

УДК 591.5

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS*, RODENTIA) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

© 2002 г. А. В. Бобрецов*, И. Ф. Куприянова**

* Печоро-Ильчский государственный природный заповедник
169436 Республика Коми, Троицко-Печорский р-он, пос. Якша** Центр подготовки и реализации международных проектов
117874 Москва, ул. Кедрова, 8

Поступила в редакцию 12.02.2001 г.

Проведен анализ многолетних рядов наблюдений динамики численности популяций лесных полевков на Европейском Севере России. В направлении на восток и на север отмечены тренды изменения соотношения модельных видов и степени их доминирования. Практически во всех исследованных пунктах изменение численности красной и рыжей полевков происходит синхронно, однако с увеличением расстояния между районами исследований нарастает асинхронность в динамике популяций полевков.

Ключевые слова: лесные полевки, соотношение видов, изменение численности.

Лесные полевки занимают доминирующее положение в населении мелких млекопитающих таежных экосистем Европейского Севера. Среди них наиболее многочисленны рыжая (*Clethrionomys glareolus* Sch., 1780) и красная (*Cl. rutilus* Pall., 1779) полевки, которые широко распространены в данном регионе. Красно-серая полевка (*Cl. rufocanus* Sund.) на большей части территории от Карелии до Урала практически отсутствует. Изредка и далеко не каждый год вид встречается на Русской равнине, чаще всего в юго-восточных районах Республики Коми (Куприянова, Наумов, 1984).

Сведения о численности и соотношении этих видов в разных районах представлены в ряде публикаций (Турьева, 1953; Кулик, Никитина, 1960; Теплов, 1960; Губарь, 1976; Губарь и др., 1976; Куприянова, 1978, 1987; Турьева, Балибасов, 1982; Колоскова, 1983). Было показано, что по направлению с запада на восток происходит замещение одного доминирующего вида другим, в данном случае рыжей полевки красной (Колоскова, Губарь, 1975; Куприянова, Наумов, 1984). Отмечена периодичность в многолетних изменениях обилия этих видов (Теплов, 1960; Бобрецов, 1985).

Менее изученными оказались вопросы сопряженности динамики численности симпатрических видов лесных полевков. На одних территориях наблюдается совпадение фаз динамики численности у разных видов полевков (Теплов, 1960; Надеев, Ермаков, 1980; Окулова и др., 1983; Henttonen et al., 1984, 1985), тогда как на других отмечена асинхронность колебаний обилия (Формозов, 1948; Турьева, 1961; Башенина, 1968; Ивантер, 1975). Большой интерес в этой связи представляет также

оценка синхронности динамики популяций у одного и того же вида на большой территории. Рассмотрению всех этих аспектов колебаний численности лесных полевков и посвящена данная работа¹.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе обобщены материалы многолетних стационарных исследований лесных полевков Архангельской области и Республики Коми. Наряду с собственными данными были использованы опубликованные материалы других исследователей, применявших сходные методы оценки обилия животных. В результате анализ численности полевков был проведен по 15 пунктам, расположенным в разных частях северной и средней подзон тайги данного региона (рис. 1). Из них наиболее продолжительные наблюдения проводились в Вельском районе (13 лет) Архангельской области, в Корткеросском (8 лет) и Троицко-Печорском (25 лет) районах Республики Коми. Собранные на этих стационарах материалы послужили основой для изучения разных аспектов популяционной динамики популяций лесных полевков.

Для оценки численности животных применяли метод относительного учета мышевидных грызунов ловушко-линиями. Давилки в количестве 50–100 шт. расставляли через 5 м друг от друга на 4–5 сут. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток (л-с). Стандартная ошибка индекса обилия рассчитана в предположении, что общее количество

¹ Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 00-04-48795).

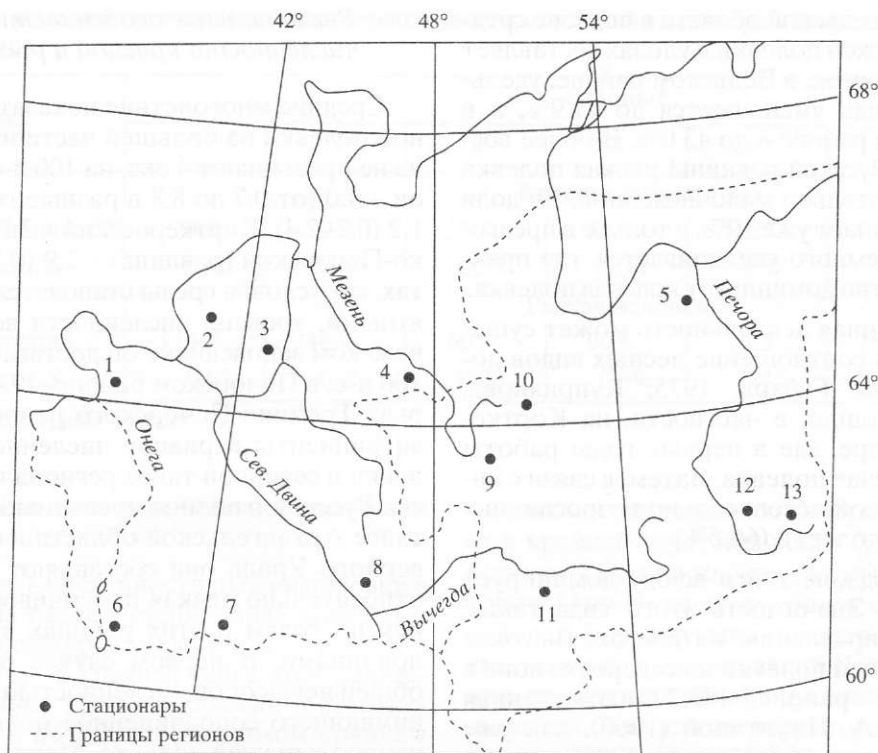


Рис. 1. Схема расположения многолетних стационаров по учету мелких млекопитающих на Европейском Севере.

отловленных животных варьирует в соответствии с законом Пуассона. Отловы животных проводили в сезонный пик обилия – в августе. В работе использовали данные учетов только по лесным местообитаниям. Показатели обилия усредняли по всем биотопам, вследствие чего амплитуда колебаний численности видов по стационарам оказалась меньше, чем для отдельных местообитаний.

Для выявления периодичности в динамике численности животных был использован индекс цикличности (Hansson, Henttonen, 1985), который представляет собой стандартное отклонение десятичных логарифмов показателей численности популяции. Если его значение превышало 0.5, то такие популяции относили к циклическим, а при величине меньшей 0.5 – к нециклическим. Одновременно с индексами цикличности рассчитывали коэффициенты вариации численности, которые в той или иной степени отражают условия существования видов. Синхронность изменения обилия полевок определяли по величине рангового коэффициента корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обилие и соотношение лесных полевок в разных районах Европейского Севера

Анализ имеющихся материалов (табл. 1) позволяет выявить две тенденции в изменениях сум-

марной численности лесных полевок по региону. Во-первых, обилие зверьков оказалось выше в северной подзоне тайги – на 100 л-с отлавливалось от 5.9 до 9.9 экз. (в среднем по всем стационарам – 7.9). Наиболее высокая средняя численность отмечена в Пинежском заповеднике, где за счет развития карстовых процессов сформировались более разнообразные и благоприятные условия, чем на типичных участках северной тайги. В подзоне средней тайги обилие полевок колебалось от 2.5 до 7.2 экз. на 100 л-с (в среднем – 4.5). Во-вторых, наблюдается отчетливое увеличение общей плотности полевок с запада на восток. Так, на самом юго-западе Архангельской области относительный показатель обилия животных достигал лишь 3.4 экз., в Вельском районе – 4.2 экз., в Корткеросском районе Республики Коми – 4.9 экз., а на самом востоке Русской равнины (Троицко-Печорский район) – уже 6.1 экз. на 100 л-с. При этом численность полевок резко возрастает в предгорных лесах Северного Урала (до 14.2 экз. на 100 л-с). Данная закономерность, возможно, обусловлена повышением гетерогенности среды, возрастающей по направлению с запада на восток.

Такие же географические закономерности имеют место и в изменении соотношения видов лесных полевок. В направлении с юга на север и с запада на восток происходит смена доминантов: рыжую полевку сменяет красная (Колоскова, Губарь, 1975; Куприянова, Наумов, 1984). На край-

нем западе Архангельской области в подзоне средней тайги доля рыжей полевки в уловах составляет 93.9%. Далее на восток, в Вельском районе, удельный вес этого вида уменьшается до 71.9%, а в Верхне-Тоемском районе – до 43.0%. В более восточных районах Русской равнины рыжая полевка становится относительно малочисленной. Ее доля в уловах не превышает уже 10%, и только в предгорьях Урала она немного увеличивается, где практически повсеместно доминирует красная полевка.

Лесохозяйственная деятельность может существенно изменить соотношение лесных видов полевок (Колоскова, Губарь, 1975; Куприянова, 1987). Это произошло, в частности, на Корткеросском стационаре, где в первые годы работы преобладала красная полевка. Затем, в связи с интенсивной вырубкой лесов, сильно возросла численность рыжей полевки (66.6%).

В северной подзоне тайги всюду доминирует красная полевка. Значимость этого вида также возрастает по направлению на восток. Высокая доля в уловах рыжей полевки на севере региона в Усть-Цилемском районе (83%), отмеченная И.Л. Кулик и Н.А. Никитиной (1960), как уже указывалось (Куприянова, Наумов, 1985), связана с тем, что отловы животных здесь проводили в интразональных пойменных местообитаниях крупных рек. В северной тайге они являются наиболее оптимальными для данного вида. По ним он проникает в материковые тундры.

Региональные особенности колебаний численности красной и рыжей полевок

Средние многолетние показатели обилия красной полевки на большей части изученного региона не превышают 4 экз. на 100 л-с: Онежский район – 4.0 (от 0.7 до 8.8 в разные годы), Вельский – 1.2 (0.2–2.4), Корткеросский – 2.2 (0.6–5.0), Троицко-Печорский (равнина) – 2.9 (0.2–7.8). В тех местах, где условия среды становятся более благоприятными, уровень численности возрастает. В Пинежском заповеднике он достигает уже 7.6 экз. на 100 л-с, в Печорском районе – 9.4 экз., а в предгорьях Троицко-Печорского района – 9.0 экз. Коэффициенты вариации численности красной полевки в северной тайге региона и в восточной части Русской равнины превышают 70%. В средней тайге Архангельской области и в предгорьях Северного Урала они составляют 55–57%. Однако относительно низкая изменчивость обилия полевок по годам в этих районах вызвана разными причинами. В первом случае она определяется общей невысокой численностью данного вида, занимающего соподчиненное положение по отношению к рыжей полевке. Максимальные показатели красной полевки в этой части региона не поднимаются выше 2.4 экз. на 100 л-с, тогда как во втором случае численность ее во время пиков достигает 16.5 экз. на 100 л-с, а во время депрессий редко опускается ниже 3 экз. Размах годовых

Таблица 1. Численность и соотношение лесных полевок в разных районах Европейского Севера

Район исследований	Кол-во лов.-сут.	Кол-во зверьков	Индекс обилия	Доля вида, %		
				красная	рыжая	красно-серая
Северная подзона тайги						
1. Онежский	52758	3136	5.9 ± 0.11	71.7	28.3	0
2. Мезенский	3400	249	7.3 ± 0.46	100.0	0	0
3. Пинежский	28100	2805	9.9 ± 0.19	73.9	26.1	0
4. Лешуконский	9800	658	6.7 ± 0.26	79.8	21.2	0
5. Печорский	16950	1672	9.9 ± 0.24	96.7	3.3	0
Средняя подзона тайги						
6. Каргопольский	5775	197	3.4 ± 0.24	6.1	93.9	0
7. Вельский	49375	2086	4.2 ± 0.09	28.1	71.9	0
8. Верхне-Тоемский	13064	941	7.2 ± 0.23	57.0	43.0	0
9. Удорский	11545	362	3.1 ± 0.16	93.9	5.8	0.3
10. Княжпогостский	6930	176	2.5 ± 0.19	94.9	5.1	0
11. Корткеросский	44380	2189	4.9 ± 0.11	31.2	66.6	2.2
Троицко-Печорский:						
12. равнина	19300	1187	6.1 ± 0.18	56.4	43.5	0.08
13. предгорье	10900	1550	14.2 ± 0.4	58.3	41.6	0.06

Примечание. В таблице по ряду районов использованы материалы следующих авторов: 1 – Ю.П. Губарь (1976); 2 – Н.Д. Нейфельд, М.А. Софронов, А.М. Субботин (1976); 8 – Н.И. Колоскова (1983); 9, 10 – В.В. Турьева, В.П. Балибасов (1982).

Таблица 2. Оценки изменчивости численности и периодичности колебаний в некоторых популяциях лесных полевок Европейского Севера

Параметры	Районы*						
	1	3	6	7	10	12	13
	Красная полевка						
Коэффициент вариации, <i>CV</i>	79.2	70.9	55.8	61.1	82.7	76.9	57.2
Индекс цикличности, <i>S</i>	0.46	0.40	0.33	0.38	0.38	0.43	0.47
	Рыжая полевка						
Коэффициент вариации, <i>CV</i>	115.7	48.7	60.3	90.9	83.7	158.8	99.3
Индекс цикличности, <i>S</i>	0.65	0.30	0.33	0.39	0.45	0.49	0.61

* Названия стационаров даны в табл. 1.

колебаний численности повсеместно превышал 12-кратный уровень.

Средний уровень численности рыжей полевки в северной тайге на разных стационарах колебался от 0.3 экз. (Печорский район) до 2.3 экз. на 100 л-с (Пинежский район). В средней тайге этот показатель был несколько выше: Вельский и Корткеросский районы – по 3.2 экз. На самом крайнем востоке Русской равнины он падал до 0.9 экз. на 100 л-с. Самое высокое обилие полевок оказалось в предгорной тайге Урала (7.3 экз. на 100 л-с). У рыжей полевки связь вариабельности численности с условиями существования проявляется более четко. Ближе к периферии ареала, где популяции менее многочисленны, плотность полевок в большей степени лимитирована абиотическими факторами. Поэтому численность зверьков здесь крайне неустойчива. Высокая изменчивость численности характерна для северной тайги Онежского района ($CV = 115.7\%$) и для восточной части Русской равнины ($CV = 158.8\%$). В последнем районе зверьков отлавливали далеко не каждый год. В более оптимальных условиях предгорий Урала показатели варьирования плотности рыжей полевки снижаются ($CV = 99.3\%$). На этом стационаре отмечен и самый высокий максимальный уровень плотности животных – 25.7 экз. на 100 л-с. Наиболее стабильным уровнем численности (CV ниже 60%) характеризуются популяции рыжей полевки средней тайги Архангельской области. Исключение составляет Пинежский стационар, расположенный в подзоне северной тайги, где коэффициент вариации численности вида имеет самый низкий показатель – 48.7%. Здесь этот вид занимает соподчиненное положение среди лесных полевок.

Приведенные выше материалы в целом подтверждают известное положение о низкой численности и большей изменчивости плотности популяций мелких грызунов в пессимальных условиях обитания (Наумов, 1948; Новиков, 1956; Ивантер, 1975 и др.), которые складываются во

многих местах таежного Севера. Они заключаются в крайней неустойчивости среды, однообразии кормовой базы и плохих защитных условиях биотопов. Однако на этом общем фоне в некоторых районах формируются относительно благоприятные условия существования (Пинежский заповедник, предгорья Урала), обусловленные ландшафтными особенностями территории. В них средний уровень численности полевок может существенно возрастать, но при этом может происходить и увеличение вариабельности плотности.

Индексы цикличности (S), рассчитанные для обоих видов лесных полевок, имеют определенную зависимость от географического положения популяции. По направлению на север и на восток происходит возрастание этих показателей (табл. 2). Если для рыжей полевки средней тайги Архангельской области значения индекса цикличности были минимальными ($S = 0.33$), то в северной тайге они увеличивались в два раза ($S = 0.65$), за исключением района Пинежского заповедника ($S = 0.30$), где численность данного вида относительно стабильна. Подобная связь периодичности колебаний численности мелких грызунов с широтой местности отмечена и для Фенноскандии (Hansson, Henttonen, 1985). В пределах средней тайги в долготном направлении также происходит увеличение индекса цикличности от 0.33 в Вельском районе до 0.45 в Корткеросском и до 0.61 в предгорьях Урала. Таким образом, популяции лесных полевок с наиболее флуктуирующей численностью находятся на севере и на востоке таежной зоны Европейского Севера. Однако следует заметить, что к интерпретации типа динамики мелких млекопитающих по индексу цикличности надо подходить с известной осторожностью. Этот показатель в большей степени отражает амплитуду колебаний численности, чем их регулярность или длину периода (Жигальский, 1989; Jedrzejewski, Jedrzejewska, 1996). Например, более высокие его значения будут в том случае, если по-

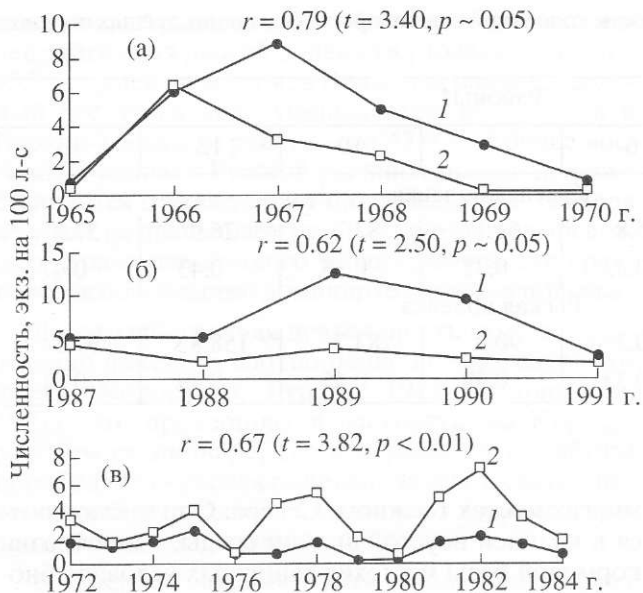


Рис. 2. Многолетние изменения численности красной (1) и рыжей (2) полевки в разных районах Архангельской области:

а – Онежский район (Губарь, 1976), б – Пинежский район, в – Вельский район. В скобках – значения рангового коэффициента корреляции.

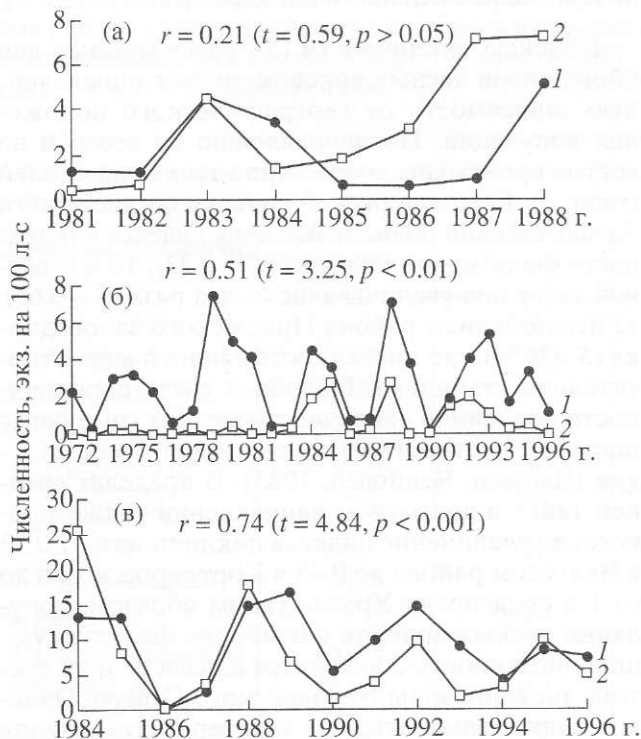


Рис. 3. Многолетние изменения численности красной (1) и рыжей (2) полевки в разных районах Республики Коми:

а – Корткеросский район, б – Троицко-Печорский район (равнина), в – Троицко-Печорский район (предгорье). В скобках – значения рангового коэффициента корреляции.

казатели обилия будут иметь оценку менее 1 экз. на 100 л-с.

Синхронность динамики видовых популяций лесных полевки

В разных частях обширной области симпатрического обитания красной и рыжей полевки их численность по годам изменяется как синхронно, так и разнонаправленно. Асинхронность таких изменений обычно объясняется существованием межвидовой конкуренции (Формозов, 1948; Кошкина, 1966, 1971; Ивантер, 1975). В этом случае подъемы численности второстепенного по обилию вида приходится на депрессию доминанта и наоборот. Эти явления наиболее типичны для Карелии и юга таежной зоны (Формозов, 1948; Башенина, 1968; Ивантер, 1975; Попов, 1989).

Анализ сопряженности динамики популяций симпатрических видов лесных полевки на таежном Севере был проведен по шести стационарам, расположенным в разных подзонах тайги и в разных секторах региона. Несмотря на различные условия существования, практически везде отмечена синхронность в изменении численности красной и рыжей полевки вне зависимости от степени доминирования того или иного вида (рис. 2, 3). Для Северного Предуралья впервые на это указал В.П. Теплов (1960). Обычно у обоих видов совпадают фазы депрессий и фазы нарастания численности. Однако в некоторые годы фазы пиков могут не совпадать. Так, в предгорной тайге Урала на протяжении первых двух циклов происходило запаздывание пика красной полевки по сравнению с рыжей на один год (см. рис. 3). При этом повышение численности красной полевки до максимального уровня происходило при некотором уменьшении обилия рыжей полевки. В последующие два цикла наблюдалось полное совпадение пиков. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена, характеризующий сопряженность динамики популяций обоих видов, равнялся в этом случае 0.74 ($p < 0.001$). В северной тайге Онежского района также при одновременном наступлении максимумов обилия красной и рыжей полевки сильная положительная связь между изменениями их численности была статистически достоверной ($r = 0.79$, $p < 0.05$). Подобные явления в той или иной степени проявляются во многих популяциях мелких грызунов Европейского Севера (Куприянова, 1987). Выводы о несовпадении динамики обилия красной и рыжей полевки на Северо-Востоке Европейской части России, сделанные некоторыми исследователями (Турьева, 1961; Пыстин, 1994), были основаны на относительно коротких временных рядах.

Единственным из анализируемых нами районов, где синхронизация численности грызунов была очень слабой, оказался Корткеросский ста-

ционер ($r = 0.21, p > 0.05$). Вероятно, это явление было вызвано здесь сильной антропогенной трансформацией лесных местообитаний. В первые годы наблюдений в отловах доминировала красная полевка, а отдельные фазы цикла у разных видов совпадали (см. рис. 3). После массивных рубок площадь естественных коренных лесов сократилась в несколько раз, что привело к смене доминантов в населении полевков. При этом численность рыжей полевки сильно возросла, а красной полевки упала. Однако и здесь в последние годы отчетливо проявлялась тенденция к синхронизации колебаний.

Приведенные материалы свидетельствуют о сопряженности динамики популяций лесных полевков на большей части территории Европейского Севера, несмотря на разнообразие природных условий и разный уровень численности мышевидных грызунов. По-видимому, в условиях данного региона роль негативных межвидовых отношений незначительна. Об этом, в частности, свидетельствуют положительные значения коэффициентов корреляции между показателями обилия популяций красной и рыжей полевков. В противном случае следовало бы ожидать отрицательных значений коэффициентов корреляции (Уильямсон, 1975). Скорее всего, динамика численности симпатрических видов лесных полевков на Европейском Севере в большей мере определяется межвидовыми различиями в выборе микроместообитаний и потребностями видов, чем собственно конкурентными отношениями.

Пространственные изменения численности лесных полевков

Для оценки географической сопряженности колебаний численности красной и рыжей полевков в разных районах Европейского Севера были использованы индексы их суммарной численности в силу относительной синхронности колебаний плотности обоих видов на местах. В качестве эталона был выбран самый длинный временной ряд (Троицко-Печорский район, равнина) – с 1972 по 1996 гг. Динамику численности лесных полевков на этом стационаре сравнивали с подобными изменениями на других пунктах наблюдений. Анализ данных позволяет сделать заключение об отсутствии синхронности в колебаниях обилия грызунов в различных частях Европейского Севера. Особенно четко это демонстрируют наиболее удаленные друг от друга популяции грызунов западных и восточных районов Русской равнины (рис. 4). В них на одни и те же годы приходятся и периоды глубоких депрессий и периоды пиков численности. В некоторые отрезки времени может наблюдаться и некоторое сходство в движении численности лесных полевков разных районов, обусловленное случайными факторами.

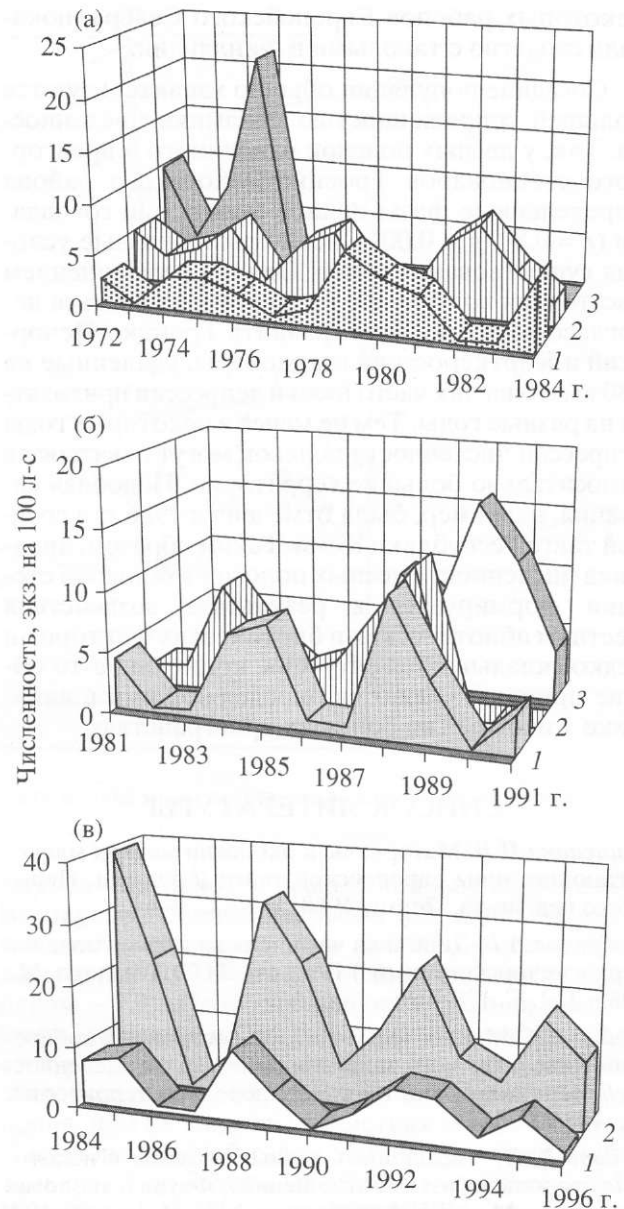


Рис. 4. Синхронность изменения суммарной относительной численности лесных полевков в разных районах Европейского Севера.

а: 1 – Троицко-Печорский (равнина), 2 – Вельский, 3 – Верхне-Тоемский; б: 1 – Троицко-Печорский (равнина), 2 – Корткеросский, 3 – Пинежский; в: 1 – Троицко-Печорский (равнина), 2 – Троицко-Печорский (предгорье).

Видимо, можно полагать, что несовпадение изменения численности у разных северных популяций мелких грызунов является распространенным явлением. О нем, в частности, писали и другие исследователи (Кошкина, 1958; Ивантер, 1975; Бойко, 1984). В то же время Т.В. Кошкина (1958), отмечая асинхронность в колебаниях обилия мелких зверьков Кольского полуострова и

некоторых районов Европейского Севера, показала сходство с таковыми в Финляндии.

Соседние популяции обычно характеризуются большей сопряженностью динамики численности. Так, у лесных полевков равнинного и предгорного стационаров Троицко-Печорского района определенные фазы циклов полностью совпадали ($r = 0.80$, $p < 0.001$), несмотря на разные условия существования видов. Однако с увеличением расстояния все больше начинает проявляться несогласованность. Если сравнить Троицко-Печорский и Корткеросский стационары, удаленные на 280 км, то на них часто пики и депрессии приходятся на разные годы. Тем не менее в некоторые годы депрессии численности полевков могут охватывать относительно большие территории. Подобная ситуация, например, была отмечена в 1986 г. в средней тайге Республики Коми. Таким образом, динамика численности лесных полевков в большей степени формируется в результате воздействия местных абиотических и биотических факторов и редко складывается ситуация, когда какие-то общие причины являются определяющими в динамике животных на больших пространствах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В.* Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. Пермь, 1968. Т. 52. С. 3–44.
- Бобрецов А.В.* Динамика численности лесных полевков верхнепечорской тайги // IV съезд ВТО: Тез. докл. М., 1985. Т. 1. С. 176–169.
- Бойко Н.С.* Мышевидные грызуны островов и побережий Кандалашского залива и динамика их численности // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М., 1984. С. 5–24.
- Губарь Ю.П.* Численность лесных полевков и некоторые стороны их взаимоотношений // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. Ленина, 1976. Ч. 1. С. 60–103.
- Губарь Ю.П., Колоскова Н.И., Компанцева Е.И.* Материалы к экологии лесных полевков бассейна реки Сотки (Архангельская область) // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. Ленина, 1976. Ч. 2. С. 140–163.
- Жигальский О.А.* Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1989. 48 с.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Колоскова Н.И.* Численность мелких млекопитающих северо-востока европейской части СССР // Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биоценозов. М., 1983. С. 154–158.
- Колоскова Н.И., Губарь Ю.П.* Прогноз изменений в населении *Microtammalia* под влиянием современной деятельности человека в Архангельской области // VI Всес. зоогеогр. конф. Тез. докл. Кишинев, 1975. С. 56–57.
- Кошкина Т.В.* Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М., 1966. Вып. 8. С. 5–27.
- Кошкина Т.В.* Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62.
- Кошкина Т.В.* Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Тр. Кандалашского гос. заповедника. Вологда, 1958. Вып. 1. С. 161–192.
- Кулик И.Л., Никитина Н.А.* Фауна мелких млекопитающих лесной зоны Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 6. С. 3–16.
- Куприянова И.Ф.* Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М.: МГПИ им. Ленина, 1978. С. 114–130.
- Куприянова И.Ф.* Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках и в лесах средней тайги европейской части СССР // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. М.: Наука, 1987. С. 49–64.
- Куприянова И.Ф., Наумов С.П.* Особенности структуры населения мелких млекопитающих Европейской тайги // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 11. С. 1682–1693.
- Надеев И.В., Ермаков Л.Н.* Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевков // Экология. 1980. № 1. С. 76–80.
- Наумов Н.П.* Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.–Л., 1948. 204 с.
- Нейфельд Н.Д., Софронов М.А., Субботин А.М.* Динамика численности мышевидных грызунов на пожарах в сосняках // Вопросы лесовосстановления на Европейском Севере. Архангельск, 1976. С. 134–142.
- Новиков Г.А.* Еловые леса как среда обитания и роль их в жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 6–164.
- Окулова Н.М., Рябов С.В., Солдатов Г.М.* К дальнейшему изучению факторов цикличности в динамике численности лесных грызунов Дальнего Востока // Грызуны: Материалы VI Всес. совещания. Л.: Наука, 1983. С. 421–422.
- Попов И.Ю.* Динамика населения мелких млекопитающих Ветлужского ботанико-географического района и некоторые влияющие на нее факторы // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М., 1989. С. 160–185.
- Пыстин А.Г.* Красная (сибирская) полевка // Млекопитающие. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука, 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 186–202.
- Теплов В.П.* Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 1960. Вып. 8. 222 с.
- Турьева В.В.* Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1953. Вып. 1. С. 1–36.

- Турьева В.В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1961. 26 с.
- Турьева В.В., Балибасов В.П. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной тайги // Фауна и экология птиц и млекопитающих Европейского Северо-Востока СССР. Сыктывкар, 1982. С. 67–73. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 51).
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 271 с.
- Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М., 1948. Вып. 3. С. 3–10.
- Hansson L., Henttonen H. Gradient in Density Variations of Small Rodent: the Importance of Latitude and Snow Cover // *Oecologia*. 1985. V. 67. № 3. P. 394–402.
- Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L. Comparisons of Amplitudes and Frequences (Spectral Analysis) of Density Variations in Long-term Data Sets of *Clethrionomys* Species // *Ann. zool. fenn.* 1985. V. 22. P. 221–227.
- Henttonen H., Tast J., Vitala J., Kaikusalo A. Ecology of Cyclic Rodents in Northern Finland // *Met. Soc. fauna et flora Fennica*. 1984. V. 60. № 3. P. 84–92.
- Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. Rodent Cycles in Relation to Biomass and Productivity of Ground Vegetation and Predation in the Palearctic // *Acta theriologica*. 1996. V. 41. № 1. P. 1–34.