

УДК 574.3:591.5:599

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ФРАГМЕНТАЦИИ ЛЕСОВ

К. З. Омаров

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

Показано, что реакции популяций мелких млекопитающих на фрагментацию лесов определяются характером и глубиной специализации видов. Общим следствием фрагментированности местообитаний для большинства видов мелких млекопитающих является перестройка популяционной системы в метапопуляцию. Такая перестройка популяций носит адаптивный характер, т.к. позволяет поддерживать наиболее оптимальную структуру в ядре популяции.

It's been shown that reactions of populations of small mammals to the forest fragmentation are managed by the nature and depth of specialization of species. Overall effect of habitat fragmentation for many species of small mammals is the restructuring of population into the meta-population system. The restructuring of populations has an adaptive character because it allows maintaining the optimal structure in the population nucleus.

Ключевые слова: фрагментация местообитаний; популяционная система; метапопуляция; сукцессии; использование территории; демографическая структура.

Keywords: fragmentation of habitats; population system; meta-population; succession; use of territory; demographic structure.

В настоящее время хорошо известно, что практически все биологические виды представляют собой сложноструктурированные популяционные системы [1–10]. В современный период в качестве ведущего фактора динамики популяционных систем стала выступать деятельность человека, одним из важнейших экологических следствий которой является фрагментация местообитаний. В первую очередь фрагментация местообитаний затрагивает пространственную организацию популяций животных, определяющую характер связи популяций со средой. Одним из наиболее массовых видов антропогенных воздействий, приводящих к фрагментации местообитаний, является рубка лесов, в результате которой, как правило, обедняются коренные экосистемы и происходят нежелательные качественные изменения в составе фауны за счет внедрения и широкого распространения новых видов, замены одних фаунистических комплексов другими, сокращения ареалов лесных видов [11–13]. Такой традиционный подход к негативным последствиям фрагментации лесов сложился в результате изучения сплошных концентрированных рубок на больших территориях, приводящих к изменению облика всего ландшафта [14–16]. В то же время значительно меньше исследовался процесс влияния локальной фрагментации лесов на популяции животных и конкретные механизмы, приводящие к перестройке популяционной системы.

В качестве моделей для решения данной проблемы более всего подходят виды, эволюционно тяготеющие к r -стратегии, которые наиболее отзывчивы на внешние воздействия через изменения численности, демографической и пространственной структуры, внутривидовой организации и др., адаптирующие их к новым условиям. К их числу можно отнести и филетически компактную группу микромаммалия, к которой в основном относят грызунов и насекомоядных, отличающихся широким распространением и хорошей изученностью в популяционном и ценоотическом отношениях.

Целью данной работы является выявление особенностей протекания сукцессионных процессов при формировании популяционной системы мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов.

Методы исследований

Опытные участки располагались в разных высотных поясах: пойменных лесах Северо-Западного Прикаспия, березово-сосновых лесах внутринегорного пояса

(северный склон г. Зуберха, 1000 м н.у.м.) и высокогорного пояса (северо-западный склон Богосского хребта, 2100 м н.у.м.) Восточного Кавказа.

Для оценки динамики популяционных показателей использовались численность, масса тела, уровень плодовитости, половая и возрастная структура. Численность оценивалась по результатам относительных учетов (на 100 ловушко/суток). Относительные учеты численности проводились методом ловушко-линий с использованием давилок типа Геро [17].

При определении возрастной структуры популяций всех добытых животных разделяли по линейным размерам особей и состоянию репродуктивных органов на две группы: взрослые половозрелые особи и сеголетки.

Результаты и обсуждение

Важнейшим показателем оптимальности местообитаний является численность. Исследования показали, что в результате фрагментации лесов произошло резкое снижение численности (2.5–4 раза) популяций узкоспециализированных лесных видов – кустарниковых полевок подрода *Terricola* (*Microtus major*, *M. daghestanicus*) и лесной сони (*Dryomys nitedula*). В то же время рост численности отмечен для значительно большего числа видов. К их числу относятся типичные эврибионты, с легкостью заселяющие нарушенные биотопы, – лесные мыши рода *Sylvaemus* (*S. uralensis*, *S. fulvipectus*), полевики подвидов серые полевики *Microtus* (*Microtus arvalis*) и общественные *Sumeriomys* (*Microtus socialis*) и виды-агрофилы (*Cricetulus migratorius*) или полусинантропы (*Mus musculus*). Не изменилась численность у видов интразональных ландшафтов, например, у гудаурской полевки (*Chionomys gud*), населяющей в высокогорьях исключительно каменистые биотопы и выходы скал в лесу и у серого хомячка в пойменных лесах Северо-Западного Прикаспия (табл. 1–3).

Таблица 1. Изменения популяционных показателей мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов на северо-западном склоне Богосского хребта (2100 м н.у.м.)

№	Виды грызунов	Популяционные показатели									
		Численность		Масса тела (adultus)		Плодовитость*		ad / juv		ad ♂ / ad ♀	
		К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф
1	<i>Sylvaemus uralensis</i>	4.1 ± 0.24	6.7±0.36	26.3±1.38	31.7±1.26	6.0±0.37	6.3±0.29	1:1.98	2.43:1	1.21:1	1.17:1
2	<i>Cricetulus migratorius</i>	1.4±0.07	3.4±0.22	39.8±1.96	40.7±2.31	5.8±0.45	6.1±0.39	1:1.35	1.88:1	1:1.07	1.03:1
3	<i>Microtus arvalis</i>	–	2.2±0.19	–	40.6±2.16	–	5.2±0.19	–	1:2.61	–	1:1.08
4	<i>Microtus major</i>	3.7±0.34	1.2±0.12	23.8±1.31	23.3±1.24	3.2±0.17	4.1±0.39	1:1.39	1:3.08	1:1.16	2.59:1
5	<i>Microtus daghestanicus</i>	2.5±0.27	1.0±0.14	20.2±1.13	19.8±0.24	2.9±0.31	3.7±0.28	1:1.26	1:2.57	1:1.27	2.97:1
6	<i>Chionomys gud</i>	1.7±0.16	1.2±0.13	44.6±2.43	43.5±2.31	4.3±0.24	4.6±0.20	1:1.27	1:1.49	1.13:1	1.28:1

Таблица 2. Изменения популяционных показателей мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов на северном склоне г. Зуберха (1000 м н.у.м.)

№	Виды грызунов	Популяционные показатели									
		Численность		Масса тела (adultus)		Плодовитость*		ad / juv		ad ♂ / ad ♀	
		К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф
1	<i>Mus musculus</i>	–	1.4±0.19	–	20.6±1.08	–	6.2±0.30	–	1.56:1	–	1.18:1
2	<i>Sylvaemus uralensis</i>	6.5±0.51	9.1±0.43	25.8±1.27	29.2±1.39	6.6±0.25	6.3±0.39	1:2.09	3.67:1	1.32:1	1.15:1
3	<i>Cricetulus migratorius</i>	1.3±0.19	2.4±0.08	39.8±3.08	39.4±2.1	6.7±0.27	6.5±0.24	1:1.25	1:1.12	1.41:1	1.04:1
4	<i>Microtus arvalis</i>	0.8±0.09	2.2±0.20	37.2±1.99	38.8±2.18	4.1±0.37	5.8±0.29	1:1.39	1:3.34	1.12:1	1:1.06

5	Microtus major	2.2±0.1 7	0.8±0.0 6	23.1±1.1 9	24.8±0.8 7	3.7±0.2 3	4.4±0.3 6	1:1.6 5	1:3.7 9	1:1.0 5	1.29: 1
6	Dryomys nitedula	3.4±0.2 4	0.8±0.1 7	48.5±2.2 6	39.7±2.3 6	5.0±0.3 1	2.8±0.1 9	1:1.7 9	1:2.8 5	1.08: 1	1:3.0 2
7	Microtus socialis	-	0.5±0.0 9	-	24.6±1.1 9	-	5.1±0.4 1	-	1:2.5 6	-	1.11: 1

Помимо численности важную информацию о состоянии популяции несет и демографическая структура. Как известно, в естественных условиях демографическая структура популяций формируется под воздействием целого ряда факторов и является отражением их динамики [18]. Демографический ответ популяций на фрагментацию лесов определяется как интенсивностью воздействия, так и биологической спецификой популяционных систем, активно противостоящим стрессирующим воздействиям.

Таблица 3. Изменения популяционных показателей мелких млекопитающих в условиях фрагментации лесов в пойме Терека

№	Виды грызунов	Популяционные показатели									
		Численность		Масса тела (adultus)		Плодовитость*		ad / juv		ad ♂ / ad ♀	
		К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф	К	Ф
1	Mus musculus	3.5±0.28	6.8±0.3 2	19.2±0.8 8	22.9±0.9 7	6.6±0.3 8	6.8±0.3 5	1:1.5 5	2.26:1	1.09: 1	1:1.0 7
2	Sylvaemus fulvipectus	1.7±0.13	3.2±0.2 7	27.4±1.3 1	26.2±1.1 8	4.7±0.2 6	6.9±0.2 3	1:1.3 1	1:3.45	1.21: 1	1.03: 1
3	Dryomys nitedula	2.9±0.27	0.7±0.1 1	45.6±2.4 6	37.9±1.9 1	5.6±0.2 2	3.1±0.1 5	1:1.6 1	1:3.17	1:1.1 2	1:2.2 7
4	Microtus socialis	1.9±0.16	3.8±0.1 7	23.8±1.2 4	24.2±1.2 7	4.6±0.2 2	5.7±0.3 4	1:1.2 4	1:2.79	1.14: 1	1:1.0 6
5	Cricetulus migratorius	0.9±0.06	2±0.09	36.2±1.8 8	37.1± 3.5	6.9±0.2 9	7.2±0.2 3	1:1.7 4	1:1.87	1.19: 1	1.39: 1

Примечания: К – контрольный участок со сплошным лесным массивом без фрагментации; Ф – участок леса, фрагментированный рубками;

* Среднее количество эмбрионов или плацентарных пятен на одну размножающуюся самку.

В наших исследованиях изменения демографических показателей в фрагментированных лесах имели различный тренд. Так, в популяциях кустарниковых полевок произошел компенсаторный рост уровня плодовитости (на 19–28%) и соответственно доли сеголеток, а половое соотношение заметно сместилось в сторону преобладания самцов на 7–31%. Интересно, что проявление последней закономерности снижается при сравнении полученных данных по высотному градиенту от высокогорий (2100 м н.у.м.), где рост доли самцов составлял 20–30%, к среднегорьям (1000 м н.у.м.) – 7% (табл. 1, 2; рис. 1). Увеличение доли самцов во фрагментированных местообитаниях является показателем неблагоприятности местообитаний [19].



Рис. 1. Общая схема реакций популяций специализированных лесных видов мелких млекопитающих на фрагментацию лесов

Полученные в наших исследованиях данные по изменению половой структуры кустарниковых полевков в условиях фрагментации лесов в целом согласуются с популяционным трендом мелких млекопитающих в антропогенных ландшафтах, чего нельзя сказать о характере изменений возрастной структуры. Известно, что в антропогенных ландшафтах, как правило, сокращается доля прибылых особей. В наших же исследованиях получена прямо противоположная картина. В данном случае эта специфика обусловлена тем, что компенсаторный рост плодовитости на участках фрагментации лесов приводит к росту сеголеток на этих территориях. При этом интенсификацию размножения кустарниковых полевков можно рассматривать в качестве примера неспецифичности популяционных реакций [20]. При этом нельзя не отметить, что на фрагментированных участках леса темпы роста плодовитости ниже темпов роста прибылых особей (табл. 1, 2). Очевидно, это связано с тем, что одновременно с ростом плодовитости на фрагментированном участке идет активная эмиграция взрослых половозрелых особей в более благоприятные биотопы. В результате окончательно складывающаяся возрастная структура в популяции кустарниковой полевки отражает суммарный эффект перечисленных процессов.

Как мы отметили выше, другим специализированным лесным видом, численность которого снизилась в условиях фрагментации леса, является лесная соня. Как и для популяций кустарниковых полевков, для лесной сони характерно увеличение доли прибылых особей в зоне фрагментации леса, но при этом, в отличие от кустарниковых полевков, у лесной сони имеет место снижение уровня плодовитости на участке фрагментации леса. Очевидно, рост доли сеголеток связан исключительно миграцией взрослых особей (в основном самцов) на ненарушенные рубкой участки леса. Интересно, что, в отличие от кустарниковых полевков, у лесной сони на участке фрагментации леса происходит заметное снижение показателей массы тела (на 15–19%) и уровня плодовитости, а в половой структуре популяции отмечается рост доли самок (табл. 2, 3; рис. 1).

Различия в популяционном ответе кустарниковых полевков и лесной сони обусловлены тем, что для лесной сони фрагментация лесов приводит к более глубокой депрессии, так как сокращаются пригодные местообитания, запасы кормов (семена древесных пород), убежища, жилища и др., что прямо сказывается на снижении массы тела и плодовитости животных. Для типичных зеленоядов кустарниковых полевков фрагментация лесов не приводит к существенным изменениям трофической ниши и их кормовая база практически не изменяется.

Таким образом, в условиях фрагментации леса изменения в популяционной системе кустарниковых полевков происходят за счет двух процессов – повышения миграционной активности и смертности. В этих условиях популяционная реакция направлена на компенсацию этих потерь за счет повышения плодовитости. В то же время для популяций кустарниковых полевков и лесных сонь изменение

демографической структуры в условиях фрагментации лесов идет за счет активных миграций.

Полученные данные свидетельствуют о том, что важным популяционным следствием фрагментации лесов является дробление непрерывной популяции на субпопуляции, которые существенно отличаются по популяционным показателям от исходной популяции (табл. 1–3). Можно говорить о том, что в данном случае популяционная система проявляет признаки метапопуляции с характерными для нее динамичностью локальных популяций и передвижением особей из одной субпопуляции в другую. Причем, на примере кустарниковых полевков и лесной сони, очевидно, что наиболее упитанные и соответственно с более высоким иерархическим статусом особи первыми мигрируют и занимают территории, прилежащие к зоне фрагментации, соответственно в зоне, подверженной рубкам, остаются менее упитанные особи с низким иерархическим статусом, уровень конкурентноспособности которых значительно ниже. Интересно, что аналогичные явления, но с более ярко выраженным разделением на субпопуляции, характерны и для предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) во фрагментированных террасным земледелием агроландшафтах [21–28]. Очевидно, что в природных популяциях имеют место разные стадии формирования метапопуляции. Это определяется как видоспецифичностью, так и характером фрагментированности местообитаний.



Рис. 2. Общая схема реакций популяций видов эврибионтов на фрагментацию лесов

В отличие от кустарниковых полевков и лесной сони для большинства видов мелких млекопитающих более благоприятными местообитаниями оказались фрагментированные участки леса, о чем свидетельствует рост их численности. К этой группе относятся эврибионты, в том числе полусинантропы (домовая мышь) и агрофилы (обыкновенная полевка, серый хомячок), как правило, предпочитающие антропогенные территории. Для них также можно выделить два вектора изменения популяционных показателей. В первом случае (желтобрюхая мышь, обыкновенная и общественная полевки) рост численности идет за счет увеличения плодовитости и соответственно доли сеголеток в возрастной структуре популяции, а во втором случае (малая лесная и домовая мыши) – за счет миграций половозрелых особей на фрагментированные участки леса. При этом уровень плодовитости остается стабильным, что и отражает возрастная структура популяции на этих участках (табл. 1–3; рис. 2). Во втором случае, с учетом активных миграций, для популяционной системы характерны признаки метапопуляции, а образующиеся субпопуляции отличаются по использованию территории и демографическим показателям.

Интересно, что средние показатели массы тела в субпопуляциях малой лесной и домовой мыши достоверно отличаются (табл. 1–3). Это доказывает то, что на

более благоприятные биотопы, образовавшиеся в результате фрагментации лесов, иммигрируют не все взрослые особи с соседних участков, а в основном особи с более высоким иерархическим статусом. Среди исследованных видов такая картина характерна только для видов с исходно высокой численностью (малая лесная мышь, домовая мышь).

Из полученных данных следует, что для популяций с исходной низкой численностью (желтобрюхая мышь, обыкновенная и общественная полевки) возникающие более благоприятные местообитания в конечном итоге приводят к росту их численности за счет снижения смертности и миграций, но при этом более быстрым и эффективным механизмом роста плотности является увеличение интенсивности размножения. В то же время для популяций, исходная численность которых достаточно высока (малая лесная и домовая мыши), появление более благоприятных условий среды приводит к снижению смертности в популяции, но при этом не сказываются на репродуктивном потенциале. При изначально высокой численности этого оказывается достаточно для дальнейшего роста популяции (табл. 1-3, рис. 2). Такие реакции популяций более рациональны и с точки зрения использования популяционного ресурса, который полностью задействуется только в экстремальных ситуациях. Единственным видом, не вписавшимся в описанные выше реакции и не образующим популяционную систему в ответ на фрагментацию местообитаний, является серый хомячок. Это объясняется тем, что для серого хомячка в силу экологии и особенностей пространственно-этологической структуры свойственна достаточно высокая стабильность популяционных показателей.

Таким образом, на примере анализа популяционных реакций модельных видов мелких млекопитающих можно констатировать, что фрагментация лесных местообитаний отражается на изменении численности, структуры и пространственной организации популяций. Снижением численности на фрагментацию лесов реагируют популяции узкоспециализированных лесных видов мелких млекопитающих, в то время как для популяций широко распространенных видов отмечается рост численности. Общим следствием фрагментированности лесных местообитаний для большинства видов мелких млекопитающих является дробление большой непрерывной популяции и образование популяционной системы с признаками метапопуляции, в которой субпопуляции занимают образующиеся фрагменты мест обитания и отличаются по основным популяционным показателям. Такая популяционная система носит адаптивный характер к большому разнообразию местных условий, что, с одной стороны, увеличивает генетическое разнообразие популяций и способствует более эффективному проявлению генетического отбора, а с другой – позволяет поддерживать наиболее оптимальную структуру в ядре популяции.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение»).

ЛИТЕРАТУРА

1. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. С. 507-526.
2. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
3. Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in an urbanization gradient // Acta theriologica. 1978. Vol. 23. P. 345-358.
4. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
5. Сулей М. Жизнеспособность популяций. М.: Мир, 1989.
6. Hanski I. and Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation // Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution / ed. I. Hanski and O. Gaggiotti. London: Academic Press, 1997. P. 5-26.
7. Северцов А.С. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 5. С. 517-526.

-
8. Шилов И.А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1029–1047.
 9. Ovaskainen O., Hanski I. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes // Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations / ed. I. Hanski and O. Gaggiotti. Elsevier Inc. 2004. P. 73–150.
 10. Хански И. Ускользящий мир. М.: ТНИ КМК, 2010. 340 с.
 11. Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 2. С. 5–19.
 12. Anthropogenic effects on dynamics of the mountain landscapes of Eastern Caucasus / M.-R.D. Magomedov, E.G. Achmedov, K.Z. Omarov, Y.A. Jarovenko, N.I. Nasrulaev, R.A. Murtazaliev // Czlowiek i Przyroda (The sustainable development). 2000–2001. N 13–14. P. 39–56.
 13. Антропогенная трансформация горных ландшафтов Восточного Кавказа / М.-Р.Д. Магомедов, Э.Г. Ахмедов, К.З. Омаров, Ю.А. Яровенко, Н.И. Насруллаев, Р.А. Муртазалиев // Вестн. Дагест. науч. центра. 2001. № 10. С. 55–66.
 14. Курхинен Ю.П. Воздействие сплошных концентрированных рубок на кормовые ресурсы и численность растительноядных млекопитающих Карелии // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 18–31.
 15. Курхинен Ю.П., Кутенков А.Н. Мелкие млекопитающие как индикатор последствий фрагментации коренных сосновых лесов Восточной Фенноскандии // Биологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-Запада России. Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2001. С. 255–262.
 16. Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 206 с.
 17. Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 228 с.
 18. Магомедов М.-Р.Д., Ахмедов Э.Г., Яровенко Ю.А., Омаров К.З. Половая и возрастная структура популяций аргали в южной части Монголии // Вестн. Дагест. науч. центра. 2004. № 17. С. 49–54.
 19. Большаков В.Н., Бердюгин К.И. Млекопитающие Уральских гор в естественных и антропогенных условиях // Млекопитающие горных территорий. М.: ТНИ КМК, 2005. С. 27–31.
 20. Шилова С.А. Состояние популяций мелких млекопитающих в условиях критических антропогенных нагрузок // Экология популяций: структура и динамика: сб. ст. Ч. 1. М.: Наука, 1995. С. 144–159.
 21. Магомедов М.-Р. Д., Омаров К.З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39–45.
 22. Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus Raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 3. С. 123–133.
 23. Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). Сообщение 1. Использование пространства в летний период // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 12. С. 1457–1464.
 24. Омаров К.З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах Горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы: дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 1995. 220 с.
 25. Омаров К.З. Специфика формирования пространственно-этологической структуры предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях террасного земледелия на Восточном Кавказе // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: ТНИ КМК, 2005. С. 156–158.
 26. Омаров К.З. Краевой эффект при формировании населения мелких млекопитающих во фрагментированных террасным земледелием агроландшафтах Восточного Кавказа // Проблемы региональной экологии. 2007. № 6. С. 166–173.
 27. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Принципы функционирования популяций и сообществ гемиагрофилов в условиях горного земледелия на Восточном Кавказе. Популяции // Вестн. Дагест. науч. центра. 2006. № 26. С. 30–35.
 28. Омаров К.З., Магомедов М.-Р.Д. Механизм формирования метапопуляции предкавказского хомяка (*Mesocricetus raddei*) в условиях агрикультурного террасного земледелия на Восточном Кавказе // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 354.

Поступила в редакцию 12.08.2011 г.
Принята к печати 23.12.2011 г.