

Выживаемость и репродуктивная ценность разных когорт в популяции ондатры (*Ondatra zibethicus* L.)

© 2022. Н. С. Коротин¹, д. б. н., зав. лабораторией,
В. В. Ширяев², д. б. н., в. н. с.,

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202,

²Всероссийский научно-исследовательский институт
охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б. М. Житкова РАН,
610020, Россия, г. Киров, ул. Преображенская, д. 79,
e-mail: nsk@ipae.uran.ru, shiryayev49@mail.ru

Получены количественные оценки ряда демографических параметров популяции ондатры. Исследование основано на данных промысловых проб ондатры (всего 2018 особей) и сведений о плодовитости 868 самок. Проанализированы возрастные распределения ондатры из популяций в дельте реки Или. Впервые изучены изменения удельной выживаемости и репродуктивной ценности разных когорт ондатры на протяжении жизни поколения. Выживаемость самок оказалась несколько выше таковой самцов во всех возрастных группах. Начиная с возраста 1+, выживаемость как самцов, так и самок резко падает. Максимальная удельная выживаемость в возрастном интервале 0+– 1+ характерна для животных первой когорты, минимальная – для второй, самой многочисленной. По мере старения когорты картина соотношения величин удельной выживаемости меняется. В старших возрастных классах максимальная выживаемость свойственна животным последней, третьей когорты. Это приводит, по мере старения поколения, к существенному перераспределению в популяции представительства особей разных когорт в пользу третьей (до 75%). В результате, наибольшее число потомков в течение жизни приносят самки этой когорты (в 1,24–1,57 раза больше, чем представители первой и второй когорты), что свидетельствует о высокой репродуктивной ценности самок третьей когорты и их важности для динамики численности популяции в целом. Значимых различий в плодовитости самок из разных когорт не обнаружено, то есть различия в репродуктивной ценности ондатр, принадлежащих к разным когортам, возникают в связи с разницей в удельной выживаемости. Количество выживших на следующий год представителей первых двух когорт вполне достаточно для формирования родительского ядра популяции в отличие от более мелких полёвок, у которых репродуктивное ядро популяции формируется именно за счёт третьей когорты. Ондатра сохраняет свойственный более мелким полёвкам механизм формирования репродуктивного ядра популяции на следующий год, однако он не имеет для неё определяющего значения.

Ключевые слова: популяция, выживаемость, репродуктивная ценность, динамика численности, когорта, *Ondatra zibethicus*.

Survival and reproductive value of different cohorts in the muskrat population (*Ondatra zibethicus* L.)

© 2022. N. S. Korytin¹ ORCID: 0000-0001-7751-0824[†]
V. V. Shiryayev² ORCID: 0000-0002-4549-5727[†]

¹Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
202, St. 8 Marta, Yekaterinburg, Russia, 620144,

²Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
of the Russian Academy of Sciences,
79, Preobrazhenskaya St., Kirov, Russia, 610020,
e-mail: nsk@ipae.uran.ru, shiryayev49@mail.ru

A few demographic parameters of the muskrat population have been obtained. The study is based on data from trapping muskrat samples (total 2018 individuals) and information on the fertility of 868 females. Variation in the cohort's survival rate and reproductive value were studied for the first time on the basis of the muskrat population age distribution in the Ili River delta. The females specific survival rate was slightly higher than males in all age intervals. Both males and females survival rate was dramatically reduced starting at the age 1+. Maximal specific survival rate in the 0+ – 1+

age interval is typical for animals of the first cohort, minimal – for the second, which is most numerous. The picture of specific survival rate changes as cohort is growing older. In older age classes, the maximum survival rate turn out to last, third cohort. So, in the last age class the largest part of individuals belong to the third cohort (75%). As a result, the largest number of offspring is brought by females of this cohort (1.24–1.57 times more than representatives of the first and second cohorts). This is indicating the highest reproductive value of the third cohort females. No significant discrepancy in the fertility of females from different cohorts were found. That is, differences in the reproductive value of muskrats belonging to different cohorts arise due to the difference in specific survival rate. The number of representatives of the first two cohorts, which survived for the next year, is quite enough to form the population parent number. The muskrat retains the mechanism of forming next year reproductive core, which is typical to small voles, but it does not have a determining value for it.

Keywords: population, survival, reproductive value, dynamics, cohort, *Ondatra zibethicus*.

Для большинства видов мелких полёвок свойственны высокая плодовитость и малая продолжительность жизни (чуть больше года), что, в зависимости от влияния различных факторов, определяет изменения численности популяций. Полёвки могут приносить до трёх и более приплодов за сезон размножения. Однако высокая смертность приводит к тому, что зиму переживает незначительная часть популяции. Более успешному выживанию мелких полёвок способствует механизм задержки роста и созревания у третьей когорты, увеличивающий её продолжительность жизни. Этот механизм разные авторы именуют альтернативными путями развития либо разными типами онтогенеза [1–7]. Ондатра гораздо крупнее, чем серые и лесные полёвки, и масса её превышает среднюю массу последних более чем десятикратно. В соответствии с концепцией r-K-континуума, вид с такими размерами должен иметь существенно более высокую выживаемость и более низкую плодовитость. Работы по проведению подробного демографического анализа популяционных параметров ондатры отсутствуют и выполнены впервые в истории изучения вида. В связи с этим исследование изменений этих параметров у ондатры актуально как с точки зрения изучения механизмов динамики численности видов, так и для использования этих показателей в имитационном моделировании этого процесса. Ондатра – один из немногих относительно долгоживущих видов грызунов, к которому можно применить современные методы демографического анализа.

Цель работы: на примере ондатры получить оценки основных демографических параметров популяции – выживаемости, величины репродуктивного вклада, приспособленности животных, и сопоставить эти параметры у животных, принадлежащих к разным когортам, появившимся в течение одного сезона размножения.

Объекты и методы исследования

Материалом для исследований послужили данные промысловых проб ондатры ($n = 2018$ особей, в том числе 1044 самца), полученные В.В. Ширяевым в промысловые сезоны 1972–1976 гг. в правобережье дельты р. Или, где уникальная популяция вида исчезла в течение семи лет в связи с усыханием водоёмов из-за зарегулирования стока реки плотиной Капчагайского гидроузла в 1969 г. Сбор проб осуществляли ежегодно в период с середины сентября до середины октября. Отлов животных вели на постоянных ловчих линиях (за исключением 1973 г., когда материал был собран от охотников-промысловиков) с одинаковым промысловым усилием в течение всего периода [9]. Каждая ловчая линия состояла из 100 капканов, ежегодно выставляемых на одном и том же маршруте протяжённостью 2 км. Проверку осуществляли ежедневно, срок экспозиции составлял 5 суток. Для оценки численности и структуры популяции применяли метод суммирующих таблиц [10, 11].

После публикаций В.С. Смирнова в зарубежной литературе появились практически сходные методы оценки численности [12–17]. Метод основан на одновременном использовании сведений о количестве и возрасте животных в промысловых пробах, взятых за несколько лет. Суммирующие таблицы позволяют снизить влияние избирательности отлова на структуру выборки, поскольку у ондатры, как и у ряда других видов грызунов, преимущественно добываются взрослые особи [18]. Метод позволяет получить оценку абсолютной численности и структуры популяции животных, изначально обитавших на данной территории и отловленных не только в первый год их жизни, но и в течение нескольких последовательных лет. Для этого к числу животных, пойманных в год отлова, прибавляется количество животных 2-х, 3-х, 4-х-летнего возраста, пойманных

в последующие три года, но принадлежащих по срокам рождения к определённой когорте. Метод позволяет оценить общее количество животных, обитавших на исследуемой территории, но не пойманных в первый год отлова, и существенно уточнить структуру популяции. Одновременное использование метода ловчих линий при сборе материалов и метода В.С. Смирнова при его обработке позволяет считать оценки численности и структуры популяции, полученные по суммирующим таблицам, достаточно близкими к реальным.

Возраст ондатр определён по комплексной методике с использованием принятых методов [19, 20] и с последующей корректировкой по эталонам зубов ондатр с известным возрастом [21], полученных в результате мечения зверьков. Возраст определяли по относительным признакам – размеру коронки и коренной части зуба [22] в связи с тем, что, как показали исследования [23, 24], использование регистрирующих структур зуба или кости для определения точного возраста у ондатры затруднено. Особенности строения зубной системы у полёвок (постоянный рост в течение жизни) и формирования линий склеивания в костях (мандибуле) позволяют определить возраст ондатры лишь с точностью до года.

При определении показателей выживаемости, удельной выживаемости и прироста численности использовали стандартные приёмы [25, 26]. Оценка численности каждого из возрастных классов в когорте (S_x), полученная с помощью суммирующих таблиц (табл. 1), не требует введения поправки на скорость изменения численности, поэтому выживаемость l_x (вероятность новорожденного или сеголетка дожить до возраста x) определяли по формуле (1):

$$l_x = S_x/S_0, \quad (1)$$

где S_0 – численность сеголетков, S_x – численность возрастных классов 1+; 2+; 3+. Величина x , соответственно, равна 1, 2, 3.

Оценка удельной выживаемости (p_x , выживаемость в единицу времени, в данном случае – за год) получена по формуле (2):

$$p_x = 1 - (l_x - l_{x+1})/l_x. \quad (2)$$

Плодовитость определяли по плацентарным пятнам, сохраняющимся в рогах матки самок в течение сезона размножения. Для повышения точности анализа были привлечены сведения по размножению и демографической

структуре популяции ондатры в 1966–1972 гг., любезно предоставленные сотрудниками Балхашской экспедиции ВНИИОЗ Б.А. Лариным, С.В. Мараковым и Б.Д. Злобиным. В целом, за период с 1966 г. по 1976 г. в анализе были использованы как собственные материалы, так и сведения о плодовитости, полученные от перечисленных выше коллекторов, в сумме составившие выборку численностью 868 взрослых самок, добытых на территории стационара ВНИИОЗ в дельте р. Или. Проводили попарные множественные сравнения среднего числа плацентарных пятен в 6 возрастных группах (три когорты возраста 1+ и три когорты возраста 2+) в каждом сезоне сбора материала. Использовали t -критерий и поправку Холма–Бонферрони. В тексте приведены средние значения плодовитости и ошибки среднего. Репродуктивную ценность (V_x), как специфическое для каждого возраста ожидание будущего потомства, оценивали по формуле 3 [27]:

$$V_x = m_x + \sum (l_{x+1}/l_x) m_{x+1}, \quad (3)$$

где m_x – число самок, рождаемое каждой самкой в возрасте x .

Термин «когорта» употребляли в обычном его понимании, как совокупность особей, родившихся за один непродолжительный промежуток времени [25, 26, 28, 29]. Другими словами, термин «когорта» можно определить как «совокупность особей, родившихся в период массового появления выводков». В сезон размножения у ондатры выделено три таких совокупности. Между волнами интенсивного щенения отчетливо проявляются периоды понижения интенсивности или полного его прекращения длительностью до нескольких недель [30]. В дельте р. Или первая волна интенсивного щенения наступает с последней декады апреля – по май включительно (первая когорта); вторая волна – июнь-июль (вторая когорта), третья волна – август-сентябрь (третья когорта). Термином «поколение» называли совокупность особей, родившихся в текущем сезоне размножения (сумма когорт данного года рождения).

Результаты и обсуждение

Численность ондатры на участке в дельте р. Или сначала возрастала, а затем резко снизилась к концу периода наблюдений из-за обсыхания водоёмов (табл. 1).

Полученные по суммирующей таблице значения численности позволяют считать

среднюю скорость изменения численности за 4 года близкой к нулю. Учитывая, что ондатре присущи достаточно короткие ряды возрастных распределений (животные возрастом 3+ встречаются крайне редко), полагаем, что усреднённое поколение животных, родившихся за четырёхлетний период в 1972–1975 гг. будет соответствовать условно стабильному случаю. Соответствующие показатели выживаемости поколения ондатры приведены в таблице 2.

Максимальная удельная выживаемость характерна для возрастного интервала 0+–1+. За период от момента начала отлова до следующей осени доживает 43,5% ондатр. В следующем возрастном интервале удельная выживаемость резко снижается, до возраста 2+ доживает только 26% однолетних животных. Ещё более резкое снижение удельной выживаемости наблюдается в последнем возрастном интервале – до возраста 3+ доживает только 4,2% двухлетних животных. Принципиально сходная картина изменений удельной выживаемости получена и при обработке материалов [8] из другого региона – дельты р. Амударьи.

Удельная выживаемость самцов и самок сохраняет общее сходство с характером изменений выживаемости, рассчитанной для поколения в целом. Самкам свойственна несколько более высокая удельная выживаемость во всех возрастных классах. Это приводит к некоторому превалированию самок во взрослой (1++) части популяции. Более высокая выживаемость самок, возможно, связана с избирательным (повышенным) отловом самцов из-за особенностей их поведе-

ния – охраной участка, выходом на кормёжку первыми и др.

Наибольшая удельная выживаемость в первый год жизни (0,65) оказалась у первой когорты, наименьшая – у второй (0,36), наиболее многочисленной (табл. 3). Величина выживаемости третьей когорты (0,44) заняла промежуточное положение.

На следующий год удельная выживаемость животных, принадлежащих к первой когорте, падает, и в возрастном интервале 1+–2+ она оказывается наименьшей. До возраста 2+ доживает только около 9% животных 1+ или около 6% от первоначальной осенней численности когорты. Во второй когорте до возраста 2+ доживает 22% животных 1+ или около 8% от первоначальной осенней численности. Удельная выживаемость третьей когорты достаточно высока как в первый год жизни, так и во второй. До возраста 2+ в этой когорте доживает почти половина животных 1+ или 21,8% от первоначальной осенней численности.

Столь резкое изменение удельной выживаемости в разных когортах по мере увеличения возраста приводит к существенному перераспределению доли разных когорт в составе поколения по мере его старения (табл. 4).

Животные, принадлежащие к первой когорте, полностью погибают в течение первых 2-х лет жизни, в то время как особи из второй и третьей когорты доживают до следующего года. Доля самой значительной по численности второй когорты по мере увеличения возраста понижается и составляет четверть от общей численности поколения в последнем

Таблица 1 / Table 1
Добыча и численность ондатры на участке ареала в дельте р. Или
Muskrat harvest and number in the study area (Ili River delta)

Год / Year	1972	1973	1974	1975
Добыча, ос. / Harvest, <i>n</i>	557	151	895	304
Численность, ос. / Number, <i>n</i>	777	636	1088	383

Таблица 2 / Table 2
Оценки выживаемости ондатры для усреднённого поколения из дельты р. Или
Estimation of muskrat whole generation survival rate (Ili River delta)

Возраст Age	Численность возрастных классов S_x , особей Age class number, S_x , <i>n</i>	Выживаемость, l_x Survival, l_x	Удельная выживаемость, p_x Specific survival rate, p_x
0+	422,5	1	0,435
1+	183,75	0,435	0,26
2+	47,75	0,113	0,042
3+	2	0,0047	–

Таблица 3 / Table 3

Удельная выживаемость (p_x) ондатр, принадлежащих к разным когортам
Specific survival rate (p_x) of muskrats belonging to different cohorts

Возрастной класс Age class	1-я когорта / First cohort		2-я когорта / Second cohort		3-я когорта / Third cohort	
	S_x	p_x	S_x	p_x	S_x	p_x
0+	94	0,65	206,7	0,36	180	0,44
1+	61	0,087	74,3	0,22	79,7	0,49
2+	5,3	–	16	0,021	39,3	0,026
3+	–	–	0,3	–	1	–

Таблица 4 / Table 4

Соотношение численностей когорт по мере увеличения возраста поколения
Proportion of cohort number in the each generation age class

Возрастной класс Age class	Численность когорты, % от общей численности поколения Cohort size, % of the total generation		
	1-я / first	2-я / second	3-я / third
0+	19,6	43,0	37,4
1+	28,4	34,6	37
2+	8,8	26,4	64,8
3+	0	24,8	75,2

Таблица 5 / Table 5

Оценка величины репродуктивного вклада разных когорт
Calculation of the different cohorts reproductive value

Возрастной класс Age class	Численность самок, S_x Female number, S_x	m_x^*	$S_x m_x$	Численность новорождённых The number of newborns
1-я когорта / First cohort				
1+	30,5	7,67	233,94	250,32
2+	2,65	6,18	16,38	
2-я когорта / Second cohort				
1+	37,2	7,07	263,00	315,24
2+	8,0	6,41	51,28	
3+	0,15	6,41	0,96	
3-я когорта / Third cohort				
1+	39,9	6,71	267,73	392,34
2+	18,7	6,49	121,36	
3+	0,5	6,49	3,25	

Примечание: * – плодовитость, среднее число самок, рождаемое каждой самкой.
Note: * – fertility, average females number which were born by each female.

(3+) возрастном классе. Доля третьей когорты постепенно увеличивается, и в последнем возрастном классе она равна 75%.

Плодовитость ондатр в разных когортах и в разные годы менялась от $9,13 \pm 0,97$ до $20,62 \pm 3,79$ плацентарных пятен на одну самку. Плодовитость незначительно снижается на втором году жизни у всех когорт. В целом, различия в плодовитости разных когорт не были обнаружены. Тем не менее, репродуктивный вклад каждой когорты в численность потомков, продуцируемых поколением, существенно изменяется (табл. 5). Это происходит

за счёт более высокой выживаемости третьей когорты. Достаточно неожиданным оказался тот факт, что наибольшее число потомков производят в течение всей жизни самки третьей когорты. Они приносят потомков в 1,25 раза больше, чем представители 2-й когорты и в 1,57 раза больше, чем представители 1-й когорты. Соответственно, репродуктивная ценность самок третьей когорты (табл. 5) оказывается наивысшей. Можно полагать, что и приспособляемость животных, принадлежащих к этой когорте, также является наивысшей.

Большой репродуктивный вклад самок третьей когорты в общее число потомков поколения обеспечивается более высокой их выживаемостью. Характерно, что в первый год жизни осенняя численность животных этой когорты меньше численности самой крупной второй когорты и составляет в среднем 37,5% от общей численности сеголетков.

Высокую удельную выживаемость третьей когорты в первый год жизни отчасти можно объяснить сравнительно слабой промысловой нагрузкой на неё. Гораздо труднее найти объяснение высокой удельной выживаемости представителей третьей когорты во взрослом состоянии, когда эти ондатры практически не отличаются по размерам от представителей остальных когорт. Априори можно предположить, что, по крайней мере, промысловая компонента смертности у этих животных должна была быть одинаковой с представителями других когорт.

Достижение высокой приспособленности животными третьей когорты, скорее всего, объясняется не генетическими, а иными причинами, поскольку в формировании этой когорты участвуют родители, родившиеся в предыдущем году и принадлежащие ко всем трём когортам. Ондатра, как и многие другие грызуны, является полициклическим видом. Но у ондатры, как правило, в отличие от разных когорт более мелких родственников – серых и лесных полёвок, – сеголетки не размножаются, или в размножении участвует очень небольшая доля особей первой когорты – 2–8% в среднем, максимально до 10–15% [30]. То есть фактически все когорты формируются, в основном, одними и теми же родителями.

По-видимому, высокий уровень приспособленности животных третьей когорты связан с замедлением роста и развития животных этой когорты в зимний период на первом году жизни, как это происходит у мелких видов полевок [31, 32].

Оценивая удельную выживаемость двух первых когорт ондатры в первый год жизни как весьма высокую и вполне достаточную для продуцирования необходимого количества потомков на следующий год по сравнению с более мелкими видами полёвок, мы полагаем, что феномен большей приспособленности третьей когорты является неким «демографическим излишеством» для ондатры. Вполне возможно, что в более суровых условиях (скажем, в высоких широтах) это «излишество» может оказаться единственным фактором, опреде-

ляющим способность ондатры к освоению подобных биотопов и сохранению популяции. Отметим, что появление (формирование) третьей когорты чаще происходит в южных широтах, чем в северных, что связано, как утверждают многие авторы, с продолжительностью периода с плюсовой температурой. Тем не менее, третья когорта формируется не только на юге ареала, но также в его центральной и северной части. Собранные в монографии «Ондатра» [30] информация о числе помётов у самок (таблица 53 монографии) из 21 участка ареала свидетельствует о том, что три когорты в популяции формировались на 16 участках, в том числе, включая Архангельскую и Вологодскую области и ряд областей умеренной зоны. На наш взгляд, фактор высокой приспособленности животных третьей когорты во многом способствовал быстрому распространению ондатры после интродукции на огромном ареале в Евразии.

Заключение

В результате предпринятого исследования получены новые, неизвестные ранее, величины популяционных параметров ондатры, характеризующие демографические особенности разных когорт. Выявлено, что статистические отличия в плодовитости животных разных когорт отсутствуют. Средняя для всей популяции выживаемость непостоянна; максимальная – свойственна животным в возрастном интервале 0+–1+; по мере старения поколения удельная выживаемость резко уменьшается. Среди трёх когорт, формирующихся в поколении, максимальная средняя удельная выживаемость характерна для представителей третьей когорты. Это приводит к тому, что на втором–третьем году жизни доля третьей когорты в общей численности поколения оказывается наибольшей.

Получены данные, свидетельствующие о том, что репродуктивный вклад третьей когорты в общее число потомков, производимых поколением в течение жизни, оказывается максимальным. Соответственно, и репродуктивная ценность самок третьей когорты для сохранения популяции оказывается наивысшей. При этом третья когорта у ондатры не играет в популяции сколько-нибудь явной функциональной роли, характерной для последней когорты более мелких полёвок и заключающейся в создании репродуктивного ядра популяции на следующий год. У ондатры сохраняется специфичный для полёвок механизм, обе-

спечаивающий восстановление численности популяции на следующий год, но при этом продолжительность жизни третьей когорты кратно выше, чем у серых и лесных полёвок.

Проведённые исследования позволили выявить и оценить количественно фундаментальные демографические особенности вида *Ondatra zibethicus*, что позволяет использовать их при имитационном моделировании динамики численности вида и внести коррективы в некоторые теоретические представления, в частности, в концепцию r-K-континуума.

Работа выполнена по государственному заданию (коды тем FУWU-2022-0014 и FNWS-2022-0001).

References

1. Shwarts S.S., Olenev V.G., Kryazhimskiy F.V., Zhigalskii O.A. The study of population dynamics and age structure of the population of rodents on the simulation model // Doklady AN SSSR. 1976. V. 228. No. 6. P. 1482–1484 (in Russian).
2. Shwarts S.S., Olenev V.G., Zhigalskii O.A., Kryazhimskiy F.V. The study of seasonal generations of rodents on the simulation model // Russian Journal of Ecology. 1977. No. 3. P. 12–21 (in Russian).
3. Olenev V.G., Pokrovskiy A.V., Olenev G.V. Analysis of hibernating generations of rodents // Adaptatsii zhivotnykh k zimnim usloviyam. Moskva: Nauka, 1980. P. 64–69 (in Russian).
4. Kryazhimskiy F.V. The mechanism of formation of alternative types of growth and the survival of rodents // Zhurnal obschey biologii. 1989. V. 50. No. 4. P. 481–490 (in Russian).
5. Olenev G.V. Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics (an ecological analysis) // Russian Journal of Ecology. 2002. No. 5. P. 341–350 (in Russian). doi: 10.1023/A:1020213709830
6. Olenev G.V., Grigorkina E.B. Functional structure in populations of small mammals (radiobiological aspect) // Russian Journal of Ecology. 1998. No. 6. P. 447–451 (in Russian).
7. Olenev G.V., Grigorkina E.B. Functional patterns of life activities of rodent populations in the winter season // Russian Journal of Ecology. 2014. No. 6. P. 428–438 (in Russian).
8. Korsakova I.B. Age and sex structure of the muskrat population in the Primorsky region of the Amudarya river delta // Voprosy ekologii promyslovykh zhivotnykh. Moskva: Lesnaya promyshlennost', 1969. P. 33–46 (in Russian).
9. Larin B.A. Studying changing of population density and population composition of muskrat using constant

hunting lines // Questions of zoology: Materialy k 3 soveshchaniyu zoologov Sibiri. Tomsk, 1966. P. 208–209 (in Russian).

10. Smirnov V.S. Methods of counting mammals population // Trudy Instituta biologii UFAN SSSR. V. 39. Sverdlovsk: Sredne-Ural'skoye knizhnoye izdatelstvo, 1964. 88 p. (in Russian).
11. Smirnov V.S. Analysis of Arctic fox population dynamics in Yamal and ways of hunting intensification // Problemy Severa. 1967. No. 11. P. 70–90 (in Russian).
12. Lowe V. Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum // Journal of Animal Ecology. 1969. V. 38. No. 2. P. 425–457. doi: 10.2307/2782
13. Woolf A., Harder J. Population dynamics of a captive white-tailed deer herd with emphasis on reproduction and mortality // Wildlife Monographs. 1979. No. 67. P. 3–53.
14. Downing R. Vital statistics of animal populations / Ed. S. Schemnitz // Wildlife management techniques manual. The Wildlife Society, 1980. P. 247–267.
15. Fryxell J., Mercer W., Gellately R. Population dynamics of Newfoundland moose using cohort analysis // Journal of Wildlife Management. 1988. V. 52. No. 1. P. 14–21. doi: 10.2307/3801050
16. Ferguson S. Use of cohort analysis to estimate abundance, recruitment and survivorship for Newfoundland moose // Alces. 1993. V. 29. P. 99–113.
17. Gove N., Skalski J., Zager P., Townsend R. Statistical models for population reconstruction using age-at-harvest data // Journal of Wildlife Management. 2002. V. 66. No. 2. P. 310–320. doi: 10.2307/3803163
18. Smirnov V.S., Korytin N.S. Selectivity of catching animals and opportunities of its using in ecological research: Preprint of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Center of the Academy of Sciences. Sverdlovsk, 1979. 78 p. (in Russian).
19. Tsygankov D.S., The method for determining the age and life span of muskrats (*Ondatra zibethica*) // Zoologicheskyy zhurnal. 1955. V. 34. No. 3. P. 640–651 (in Russian).
20. Nikiforov L.P. Experience in determining the age of the muskrat in the field // Ratsionalizatsiya okhotnichego promysla. 1958. No. 7. P. 137–141 (in Russian).
21. Korsakova I.B. Methods for age determination in the muskrat by using reference teeth // Hunting. Questions of biology and hunting of hunting animals. Kirov: Volgo-Vyatskoe knizhnoye izdatelstvo, 1970. V. 22. No. 52. P. 85–91 (in Russian).
22. Smirnov V.S., Shwarts S.S. The comparative ecological and physiological characteristics of the muskrat in the forest steppe and the near-polar areas // Trudy Instituta biologii UFAN SSSR. Sverdlovsk: RISO UFAN SSSR. 1959. No. 18. P. 91–139 (in Russian).
23. Klevezal G.A. Recording structures of mammals in zoological research. Moskva: Nauka, 1988. 288 p. (in Russian).

24. Klevezal G.A. Principles and methods of age determination of mammals. Moskva: KMK, 2007. 283 p. (in Russian).
25. Caughley G. Analysis of vertebrate populations. Moskva: Mir, 1979. 362 p. (in Russian).
26. Skalski J., Ryding K., Millspaugh J. Wildlife demography. Analysis of sex, age and count data. Hardbound: Acad. Press., 2005. 656 p.
27. Pianka E. Evolutionary ecology. Moskva: Mir, 1981. 400 p. (in Russian).
28. Bigon M., Kharper Dzh., Taunsend K., Ecology. Individuals, populations and communities V. 1. Moskva: Mir, 1989. 667 p. (in Russian).
29. Shilov I. A. Ecology. Moskva: Vyshaya shkola, 2003. 512 p. (in Russian).
30. Muskrat. Morphology, sistematics, ecology / Eds. V.E. Sokolova, N.P. Lavrova. Moskva: Nauka, 1993. 542 p. (in Russian).
31. Shwarts S.S. Ecological regularities of the evolution. Moskva: Nauka, 1980. 277 p. (in Russian).
32. Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // Zool. Listy. 1971. V. 20. No. 3. P. 229–245.