

## ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ

И. А. Кшнясев, Ю. А. Давыдова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

Исследована многолетняя динамика популяций европейской рыжей и красно-серой лесных полевых в коренных южно-таежных темнохвойных лесах Среднего Урала в период 1995–2004 гг. Наиболее яркой чертой динамики являются трехлетние популяционные циклы, представляющие собой закономерное чередование трех фаз: депрессия, рост, пик. Для лет фазы пика на фоне высокой плотности перезимовавших в начале репродуктивного сезона характерно подавление созревания при-былых животных.

*Ключевые слова:* *Clethrionomys*, популяционный цикл, внутривидовая конкуренция, зависимость от плотности регуляция.

Циклический характер динамики популяций многих видов мелких млекопитающих интригует экологов на протяжении десятилетий, однако идентификация механизмов популяционного цикла остается одной из нерешенных проблем популяционной экологии (Lidicker, 1988; Hanski et al., 1993; Krebs, 1996; Norrdahl, Korpinaki, 2002; Sthenseth et al., 2003 и др.). Важным прикладным аспектом построения теории популяционного цикла является прогнозирование вспышек заболеваемости населения геморрагической лихорадкой с почечным синдромом (ГЛПС), которые происходят в годы пика рыжей полевки — основного резервуара хантавируса Пуумала. По данным Центра государственного санитарно-эпидемиологического надзора, в 2004 г. наблюдалась вспышка ГЛПС в очагах Уральского региона. Цель настоящего исследования — выявление и интерпретация закономерностей многолетней динамики плотности и структуры населения двух видов рода лесных полевых: европейской рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и красно-серой (*Cl. rufocanus* Sundevall, 1846).

**Материалы и методы.** Материал собран на стационарном участке в коренных лесах Висимского государственного природного биосферного заповедника (южная темнохвойная тайга, Средний Урал, Сутукский низкогорно-кряжевый район, 57°22'402" СШ 59°46'409" ВД, 566 м над уровнем моря) на южном склоне г. Большой Сутук. Учеты мелких млекопитающих проведены с 1995 г. по 2004 г. стандартным методом ловушко-линий три раза в год: весной, летом и осенью. У каждой отловленной особи определен вид, пол, возраст и репродуктивный статус. Животные классифицированы по трем «репродуктивно-возрастным» классам: перезимовавшие животные (adultus), половозрелые (subadultus) и неполовозрелые (juvenis) сеголетки. Объем и структура материала представлены в таблице 3. Список видов мелких млекопитающих Висимского заповедника содержится в ранее опубликованных работах (Бердюгин, 1975; Кшнясев, 1996; Марин, 2001; Лукьянова, Лукьянов, 2004). Рыжая полевка, являясь эвритопным видом, доминирует в населении мелких млекопитающих исследуемого участка (доля в учетах 0,54, раз-

размах 0,3–1,0, медиана — 0,6). Красно-серая полевка (более стенотопный вид) — субдоминант (доля в учетах 0,19), но в других биотопах (каменистые россыпи), расположенных выше по склону, становится доминирующим видом (Бердюгин, 1975; Кшнясев, 1996).

Анализ данных выполнен в ПСП STATISTICA™ v. 5.5. (StatSoft, Inc., 2001). Для выявления периодических компонент в рядах динамики использован гармонический (Фурье) анализ, оценки спектров мощности получены сглаживанием периодограммы окном Хэмминга (по 5 точкам). Предварительно (с помощью линейной интерполяции) временные ряды преобразовывали в эквидистантные ряды с равномерным шагом (4 наблюдения в год). Для визуализации траекторий популяций использованы фазовые диаграммы и диаграммы рассеивания лет наблюдений в плоскости канонических осей. Канонический дискриминантный анализ проведен для проверки классификации лет наблюдений на фазы цикла (для двух видов вместе и каждого вида отдельно). Для сравнения индексов плотности двух видов, проверки гипотез об эффектах фазы популяционного цикла, сезона и взаимодействий факторов использована модель трехфакторного дисперсионного анализа, где факторы «вид» и «сезон» рассмотрены как факторы повторных наблюдений (внутригрупповые), поскольку наблюдения группированы годами учета. Для частных эффектов и эффектов взаимодействий факторов повторных наблюдений оценены  $W$ -индекс сферичности Мочли и два варианта  $\epsilon$ -статистики сферичности (Гринхауза–Гейссера и ее нижний предел), последние использованы для корректировки степеней свободы одномерных статистик, также использован многомерный подход (не требующий соблюдения предположения сферичности — однородности дисперсий/ковариаций):  $\Lambda$ -статистика Уилкса и ее  $F$ -аппроксимация (Quinn, Keough, 2003). Для дисперсионного анализа индексы были скорректированы (Семенов-Тян-Шанский, 1970), а для устранения коррелированности средних и среднеквадратичных отклонений и стабилизации дисперсии преобразованы:  $\phi = 2\arcsin(\sqrt{p})$ . Анализ трех факторных таблиц сопряженности «фаза×возраст×пол» (полученных суммированием числа отловленных животных по сезонам и годам внутри фазы) выполнен с помощью лог-линейной модели, поскольку имелись одна/две ячейки с нулевыми частотами — ко всем ячейкам предварительно добавлялась константа (0,5). Для анализа двух факторных таблиц использован критерий  $\chi^2$  (ячейка с нулевой частотой заменялась на 1), сравнения строк выполнены с учетом поправки Бонферрони ( $p' = p/k$ , где  $k$  — число сравнений), реализованные в программе «Collapse» Н.Н. Хромова-Борисова и И.Б. Рогозина (Khromov-Borisov et al., 1999).

**Результаты и обсуждение.** Для рядов динамики плотности лесных полевков (рис. 1) характерно закономерное (с интервалом 3 года) повторение лет низкой плотности популяций. Динамика исследуемых видов синхронна (гамма-коэффициент корреляции +0,72,  $Z = 5,28$ ,  $p < 0,001$ ), плотность рыжей полевки значимо выше, чем красно-серой (парный критерий Вилкоксона  $T=2,5$ ,  $Z=4,48$ ,  $p < 0,001$ ). Гармонический анализ (как преобразованных в эквидистантные, так и исходных) рядов плотности, кроме пика на периоде один год, выявляет максимум

спектральной плотности на периоде три года (рис. 2), что свидетельствует о наличии многолетнего популяционного цикла данной продолжительности. На основе анализа фазовых диаграмм (рис. 4 а, б) все годы наблюдений классифицированы на три группы — фазы трехлетнего популяционного цикла: «депрессия» (1996, 1999, 2002), «рост» (1997, 2000, 2003), «пик» (1995, 1998, 2001, 2004). Обозначение фаз цикла было введено нами ранее для других популяций (Жигальский, Кшнясев, 2000; Кшнясев и др., 2002), оно основано на уровне плотности в начале репродуктивного сезона и не совпадает с аналогами других авторов (Norrdahl, Korpmaki, 2002). В терминах Норрдаля и Корпимаки, использующих в качестве классифицирующего признака изменение плотности от весны одного года до весны следующего, обозначения фаз соответствовали бы следующим: «рост», «пик», «снижение». Дискриминантный анализ показал 100% совпадение априорной и апостериорной классификации и значимые (не хуже  $p < 0,021$ ) различия между всеми парами фаз для каждого вида. Положение лет наблюдений в плоскости канонических осей и траектории (рис. 4 в) являются хорошей визуализацией трехлетнего популяционного цикла. Фазы популяционного цикла характеризуются различной сезонной динамикой плотности (рис. 3), о чем свидетельствует значимое взаимодействие «сезон–фаза» в трех факторной линейной модели (табл. 1, 2). Весной фазы пика плотность и рыжей и красно-серой полевков значительно превосходят таковую весной фазы роста (контраст/стандартная ошибка: 0,44/0,138,  $F(1,7)=10,37$ ,  $p<0,015$  и 0,48/0,128,  $F(1,7)=14,11$ ,  $p<0,01$ ). Осенняя плотность, наоборот, значимо ниже ( $-0,62/0,170$ ,  $F(1,7)=13,23$ ,  $p<0,01$  и  $-0,30/0,104$ ,  $F(1,7)=8,49$ ,  $p<0,023$ ). В фазе роста плотность нарастает с весны до осени, тогда как в фазе пика — после летнего максимума плотность к осени (вследствие более раннего затухания репродукции, элиминации перезимовавших самок, более высокого пресса хищников) существенно снижается.

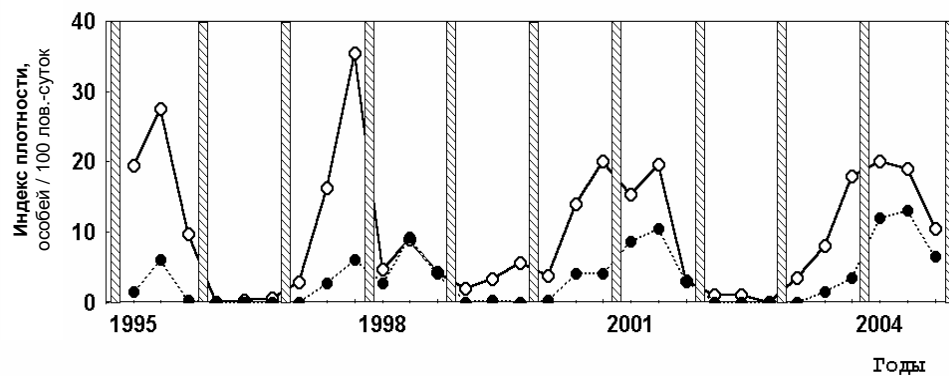


Рис.1. Динамика плотности рыжей (кружки), красно-серой (точки) лесных полевков. Средний Урал, темнохвойные южно-таежные леса, Висимский заповедник, 1995–2004 гг. Штриховка — зимний период

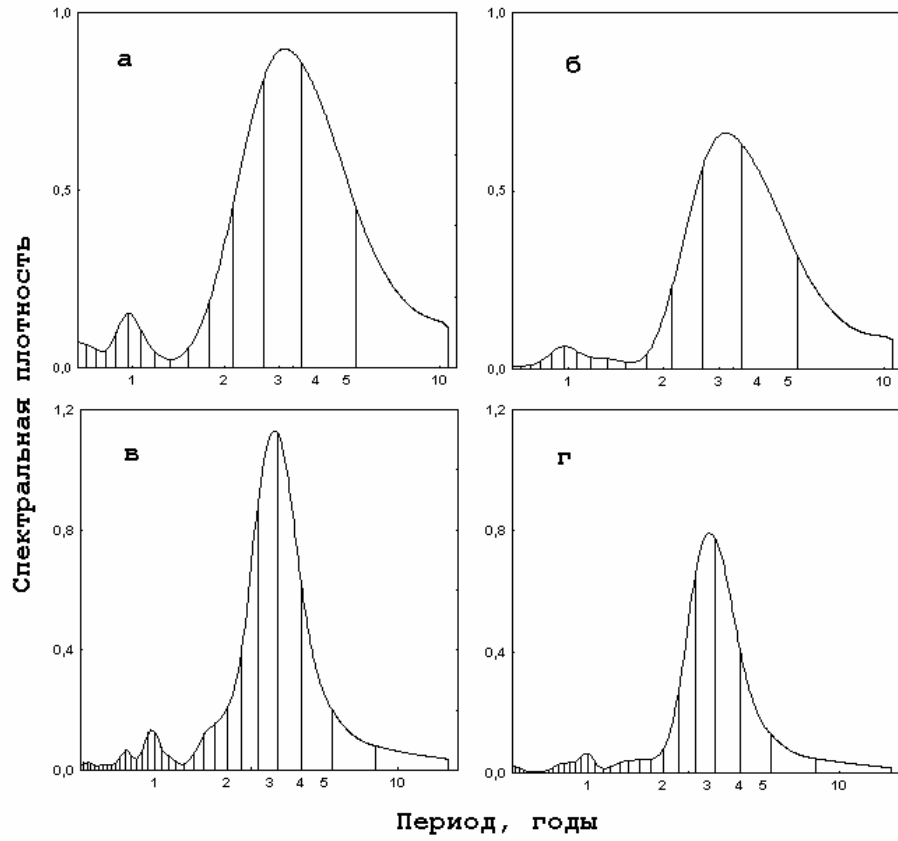


Рис. 2. Спектры мощности временных (исходных (а, б) и преобразованных к эквидистантным (в, г)) рядов плотности рыжей (а, в) и красно-серой (б, г) полевков

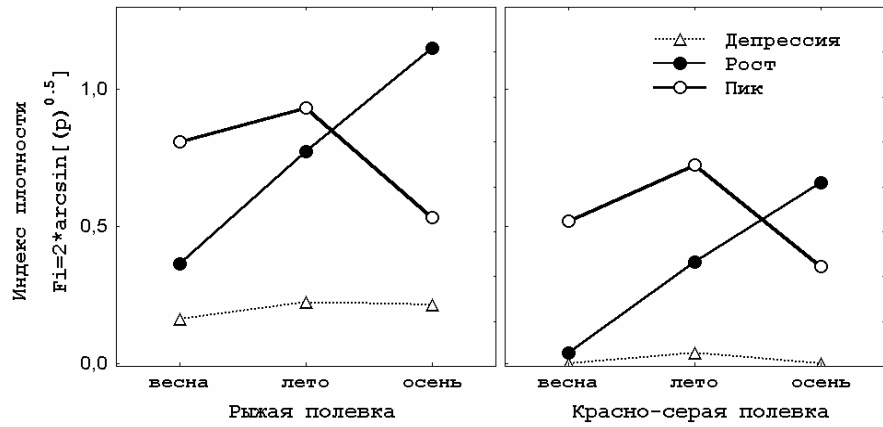


Рис. 3. Сезонная динамика плотности населения рыжей и красно-серой полевков в трех фазах популяционного цикла. Взвешенные средние значения по результатам дисперсионного анализа

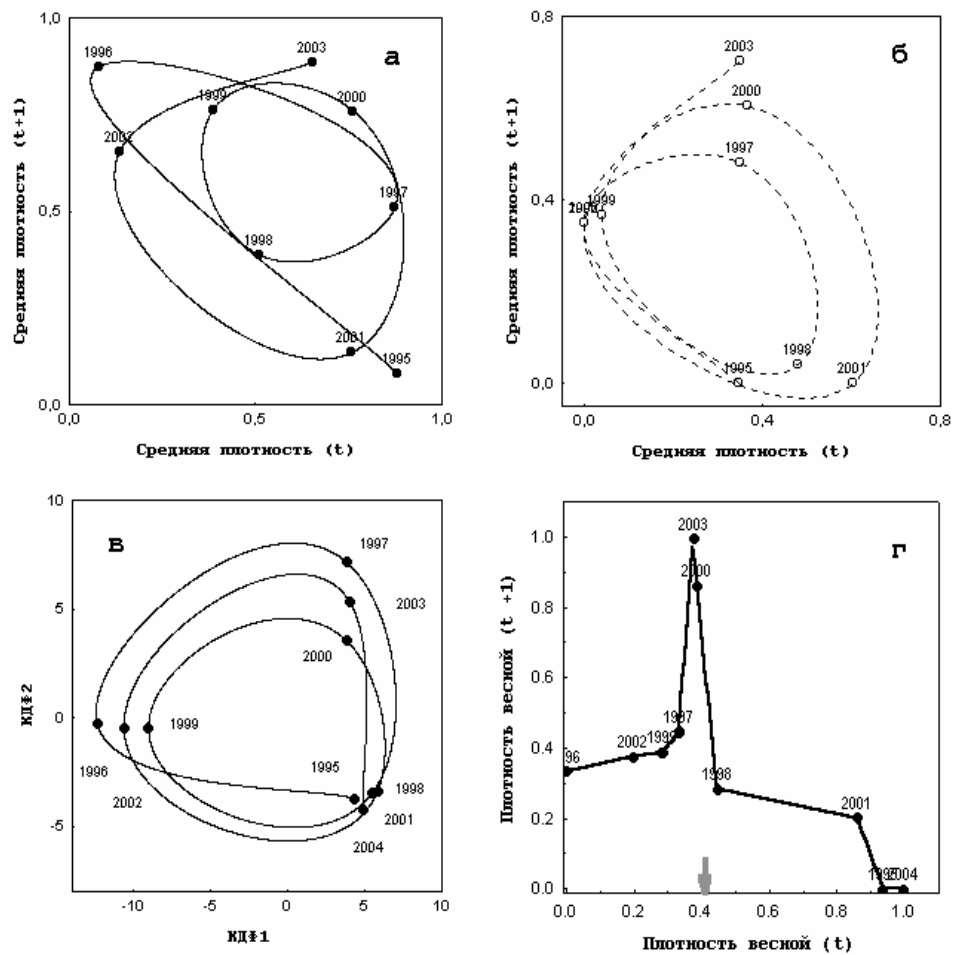


Рис. 4. Траектории популяций рыжей (а) и красно-серой (б) полевки в координатах: средний ф-индекс плотности в текущем году — то же, в следующем году; траектории (в) для населения двух видов в плоскости канонических осей; зависимость (г) плотности рыжей полевки весной следующего года от плотности весной текущего года, стрелка — порог плотности. Сплайн аппроксимация (а, б, в), робастная локально взвешенная регрессия (г)

Таблица 1

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа:  
фаза — межгрупповой фактор, вид и сезон — внутригрупповые факторы

Источник изменчивости	df	MS	F	p≤	Корректировка на отклонение от сферичности			
					Гринхауза-Гейссера		Нижний предел	
Фаза цикла	2	1,584	24,83	0,001				
Остаток	7	0,064			ε	p≤	ε	p≤
<b>Вид</b>	<b>1</b>	<b>1,133</b>	<b>22,43</b>	<b>0,002</b>	<b>1,0</b>	<b>0,002</b>	<b>1,0</b>	<b>0,002</b>
Вид×фаза	2	0,061	1,20	0,356	1,0	0,356	1,0	0,356
Остаток	7	0,051						
<b>Сезон #</b>	<b>2</b>	<b>0,207</b>	<b>10,52</b>	<b>0,002</b>	<b>0,78</b>	<b>0,004</b>	<b>0,5</b>	<b>0,014</b>
<b>Сезон×фаза</b>	<b>4</b>	<b>0,415</b>	<b>21,06</b>	<b>0,001</b>	<b>0,78</b>	<b>0,001</b>	<b>0,5</b>	<b>0,001</b>
Остаток	14	0,020						
Вид×сезон ##	2	0,002	0,22	0,806	0,63	0,706	0,5	0,654
Вид×сезон×фаза	4	0,009	1,18	0,362	0,63	0,364	0,5	0,362
Остаток	14	0,007						

Индекс сферичности Мочли: #-W=0,71,  $\chi^2(2)=2,01$ , p=0,37; ##-W=0,41,  $\chi^2(2)=5,31$ , p=0,07

Таблица 2

Результаты многомерного дисперсионного анализа для эффектов и взаимодействий внутригрупповых факторов (вид, сезон)

Источник изменчивости	Λ- Уилкса	F-аппрокс.	df1	df1	p≤
<b>Вид</b>	<b>0,238</b>	<b>22,43</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	<b>0,002</b>
Вид×фаза	0,744	1,20	2	7	0,356
<b>Сезон</b>	<b>0,170</b>	<b>14,60</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>0,005</b>
<b>Сезон×фаза</b>	<b>0,062</b>	<b>9,02</b>	<b>4</b>	<b>12</b>	<b>0,001</b>
Вид×сезон	0,931	0,22	2	6	0,807
Вид×сезон×фаза	0,608	0,85	4	12	0,522

Таблица 3  
 Структура населения рыжей и красно-серой полевок в трех фазах популяционного цикла. Средний Урал, темнохвойные южно-таежные леса, Висимский заповедник, 1995-2004 гг.

Фаза цикла (число лет наблюдений)	Репродуктивно-возрастные классы												Σ	Пол	Σ	Отработано ловушко- суток
	adultus				subadultus				juvenis							
	♂♂	♀♀	Σ		♂♂	♀♀	Σ		♂♂	♀♀	Σ					
	♂♂	♀♀	Σ		♂♂	♀♀	Σ		♂♂	♀♀	Σ					
Европейская рыжая полевка ( <i>Clethrionomys glareolus</i> )																
Депрессия (3)	8	5	13	5	6	11	9	6	15	22	17	39	2300			
Рост (3)	21	4	25	42	37	79	66	55	121	129	96	225	1950			
Пик (4)	89	49	138	0	0	0	63	52	115	152	101	243	2350			
Σ	118	58	166	47	43	90	138	113	251	303	214	517	6600			
Красно-серая полевка ( <i>Cl. rufocanus</i> )																
Депрессия	1	4	5	4	1	5	0	0	0	5	5	10	--			
Рост	4	4	8	24	27	51	16	16	32	44	47	91				
Пик	48	43	91	0	34	34	65	50	115	113	127	240				
Σ	53	51	104	28	62	90	81	66	147	162	179	341				

Таблица 4

Результаты лог-линейного анализа трехфакторных таблиц сопряженности фаза(3)×возраст(3)×пол(2): подгонка редуцированных моделей ( $G^2_{\text{мод}} = G^2_{\text{полн.}} - G^2_{\text{ред.}}$ ) без соответствующих главных или эффектов взаимодействий

Из модели удалены:	<i>Clethrionomys glareolus</i>			<i>Cl. rufocanus</i>		
	<i>df</i>	$G^2$	<i>p</i> <	<i>df</i>	$G^2$	<i>p</i> <
все главные	<b>5</b>	<b>286,41</b>	<b>0,0001</b>	<b>5</b>	<b>274,47</b>	<b>0,0001</b>
все двухфакторные взаимодействия	<b>8</b>	<b>197,55</b>	<b>0,0001</b>	<b>8</b>	<b>88,96</b>	<b>0,0001</b>
фаза×возраст×пол	4	3,43	0,489	<b>5</b>	<b>30,84</b>	<b>0,0001</b>

Таблица 5

Результаты лог-линейного анализа трехфакторных таблиц сопряженности фаза(3)×возраст(3)×пол(2): проверка гипотез о главных эффектах и эффектах взаимодействия факторов динамики структуры населения двух видов лесных полевков

Эффекты	<i>df</i>	Частная связь		Маргинальная связь	
		$G^2$	<i>p</i> <	$G^2$	<i>p</i> <
Европейская рыжая полевка ( <i>Clethrionomys glareolus</i> )					
<b>Фаза</b>	<b>2</b>	<b>193,52</b>	<b>0,0001</b>	<b>193,52</b>	<b>0,0001</b>
<b>Возраст</b>	<b>2</b>	<b>77,76</b>	<b>0,0001</b>	<b>77,76</b>	<b>0,0001</b>
<b>Пол</b>	<b>1</b>	<b>15,13</b>	<b>0,0001</b>	<b>15,13</b>	<b>0,0001</b>
<b>Фаза×возраст</b>	<b>4</b>	<b>189,05</b>	<b>0,0001</b>	<b>188,70</b>	<b>0,0001</b>
Фаза×пол	2	0,84	0,658	0,49	0,7840
<b>Возраст×пол</b>	<b>2</b>	<b>8,36</b>	<b>0,015</b>	<b>8,01</b>	<b>0,0182</b>
Красно-серая полевка ( <i>Cl. rufocanus</i> )					
<b>Фаза</b>	<b>2</b>	<b>258,93</b>	<b>0,0001</b>	<b>258,93</b>	<b>0,0001</b>
<b>Возраст</b>	<b>2</b>	<b>14,71</b>	<b>0,0006</b>	<b>14,71</b>	<b>0,0006</b>
Пол	1	0,83	0,3634	0,83	0,3634
<b>Фаза×возраст</b>	<b>4</b>	<b>75,45</b>	<b>0,0001</b>	<b>71,83</b>	<b>0,0001</b>
Фаза×пол	2	3,70	0,1571	0,08	0,9623
<b>Возраст×пол</b>	<b>2</b>	<b>17,06</b>	<b>0,0002</b>	<b>13,44</b>	<b>0,0012</b>

Результаты лог-линейного анализа (табл. 4, 5) свидетельствуют о зависимости репродуктивно-возрастной структуры популяций каждого из видов от фазы цикла (значимое взаимодействие фаза×возраст: рыжая полевка —  $p < 0,0001$ ; красно-серая полевка —  $p < 0,0001$ ). Парные сравнения фаз по структуре населения: рыжая полевка депрессия — рост  $\chi^2(2)=7,3$ ,  $p \leq 0,026$ ,  $p' \leq 0,078$  (нз — не значимо); депрессия — пик  $\chi^2(2)=19,6$ ,  $p' < 0,0002$ ; рост — пик  $\chi^2(2)=149,2$ ,  $p' < 0,0001$ ; красно-серая полевка — депрессия — рост  $\chi^2(2)=6,3$ ,  $p \leq 0,043$ ,  $p' \leq 0,13$  (нз); депрессия — пик  $\chi^2(2)=7,8$ ,  $p \leq 0,02$ ,  $p' \leq 0,061$  (нз); рост — пик  $\chi^2(2)=64,9$ ,  $p' < 0,0001$ . Ярким прояв-



нием эффекта зависимости включения сеголеток в репродукцию от фазы популяционного цикла явилось отсутствие (0/115) половозрелых сеголеток (как самцов — 0/63, так и самок 0/52) рыжей полевки в фазе пика. Красно-серая полевка также демонстрирует подобную зависимость от фазы цикла, но для этого вида этот эффект имеет половую специфику (взаимодействие фазы×возраст×пол  $p < 0,0001$ ): в фазе пика отмечено созревание прибылых самок, а все отловленные самцы сеголетки (также как и у рыжей полевки) были неполовозрелыми. Отсутствие половозрелых самцов сеголеток в годы фазы пика очевидно связано с влиянием высокой плотности перезимовавших самцов и тем, что прибылые самцы наиболее чувствительны к эффектам переуплотнения. С другой стороны созревание прибылых самок красно-серой полевки связано с тем, что исследуемый участок является периферией биотопов, постоянно населенных этим видом, плотно заселяется лишь в годы фазы пика (что может интерпретироваться как пример известных представлений о том, что для самок лимитирующим ресурсом является пространство, а для самцов — самки). Эффект подавления созревания прибылых при высокой плотности у лесных полевок отмечен рядом авторов (Kalela, 1957; Saitoh, 1981; Wiger, 1979; Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Vujalska, 1990 и др.). Отсутствие летнего размножения в фазе пика отмечено и для гренландского лемминга (Gilg, 2002; Gilg et al., 2003), но наблюдаемый четырехлетний цикл лемминга указанные авторы интерпретируют исключительно как результат влияния (запаздывающего отклика) специализированного хищника — горностая.

Половая структура населения рыжей полевки связана с возрастом особей (табл. 3, 4); если для сеголеток доля самцов существенно не превосходит доли самок (185/156,  $p=0,28$ ), то среди перезимовавших наблюдается значимый сдвиг в сторону дефицита самок (118/58,  $p < 0,02$ ). После коллапсирования двух однородных классов сеголеток ( $\chi^2_{\text{ред.}}(1)=0,208$ ,  $p=0,65$ ) гипотеза независимости соотношения полов от возраста была отвергнута —  $\chi^2(1)=7,83$ ,  $p < 0,006$ . Дефицит перезимовавших самок может быть интерпретирован как следствие их худшего выживания, приписать наблюдаемый сдвиг исключительно меньшей подвижности размножающихся самок невозможно, так как такого существенного сдвига не наблюдается среди сеголеток ( $\chi^2(1)=0,7$ ,  $p=0,79$ ).

Одним из главных составляющих механизма наблюдаемой циклической динамики популяций лесных полевок (наряду с влиянием специализированных хищников — ласки и горностая) авторы рассматривают эффект сверхкомпенсации (Бигон и др., 1989) в их зависимой от плотности реакции. Основой зависимого от плотности торможения созревания прибылых особей, наблюдаемого в фазе пика, предполагаются социальные взаимодействия (асимметричная интерференционная конкуренция) прибылых и размножающихся (перезимовавших) особей. При превышении популяцией в начале репродуктивного сезона некоторого порога плотности (рис. 4 г) наблюдается торможение созревания прибылых животных. С другой стороны, для успешной репродукции специализированных хищников (Henttonen, 1987) также необходима достаточная плотность жертв. Приближенной оценкой порога включения зависимых от плотности эффектов в исследуемой популяции может служить плотность рыжей полевки весной фазы пика (мин.-макс.): 5–20 особей/100 ловушко-суток; для сравнения 95% доверительный интервал для таковой в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии: 7–13 особей/100 ловушко-суток в апреле (Жигальский, Кшняев, 2000).

Наличие сверхкомпенсации в зависимости от плотности дает основания предположить, что механизм многолетних колебаний численности популяций лесных

полевков имеет существенную эндогенную компоненту. Если даже допустить, что хищничество является главным фактором смертности, то циклическая динамика может быть сопоставлена динамике системы типа Лотки-Вольтерра лишь при наличии конкуренции среди жертв и запаздывании отклика хищника.

Авторы выражают искреннюю признательность Н.Н. Хромову-Борисову за предоставленную программу «Collapse». Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, проекты 03-04-48086-а, 04-04-96010-р.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бердюгин К.И.** К фауне грызунов Висимского заповедника // Информ. матер. Среднеуральского биогеоценологич. стационара. Свердловск, 1975. С. 75–78.
- Бизон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. В 2-х т. Т. 1. 667 с.
- Жигальский О.А., Кишняев И.А.** Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5 С. 376–383.
- Кишняев И.А.** Динамика населения мелких млекопитающих на стационарной площадке в первобытных лесах Висимского заповедника // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику. Материалы конф. Екатеринбург, 1996. Ч. II. С. 60–62.
- Кишняев И.А., Жигальский О.А., Хворенков А.В.** Динамика европейской рыжей полевки в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии. Компоненты рядов численности // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: Материалы междунар. симп. Казань, 2002. С. 222–229.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.** Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология, 2004. № 3. С. 210–217.
- Марин Ю.Ф.** Основные результаты учетов мелких млекопитающих на постоянных учетных линиях ловушек в Висимском заповеднике в 1982–2000 гг. // Исследования эталонных природных комплексов Урала. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. С. 337–346.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И.** Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюлл. МОИП Отд. Биол. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A.** Reproduction and spacing behaviour of females in piak density population of *Clethrionomys glareolus*. Hoarct. Ecol. 1986. V. 9. P.109–112.
- Bujalska G.** Social system of bank vole *Clethrionomys glareolus* // Social system and population cycles in voles / R. H. Tamarin, R.S. Ostfeld, S.R. Pugh, G. Bujalska, eds. Switzerland. Basel. Birkhauser. 1990. P. 155–167.
- Gilg O.** The summer decline of the collared lemming *Dicrostonyx groenlandicus* in high arctic Greenland // Oikos. 2002. V. 99. № 3. P. 499–510.
- Gilg O., Hanski I., Sittler B.** Cyclic dynamics in simple vertebrate predator-prey community // Science. 2003. V. 302. P. 866–868.
- Hanski I., Turchin P., Korpimaki E., Henttonen H.** Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. Nature. 1993. № 364. P. 232–235.
- Henttonen H.** The impact of spacing behavior in microtine rodents on the dynamics of least weasel *Mustela nivalis* — a hypothesis // Oikos. 1987. V. 50 № 3. P. 366–370.
- Kalela O.** Regulation of reproduction rate in subarctic populations of red-backed vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // Ann Acad. Sci. Fenn AIV. 1957. V. 34. P.1–60.
- Хромов-Борисов Н.Н., Rogozin I.B., Henriques J.A.P., de Serres F.J.** Analysis of the pattern of association in mutational distributions // Mutat. Research. 1999. V. 430. № 1. P. 55–74.
- Krebs C.J.** Population cycles revisited // J. Mammal. 1996, Vol. 77. P. 8–24.

- Lidicker W.Z.Jr.** Solving the enigma of microtine «cycles» // J. Mammal. 1988. Vol. 69. P. 225–235.
- Norrdahl K., Korpimaki E.** Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles // Oikos. 2002. V. 96. № 2. P. 331–345.
- Saitoh T.** Control of female maturation in high density populations of red-backed vole *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. № 1. P. 79–87.
- StatSoft, Inc.** (2001). STATISTICA (data analysis software system) // www.statsoft.com.
- Sthenseth N.C.,** & 6 other. Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles // PNAS. 2003. V. 100. P. 11478–11483.
- Quinn G.P., Keough M.J.** Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge Univ. Press. 2003. 537 p.
- Wiger R.** Demography of a cyclic population of bank vole *Clethrionomys glareolus* // Oikos. 1979 V. 33. № 3. P. 373–385.