

УДК 574.34:599.323.43:591.54(470.55-751.2)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ИЛЬМЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

© 2020 г. Н. В. Киселева*

Ильменский государственный заповедник, Южно-Уральский научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН,
Россия 456317 Миасс, Челябинская область

*e-mail: natakis17@gmail.com

Поступила в редакцию 05.06.2019 г.

После доработки 04.07.2019 г.

Принята к публикации 22.07.2019 г.

Приведены данные учетов численности рыжей полевки в Ильменском заповеднике с 1982 г. по 2018 г. Проанализированы изменения климатических показателей с 1928 г. по 2017 г. Существенных различий в сумме осадков за декабрь–март, апрель–май и величине средних многолетних температур за май и апрель не выявлено. Не обнаружено значимой зависимости динамики численности рыжей полевки от анализируемых климатических параметров. Изменения амплитуды и частоты волн численности рыжей полевки, вероятно, могут быть связаны с увеличением продолжительности безморозного периода, наблюдаемого на территории заповедника в последние десятилетия.

Ключевые слова: рыжая полевка, многолетняя динамика, изменение климата, длительность безморозного периода

DOI: 10.31857/S0367059720020079

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – широко распространенный вид мелких грызунов, населяющий различные лесные ландшафты, для которого характерны циклические колебания численности. Динамику численности рыжей полевки (РП) и причины, ее определяющие, рассматривали многие исследователи для разных регионов как в оптимуме ареала [1, 2], так и на периферии [3–5], а также в различных экстремальных условиях [6]. Колебания численности РП некоторые исследователи связывают с урожаем кормов, особенно семян древесных пород – ели, сосны, пихты, дуба, липы и др. [7, 8]. Другие авторы считают, что динамика численности и структура популяций РП в первую очередь являются следствием влияния погодно-климатических и внутривидовых факторов [2, 9, 10]. Существует и обобщенный взгляд на причины, вызывающие колебания численности рыжей полевки, заключающийся в том, что ни один отдельно взятый фактор не может служить единственной причиной динамики не только на протяжении всего ареала вида, но и для отдельных регионов, хотя в некоторых конкретных случаях может приобретать главенствующее значение [11].

В последние десятилетия происходят существенные климатические сдвиги, выражающиеся в изменении количества и режима осадков, отклонениях температуры и других параметров, на которые реагируют как отдельные виды, так и

экологические сообщества в целом. Регулярные циклы размножения грызунов изменяются во многих районах одновременно [12–14]. Влияние отдельных погодных факторов, например снежного покрова, на численность грызунов рассматривалось подробно [15]. Однако о взаимосвязи численности животных и климата до сих пор мало что известно, в первую очередь из-за небольшого количества долгосрочных временных рядов данных, без которых невозможно подойти к пониманию этой связи. Кроме того, больше наблюдений выполнено на примере полевок рода *Microtus*, для которых типичны многолетние популяционные циклы [16].

В настоящей работе представлены результаты многолетнего мониторинга за численностью рыжей полевки в Ильменском заповеднике. Цель исследования – анализ особенностей многолетней динамики численности рыжей полевки и изучение потенциального влияния климатических изменений на ее численность. Предполагается, что долгосрочные исследования могут лучше выявить тренды в колебаниях численности населения рыжей полевки из-за климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на территории Ильменского заповедника, расположенного в предгорьях восточного склона Южного Урала в подзо-

не предлесостепных сосновых и сосново-березовых лесов [17]. Для территории заповедника характерен сложный рельеф с разнообразным сочетанием невысоких хребтов и скалистых гряд. Климат умеренно континентальный, среднегодовая температура около $+2^{\circ}\text{C}$, годовая сумма осадков в среднем 444 мм.

Начиная с 1982 г. учеты грызунов проводились одним и тем же исследователем по единой методике. Численность грызунов определяли с помощью учетов ловушко-линиями. Каждая линия состояла из 50 ловушек Геро, расставленных на расстоянии 10–12 м. Длительность экспозиции каждой линии – 4 сут. В качестве показателя численности использовали количество особей на 100 ловушко-суток. Показатели относительной численности рассчитывали по количеству животных, отловленных за 4 сут. Всего было отловлено 1860 рыжих полевок. Учеты проводили дважды в год – весной (май) и осенью (сентябрь) в биотопах двух типов: “влажных” и “сухих”. “Влажные” биотопы – берега озер, рек и ручьев, а также понижения рельефа, “сухие” – березово-сосновые леса горных склонов. В период с 1982 г. по 1994 г. учеты проводили в однотипных биотопах, но на разных участках, с 1995 г. по 2018 г. – на одних и тех же участках. “Влажный” биотоп – берег р. Большая Черемшанка (среднее течение), “сухой” биотоп – горный склон восточной экспозиции, покрытый березово-сосновым лесом со слабо развитым подлеском, невысоким травянистым покровом. Разница в высоте над уровнем моря между этими двумя участками составляет около 20 м. В отдельные годы дополнительно проводили отловы на разных участках в августе и октябре.

Кроме учетов линиями, в период с 1982 г. по 1987 г. численность оценивали с помощью ежемесячных (с мая по сентябрь включительно) отловов живоловушками и мечения грызунов на участке в 3.5 га, на котором отработано 20000 лов.-сут, отловлены и помечены 732 рыжие полевки. В связи с очень низкой (близкой к нулю) численностью грызунов в период с 1986 г. по 1994 г. (8 лет) весенние учеты линиями не проводили. Всего с 1982 г. по 2018 г. отработано линиями 31000 лов.-сут.

Гипотезу о влиянии климатических параметров на численность РП проверяли с помощью метода линейной регрессии. В качестве предикторов были использованы среднемесячные данные по сумме осадков за декабрь–март, апрель–май и среднемесячные температуры апреля и мая. Выбор этих показателей обусловлен мнением многих исследователей о зависимости уровня численности РП от состояния снежного покрова, погодных условий в период размножения, и прежде всего в мае [7, 8, 18].

Метеоданные приводятся на основании сведений, полученных на метеостанции г. Миасс, рас-

положенной в нескольких километрах от территории заповедника. Для приблизительной оценки возможного влияния урожайности семян на численность РП были использованы данные В.Д. Захарова [19] по динамике урожайности сосны (*Pinus silvestris*) за период с 1986 г. по 2010 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя величина относительной весенней численности рыжей полевки (РП) во “влажных” биотопах за период 1982–1985 гг. (в сезоны, когда проводились учеты) и за период 1995–1999 гг. составила 0.4 ± 0.13 ос. на 100 лов.-сут, за период с 2000 г. по 2018 г. (17 лет, за исключением 2004 г.) – 2.8 ± 0.1 на 100 лов.-сут, т.е. величина весенней численности РП возросла в 7.0 раза по сравнению с периодом 1982–1999 гг. ($p < 0.001$). Увеличение средней величины весенней численности РП во “влажных” биотопах произошло особенно существенно с 2001 г. по 2008 г. – в этот период она составила 6.2 ± 0.3 ос. на 100 лов.-сут, за период 2009–2018 гг. снова снизилась, составив 1.8 ± 0.12 ос. на 100 лов.-сут ($p < 0.001$).

Средняя величина осенней численности РП во “влажных” биотопах за период 1982–1999 гг. составила 4.8 ± 0.5 ос. на 100 лов.-сут, с 2000 г. по 2018 г. – 18.6 ± 0.7 , т.е. средняя многолетняя величина численности рыжей полевки во “влажных” биотопах заповедника возросла в 3.8 раза ($p < 0.001$).

В “сухих” биотопах весенняя численность рыжей полевки часто имела нулевые или близкие к нулю значения: за период с 1982 г. по 1999 г. (за те сезоны, когда проводились учеты) она составила 0.3 ± 0.09 , за период с 2000 г. по 2018 г. – 4.3 ± 0.98 ос. на 100 лов.-сут ($p < 0.05$). Показатель весенней численности в “сухих” биотопах превышал значения данного показателя во “влажных” местообитаниях лишь в год пика (2008 г.) и дважды в годы среднего уровня численности населения (2014 и 2017 гг.). Осенняя численность, как правило, не превышала численность рыжих полевок во “влажном” биотопе, и лишь в отдельные годы достигала таких же значений, как во “влажных” биотопах (рис. 1).

С 1982 г. по 1997 г. зарегистрированы два подъема численности рыжей полевки – в 1986 и 1993 гг. (см. рис. 1). Интервал между подъемами составил 6 лет. По данным ежемесячных учетов на участке мечения, численность рыжей полевки в 1986 г. достигла пикового значения в конце июля, и размножение полевок прекратилось. Данные по количеству отловленных полевок в конце июля приведены в табл. 1.

Начиная с 2000 г. и в последующие 18 лет частота волн численности изменилась. Амплитуда подъемов возросла в 1.4–2.1 раза (рис. 2). С 2006 г. повышенная осенняя численность во “влажных”

Численность, ос/100 лов.-сут

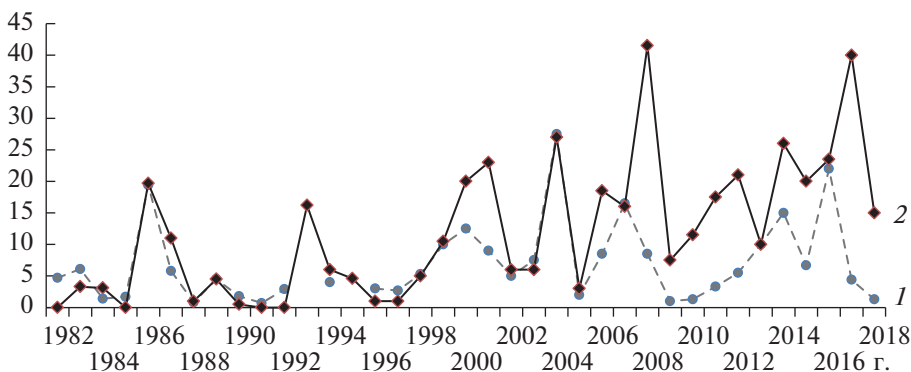


Рис. 1. Многолетняя динамика относительной осенней численности рыжей полевки в “сухих” (1) и “влажных” (2) биотопах Ильменского заповедника.

Численность, ос/100 лов.-сут

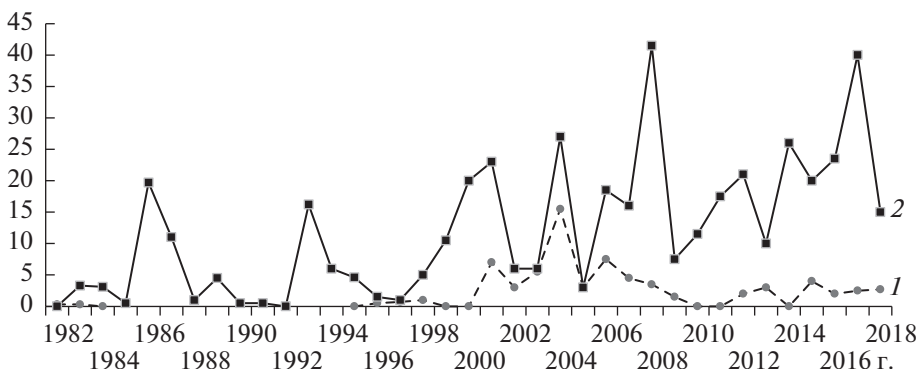


Рис. 2. Многолетняя динамика относительной весенней (1) и осенней (2) численности рыжей полевки во “влажных” биотопах Ильменского заповедника.

биотопах сохранялась в течение трех сезонов, затем последовал спад. Период с 2014 г. по 2017 г. характеризовался ежегодным повышением численности. За восемнадцать лет (2000–2018 гг.) относительная осенняя численность дважды (2008 и 2017 гг.) достигала пиковых значений, при которых размножение полевков прекращалось уже в июле или начале августа (см. рис. 2).

Размножение рыжей полевки в Ильменском заповеднике, как правило, начинается в апреле, первая генерация встречается в отловах в первой декаде июня. Самая ранняя дата (02.06) отлова рыжих полевков первой генерации зарегистрирована в 2008 г. Подснежное размножение нами не было зафиксировано. Заканчивается размножение обычно в конце августа–начале сентября. В 1984 г. беременных самок отлавливали в начале сентября, а самая поздняя дата отлова беременной самки, у которой обнаружено 6 эмбрионов, – 14.09.2015 г.

Между весенней численностью РП в “сухих” и “влажных” биотопах значимая корреляция обнаружена в период с 1995 г. по 2018 г. ($r = 0.477 \pm 0.2$;

$p \leq 0.05$); в период с 1982 г. по 2018 г. (в сезоны, когда проводили учеты) – между весенней и осенней численностью во “влажном” биотопе ($r = 0.41 \pm 0.17$; $p < 0.05$), а также между осенней численностью в “сухих” и “влажных” биотопах ($r = 0.546 \pm 0.15$; $p < 0.01$). В связи с тем, что в общем между “сухими” и “влажными” биотопами существует корреляция численности, в регрессионном анализе рассматривали только влажные биотопы. При этом не выявлено значимых зависимостей динамики численности рыжей полевки от выбранных климатических показателей (табл. 2).

Сравнение климатических параметров территории Ильменского заповедника за 89 лет не по-

Таблица 1. Численность зимовавших и сеголеток рыжей полевки, отловленных на участке мечения за июль, ос. на 1 га

Год	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Зимовавшие	2.6	8.6	2.6	6.0	10.6	10.3
Сеголетки	12.3	31.7	9.7	16.9	65.1	32.9

Таблица 2. Результаты регрессионного анализа зависимости весенней и осенней численности рыжей полевки от суммарного количества осадков за декабрь–март, апрель–май и среднемесячных температур за апрель–май во “влажных” биотопах Ильменского заповедника

Месяц	N, лет	Среднее \pm SE	Min	Max	Показатели линейной регрессии			
					наклон	R ²	r \pm SE	p*
Весенняя численность/осадки								
Декабрь–март	27	707 \pm 6.04	16.2	157.0	0.014	0.016	0.125 \pm 0.198	0.542
Осенняя численность/осадки								
Апрель–май	35	73.47 \pm 5.63	2.9	151.2	0.035	0.011	0.103 \pm 0.173	0.598
Осенняя численность/температура								
Апрель	35	4.6 \pm 0.49	1.0	10.7	1.2	0.096	0.31 \pm 0.166	1.87
Май	35	11.64 \pm 0.33	7.9	15.1	1.0	0.031	0.177 \pm 0.141	1.03

* p – уровень значимости.

Таблица 3. Многолетние климатические показатели на территории Ильменского заповедника

Годы	Средняя сумма осадков за декабрь–март, мм	Среднее многолетнее кол-во осадков, мм		Средняя многолетняя температура, °C		Длительность безморозного периода (от 0 до 0°C), дни	
		апрель	май	апрель	май	min–max	\bar{M}
1928–1955*	70.7	21.5	47.7	3.5	10.6	90–140	119
1983–1999	57.7	26.6	42.5	4.1	10.9	121–226	190
2000–2017	73.5	30.1	47.4	5.1	12.3	142–237	205

* Метеоданные приводятся по С.С. Жарикову [24].

казало значительных различий в сумме осадков и величине средних многолетних температур за май и апрель (табл. 3). Однако средняя величина длительности безморозного периода в 2000–2017 гг. увеличилась на 86 дней по сравнению с 1928–1955 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Уральский регион представляет собой восточную часть ареала рыжей полевки. Для гор Южного Урала в целом характерен мозаичный тип распределения грызунов [20]. Размещение РП по территории заповедника также очень неравномерное и обусловлено особенностями макро- и микрорельефа, зависит от состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, степени захламленности леса. Наиболее благоприятны для рыжей полевки берега лесных рек и ручьев, заросшие кустарником и высокотравьем, низины с обильным подлеском и валежником [21]. Суммарная площадь подобных территорий невелика – намного меньше общей площади лесов заповедника. К таким территориям относятся “влажные” биотопы, в т.ч. участок мечения рыжих полевков и долина р. Большая Черемшанка. Менее благоприятны для грызунов преобладающие по площади сосняки различных типов, так как в них слабо развит подлесок, сомкнутость

крон невысокая, мало валежника и укрытий. В наших исследованиях – это “сухие” биотопы.

Весной во время снеготаяния и обильных осадков или во время сильного половодья на пониженных и прибрежных участках может происходить затопление нор полевков, из-за чего во “влажных” биотопах численность снижается, несмотря на успешную зимовку. Так, в апреле 2000 г. были обильные осадки в виде дождя – за один день (24 апреля) выпало 50% месячной нормы, и во “влажном” биотопе весной не было отловлено ни одной рыжей полевки, а в “сухом” биотопе было отловлено минимальное количество зверьков – 0.5 ос. на 100 лов.-сут. В марте 2005 г. многократно происходили дневные оттепели, после которых температура опускалась до -23°C , на снегу образовывалась корка, кроме того, обильные осадки 1.5-месячной нормы вызвали массовую гибель грызунов.

В 2010 г. исходная весенняя численность была очень низкой – в обоих типах биотопов весной не удалось отловить грызунов. Для зимы в этот год было характерно повышенное суммарное количество осадков – почти в 2 раза выше нормы и очень низкие температуры ($-34...-39^{\circ}\text{C}$) в течение трех зимних месяцев. Глубина промерзания почвы зимой достигала 109 см, что на 3–5 см больше нормы [22]. На горных склонах, как пра-

вило, высота снежного покрова намного меньше, чем на равнинных частях и в низинах. Сильное промерзание почвы также ведет к гибели грызунов в норах.

Таким образом, анализ динамики численности грызунов с использованием среднемесячных данных погоды может быть малоинформативным, так как 1–2 дня или несколько дней с критическими погодными условиями могут сильно изменить уровень численности грызунов. Влияние погодных условий зимне-весеннего периода детально описано разными исследователями [4, 15]. Мы лишь уточнили особенности этого влияния для территории Ильменского заповедника.

Считается, что одной из причин увеличения численности грызунов, в том числе и рыжей полевки, наряду с благоприятными метеоусловиями в зоне южной европейской тайги служит хороший урожай семян древесных пород [8, 18]. В Ильменском заповеднике отсутствуют ель и пихта, липа не плодоносит под пологом леса, поэтому можно предположить, что подъемам численности грызунов благоприятствует урожайность сосны. Урожайность сосны была наибольшей в 1986, 1989, 1991, 1994, 2009 гг. [19]. Подъемы численности рыжей полевки только дважды – в 1986 и 1989 гг. – совпадают с повышенной урожайностью сосны, т.е. ее урожайность не является ведущим фактором в подъемах численности полевки в Ильменском заповеднике. Сохранению населения грызунов способствуют ландшафтная гетерогенность территории заповедника и различающиеся условия обитания во “влажных” и “сухих” биотопах. При отсутствии неблагоприятных погодных условий (длительные аномальные температуры, многократно превышающие многолетнюю норму, интенсивные осадки и др.) грызуны выживают в обоих типах биотопов.

По данным исследований в Северной Европе, в последние десятилетия на амплитуду циклов численности грызунов наиболее сильно влияет осенне-зимняя температура. Амплитуда имеет тенденцию быть высокой, если осенью и зимой очень холодно или когда сезоны являются исключительно мягкими [23]. Мы проанализировали температурные показатели за ноябрь–декабрь, январь–февраль в годы, когда наблюдались подъемы и пики численности РП: 1986, 1993, 2001, 2004, 2008, 2012, 2014 и 2017. Среднесуточные температуры за рассмотренные месяцы существенно не отличались от многолетних средних, за исключением ноября 2013 г., который был самым теплым за всю историю инструментальных наблюдений в Челябинской области (табл. 4).

Таким образом, в условиях Ильменского заповедника осенне-зимние температуры не влияют на амплитуду циклов численности рыжей полевки. Не обнаружено достоверной связи многолет-

ней динамики численности рыжей полевки и суммы осадков за декабрь–март, апрель–май, температурой за май и апрель. Однако если значимые взаимосвязи не обнаружены, это не означает, что данные факторы биологически не важны. Возможно, эти связи маскируются другими процессами [24].

Анализ климатических показателей за 89 лет не выявил их значительных изменений, за исключением длительности безморозного периода, который увеличился в среднем на 86 дней [25] (см. табл. 3). Исходя из этого, можно было бы предположить, что размножение РП начинается раньше весной и заканчивается в более поздние сроки осенью. Однако нами не выявлены смещения в сроках размножения рыжей полевки. В условиях Удмуртии фазе “пик” в большинстве случаев предшествует подснежное размножение [2]. В условиях Ильменского заповедника подснежное размножение полевки нами не зарегистрировано.

Как уже отмечалось, анализ колебаний численности РП проводился многими исследователями в разные сезоны года в зависимости от погодных условий и урожайности основных кормов, но не рассматривалось возможное влияние увеличения длительности безморозного периода. По данным Челябинского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (филиал ФГБУ “Уральское УГМС”), потепление климата действительно происходит: менее чем за 100 лет температура повысилась примерно на 1,8°C. При этом скорость увеличения среднегодовых многолетних температур резко возросла после 70-х годов XX в. – в среднем в 2 раза. Зима стала более теплой и затяжной за счет ноября [22].

Прибылые зверьки гибнут в основном осенью, высокая смертность полевки в переходные (ранневесенний и осенний) периоды связана с сезонной перестройкой физиологии (прежде всего терморегуляции) [18]. Уменьшение длительности низкотемпературного периода снижает энергетические затраты зверьков [26, 27], при этом увеличивается возможность поиска пищевых ресурсов, улучшается их качество, за счет чего поддерживается более высокая активность животных, повышается их выживаемость, изменяется структура популяции [28, 29]. Очевидно, все это и вызывает наблюдаемые в Ильменском заповеднике изменения в амплитуде и частоте волн численности РП в последние десятилетия.

Согласно историческим сведениям, на территории Ильменского заповедника рыжая полевка в первой половине XX в. значительно уступала по численности другим видам грызунов, составляя в уловах от 6.0 до 34.7% [29, 30]. В настоящее время она доминирует в лесных стациях лишь в отдельные годы, уступая по численности малой лесной мыши [32, 33]. Беспрецедентное нарастание чис-

Таблица 4. Температура осенне-зимних месяцев в Ильменском заповеднике в годы пиков численности рыжей полевки

Годы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль
1985	-7.8/-7.5	-11.4/-13.2	-/-	-/-
1986	-/-	-/-	-13.3/-16.1	-15.1/-15.0
1992	-4.6/-7.3	-/-	-/-	-/-
1993	-/-	-/-	-9.7/-15.8	-13.0/-14.6
2000	-6.5/-5.8	-11.1/-13.2	-/-	-/-
2001	-/-	-/-	-10.9 /-14.2	-14.3/-12.9
2003	-6.0/-6.2	-6.1/-13.2	-/-	-/-
2004	-/-	-/-	-11.3/-14.8	-10.5/-12.7
2007	-6.5/-6.2	-12.1/-12.4	-/-	-/-
2008	-/-	-/-	- 5.5/-14.8	-10.3/-12.7
2011*	Нет данных			
2012	-/-	-/-	-13.8/-14.8	-15.0/-12.7
2013	2.2/-5.0	-7.4/-12.4	-/-	-/-
2014	-/-	-/-	-12.7/-14.8	-13.4/-12.7
2016	-8.1/-5.0	-14.8/-12.3	-/-	-/-
2017	-/-	-/-	-10.4 /-14.8	-12.5 /-12.7

Примечание. Полужирным шрифтом выделены годы пиков численности рыжей полевки; * – нет данных; в числителе – среднесуточная температура, в знаменателе – многолетняя.

ленности (до 80% в уловах) рыжей полевки за период с 1989 г. по 2013 г., зарегистрировано в предгорной тайге Печоро-Ильчского заповедника. Основной причиной выхода рыжей полевки на доминирующие позиции авторы [34] считают трансформацию местообитаний – ветровальные процессы. В Ильменском заповеднике эти процессы незначительны и не играют какой-нибудь существенной роли в размещении рыжей полевки. Увеличение численности рыжей полевки в таких разных регионах, как темнохвойная тайга Северного Урала и предлесостепные сосново-березовые леса Южного Урала, свидетельствует, на наш взгляд, о сходных процессах, благоприятствующих ее расселению и увеличению численности. Мы предполагаем, что такими процессами являются глобальные климатические изменения, и в частности увеличение длительности безморозного периода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более 80 лет в Ильменском заповеднике ведутся наблюдения за численностью и видовым составом грызунов. В начале XX в. рыжая полевка значительно уступала в численности другим видам. В настоящее время в лесных биотопах она доминирует, составляя в уловах до 98%. Сохранению населения рыжей полевки в сезоны с критическими погодными условиями способствуют ландшафтная гетерогенность территории заповедника и наличие разнотипных местообитаний.

При анализе многолетних колебаний численности грызунов из-за кратковременных, но значительных погодных отклонений среднемесячные метеорологические показатели оказываются малоинформативными.

Начиная с 2000 г., амплитуда и частота волн численности рыжей полевки изменились, амплитуда подъемов значительно возросла. Подснежное размножение и смещение сроков размножения не зарегистрированы. Из множества климатических показателей наиболее существенно изменилась длительность безморозного периода – на территории заповедника она увеличилась на 86 дней по сравнению с началом XX в., составив в среднем 205 дней. Мы предполагаем, что уменьшение длительности низкотемпературного периода снижает энергетические затраты зверьков, улучшает качество их питания, повышается их выживаемость, изменяется структура населения, за счет чего происходит изменение амплитуды и частоты волн численности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буальска Г., Лукьянов О.А., Мешковска Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции численности рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
2. Жигальский О.А. Динамика численности и структура населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys glareolus)*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 619–628.

3. Кошкина Т.В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности // Труды Кандалакшского заповедника. 1958. Вып. 1. С. 161–191.
4. Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 8. С. 976–989.
5. Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Сучкова Н.Г. Динамика численности европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) на восточной периферии ареала // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 373–382.
6. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. 2016. № 5. С. 375–381. [Olenev G.V., Grigorkina E.V. Evolutionary ecological analysis of adaptation strategies of rodent populations under extreme conditions // Rus. J. of Ecology. 2016. V. 47. № 5. P. 486–492.] <https://doi.org/10.1134/S106741361605009X>
7. Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань: Изд-во Казан. фил. АН СССР, 1960. 468 с.
8. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
9. Турьева В.В. Мышевидные грызуны лесной части Коми АССР // Труды Коми филиала АН СССР. 1953. Вып. 1. С. 1–36.
10. Krebs C.J. Population Fluctuations in Rodents. Chicago: The University of Chicago Press, 2013. 306 p.
11. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
12. Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // Oikos. 2004. V. 107. P. 376–392.
13. Ims R.A., Henden J.-A., Killengreen S. Collapsing population cycles // Trends Ecol. Evol. 2008. V. 23. P. 79–86.
14. Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H. et al. Linking climate change to lemming cycles // Nature. 2008. V. 456. P. 93–97.
15. Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. М.: Изд-во МГУ, 1990. 286 с.
16. Elton C.S. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // J. Exp. Biol. 1924. № 2. P. 119–163.
17. Дорогостайская Е.В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина / Тр. Ильменск. гос. заповед. им. В.И. Ленина. Свердловск: УФАН СССР, 1961. Вып. 8. С. 9–50.
18. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
19. Захаров В.Д. Многолетняя динамика зимнего населения лесных птиц Ильменского заповедника // Экология. 2018. № 4. С. 299–305 [Zakharov V.D. Long-term dynamics of winter communities of forest birds in the Ilmen Nature Reserve // Rus. J. of Ecology. 2018. V. 49. № 4. P. 332–337.] <https://doi.org/10.1134/S10>
20. Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е. и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 100 с.
21. Киселева Н.В. Фауна мышевидных грызунов Ильменского заповедника // Растительный и животный мир Ильменского заповедника. Свердловск: УрО АН СССР, 1989. С. 3–18.
22. <http://www.chelpogoda.ru>.
23. Korpela K., Delgado M., Henttonen H. et al. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: mild winters do not negate high-amplitude cycles // Global Change Biology. 2013. V. 19. P. 697–710. <https://doi.org/10.1111/gcb.12099>
24. McMillan B.R., Kaufman G.A., Kaufman D.W. Factors influencing persistence of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // Prairie Naturalist. 2005. № 37. P. 29–40.
25. Жариков С.С. Климат района Ильменского заповедника и сопредельных пространств Южного Урала // Труды Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Свердловск: УФАН СССР, 1959. Вып. VII. С. 3–32.
26. Coulson T., Milner-Gulland E.J., Clutton-Brock T. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species // Proc. R. Soc. B-Biol. Sci. 2000. V. 267. P. 1771–1779.
27. Nieminen P., Hohtola E., Mustonen A.-M. Body temperature rhythms in *Microtus* voles during feeding, food deprivation, and winter acclimatization // J. Mammal. 2013. V. 94. P. 591–600.
28. Langvatn R., Albon S.D., Burkey T., Clutton-Brock T.H. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore // J. Anim. Ecol. 1996. V. 65. P. 653–670.
29. Forbes K.M., Stuart P., Mappes T. et al. Diet quality limits summer growth of field vole populations // PLoS One. 2014. 9(3):e 91113. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091113>
30. Дукельская Н.М. Опыт обзора млекопитающих Государственного Ильменского заповедника // Труды по изучению заповедников. М., 1928. С. 53–54.
31. Данини Е.С., Володина З.С., Котлечков В.Г. Материалы по экологии и биологии *Micro mammalia* Ильменского заповедника и его окрестностей // Уч. зап. Молотовского ун-та. 1940. Т. 4. Вып. 1. С. 32–58.
32. Киселева Н.В. Об изменении фауны мышевидных грызунов Ильменского заповедника // Экология. 1990. № 5. С. 86–89.
33. Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Сопряженность популяционных изменений у лесной мыши и рыжей полевки в лесных биогеоценозах Южного Урала // Экология. 1991. № 1. С. 43–52 [Kolcheva N.E., Olenev G.V. Interlinking of population changes in wood mouse and bank voles in forest biogeocoenoses of the Southern Urals // Sov. J. of Ecology. 1991. V. 22. № 5. P. 36–44.]
34. Бобрецов А.В., Петров А.Н., Лукьянова Л.Е., Быховец Н.М. Структурные перестройки в населении лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) предгорий Северного Урала // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 6. С. 731–738. <https://doi.org/10.7868/S0044513415060070>