — С. 1370–1381.
12. **Виноградов В. В.** Состав и структура населения мышевидных грызунов лесного пояса Саян и Кузнецкого Алатау // Зоол. журн. — 2011. — Т. 90, № 3. — С. 351–359.
13. **Виноградов В. В.** Экологическая оценка сообществ мышевидных грызунов лесного пояса гор юга средней Сибири // Экология. — 2011. — № 3. — С. 197–204.
14. **Лямкин В. Ф.** Зоогеография и экология млекопитающих межгорных котловин байкальской рифтовой зоны: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Петрозаводск, 2004. — 62 с.
15. **Симонов П. С., Симонов С. Б., Симонова Т. Л.** Высотно-поясное распределение мышевидных грызунов на примере хребта Ливадийского (Южное Приморье) // География и природ. ресурсы. — 2008. — № 3. — С. 96–102.
16. **Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А.** Методы изучения грызунов в полевых условиях. — М.: ЛКИ, 2008. — 416 с.
17. **Окулова Н. М.** Размножение и смертность в популяциях красной полевки и основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, № 11. — С. 1703–1714.
18. **Жигальский О. А.** Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus* Schreber, 1780) // Экология. — 1994. — № 3. — С. 50–60.
19. **Жигальский О. А.** Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, № 9. — С. 1078–1106.
20. **Mamina V., Zhigalsky O.** Density-dependent regulatory mechanisms of the generative potency in the males of a bank vole myodes glareolus // Acta Theriologica. — 2008. — Vol. 53, N 2. — P. 175–184.

Поступила в редакцию 23 декабря 2011 г.