

Heterogeneity of rodent populations during terminal phases of density dynamics

S.A. Myakushko

Taras Shevchenko National University of Kyiv

Volodymirs'ka Str., 64/13, Kyiv, 01601, Ukraine, E-mail: aloizaloiz@ukr.net; tel.: +380505493766

Submitted: 27.11.2017. Accepted: 11.01.2018

The population structure of populations of two vole species (*Myodes glareolus* Schreber, 1780 and *Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836) were analyzed towards the peaks and depressions of their dynamics of density. Field researches were conducted throughout the first half of summer during 2000-2013. The sample was more than 800 individuals.

Reactions of populations of rodents to changes of living conditions during dynamics of the population are provided with species-specific reorganizations of sex and age structure. On the basis of allocation of functional and physiological groups, comparison of their contribution to changes of density of populations is carried out. Specifics of this approach consist that at allocation of such groups as criterion the similarity of a functional condition of individuals connected with features of growth, development and unity of a reproductive state is accepted.

Changes of living conditions during dynamics of population density, cause realization of species-specific population reactions are being show. In population of a bank vole delay of intensity of reproduction in years of density peaks is reached due to preservation of a considerable share of the wintered individuals. It is followed by simplification of age structure and change of a sex ratio towards prevalence of females. The analysis of coefficients of a reproduction shows that the wintered individuals provide 1/3 population increase. In years of the low density of an intensification of reproduction the maximum realization of biotic potential of young animals promotes. Also as the buffer a large number of individuals who will enter at reproduction the next year remains.

In population of pine vole the priority mechanism of regulation of reproduction is the effective date variation in a reproduction of bulk of representatives of spring and summer generation. In the conditions of an overpopulation (density peak) the share of animals who don't breed is maximum and exceeds quantity of breeding almost twice. The wintered individuals aren't enough and they don't provide such essential contribution to a reproduction as at a bank vole. In depression phases the quantity of the breeding voles of the current year of birth more than twice increases, they provide the further growth of population.

Key words: populations; multiannual dynamics of density; sex and age structure; breeding intensity; voles

Гетерогенність популяцій гризунів на термінальних фазах динаміки щільності

С.А. Мякушко

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна, E-mail: aloizaloiz@ukr.net; тел.: +380505493766

У роботі проаналізовані особливості структури популяцій нориці рудої і підземної на фазах піка і депресії багаторічної динаміки щільності. Показано, що реакції популяцій гризунів на зміни умов існування у ході динаміки населення забезпечуються видоспецифічними перебудовами статевої і вікової структури. На підставі виділення внутрішньо-популяційних функціонально-фізіологічних угруповань визначено і порівняно їх внесок у зміни щільності популяцій. В популяції рудої нориці уповільнення розмноження в роки піків щільності відбувається за рахунок збереження великої частки особин, які перезимували, і зниженням успішності відтворення цьогорічків, що супроводжується спрощенням вікової структури і зміною співвідношення статей у бік самок. У роки низької щільності інтенсифікації розмноження сприяє максимальна реалізація біотичного потенціалу молодих тварин, а також збереження у якості буфера значної

кількості особин, які вступають у відтворення на наступний рік. У підземної нориці пріоритетним механізмом регуляції розмноження є варіювання часу вступу до репродукції основної маси представників весняних і літніх генерацій. В умовах перенаселення частка тварин, які не розмножуються, є максимальною і майже у два рази перебільшує кількість тих, що залучені до відтворення. У роки депресій значно зростає кількість нориць, які розмножуються у рік свого народження, саме вони забезпечують подальший ріст популяції.

Ключові слова: популяції; багаторічна динаміка щільності; статевовікова структура; інтенсивність відтворення; нориці

Вступ

Твердження, що структурованість популяцій є засобом для збільшення ефективності засвоєння і використання ресурсів середовища, на сьогоднішній день можна вважати загальноприйнятим і безальтернативним. Якісні перетворення середовища, впливаючи на популяцію, спричинюють в останній зміні швидкості та ефективності перетворення енергії. Вивчення енергетичної основи подібних процесів дало змогу М.І. Калабухову (Kalabuhov, 1946) сформулювати принцип екологічного балансу, який надалі набув розвитку в роботах інших дослідників (Mezhzherin et al., 1991; Murdoch, 1994; Letnic, Dickman, 2010; Egerton, 2015). Цей принцип постулює, що між енергетичними витратами (потребами) популяції та можливостями їх відновлення, що надаються середовищем, має бути відповідність.

Одночасно з цим не можна ігнорувати той факт, що середовище є видоспецифічним (Shenbrot, 2014; Sokolova et al., 2014), тобто вплив одного фактору на різні види має свої особливості. Відповідно, відрізняються й популяційні реакції та їх механізми, які спрямовані на відновлення і підтримування зазначеного балансу (Myakushko, 2017). Проте і самі популяції здатні активно змінювати умови власного існування, виступаючи як перетворювачі середовища. Це особливо важливо враховувати у разі досліджень динаміки їх чисельності або щільності. Якість середовища, в якому існують індивідууми та їх внутрішньопопуляційні групи на різних фазах багаторічних циклів, зазнає значних змін (Shenbrot et al., 2010; Bjørneraas et al., 2012; Russell, Ruffino, 2012; Bean et al., 2014; Tian et al., 2015).

Метою даної роботи є вивчення ролі гетерогенності популяцій двох видів лісових гризунів, їх статевовікових і функціональних угруповань, в реалізації механізмів, які лежать в основі багаторічної динаміки щільності населення. Зважаючи на те, що два досліджувані види суттєво відрізняються своїми екологічними потребами і динамічними характеристиками рухів населення, порівняльний аналіз внеску різних груп особин у підтримуваних відповідності середовищу, уявляється доволі важливим. Актуальність роботи також обумовлена тим, що один із піддослідних видів (підземна нориця) майже на всіх ділянках свого ареалу не є численим, тому існує лише незначна кількість досліджень щодо його багаторічної динаміки. Найчастіше саме обмеженість вибірок не дає можливостей для з'ясування різних аспектів популяційної стратегії або обумовлює недостовірність отриманих результатів.

Матеріали і методи

Основою для роботи стали матеріали багаторічного безперервного моніторингу за станом популяцій двох видів лісових гризунів Канівського природного заповідника – нориці рудої (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) і підземної (*Microtus subterraneus* de Selys-Longchamps, 1836). Польові дослідження приводили упродовж першої половини літа у період 2000-2013 рр. За цей часовий проміжок у динаміці щільності кожного виду були зафіксовані по 3 роки, що відповідають термінальним фазам – пікам і депресіям щільності. Дані за роками аналогічної фази були об'єднані з метою підвищення репрезентативності вибірок (для аналізу динаміки підземної нориці це єдина можливість отримати достатню вибірку, враховуючи її низьку чисельність в окремі роки). Середні значення щільності популяцій наступні – руда нориця: пік – 83,67; депресія – 15,97 ос/га; підземна нориця – 33,47 і 2,67 ос/га відповідно. Відлови тварин проводили за допомогою традиційного методу облікових ділянок. За час досліджень проаналізовано більше 800 особин.

Для виділення однорідних вікових груп був проведений аналіз зубної системи, одночасно з цим визначали й досліджували комплекс краніологічних індексів. Для обох видів визначали відношення загальної довжини черепа до кондиллобазальної (ICb) та відношення довжини лицьової частини черепа до мозкової (ІЛД). Вікові групи виділяли враховуючи, що при рості та розвитку перший краніометричний індекс зменшується, а другий – збільшується. Виділення вікових класів відбувалося загальноприйнятими методами за результатами аналізу зубної системи (Perrin, 1978; Klevezal, 2007; Ungar, 2015). Особливості відтворення у певному році оцінювали за допомогою коефіцієнту репродукції (IR), який характеризує «успішність» реалізації потенціалу відтворення в популяції (Emelyanov, Mihalevich, 1988).

Під час аналізу даних всі особини були розподілені між окремими функціонально-фізіологічними угрупованнями (ФФУ). Специфіка даного підходу полягає в тому, що при виділенні таких груп за основний критерій приймають функціональний стан, пов'язаний зі специфікою росту, розвитку та єдності репродуктивного стану. Зазвичай в межах конкретного сезону декілька суміжних генерацій характеризуються схожим функціональним навантаженням (Di Marco et al., 2013; Sobral, Alves de Oliveira, 2014). Під специфічністю функцій (функціональною особливістю) угруповань в першу чергу розуміють участь тварин у розмноженні, що неминуче відбивається на більшості морфофізіологічних показників, використаних в якості індикаторів. Як правило виділяють три ФФУ: перше (ФФУ-1) – це особини, що перезимували, друге (ФФУ-2) – цьогорічки, які не розмножуються в рік свого народження, і третє (ФФУ-3) – цьогорічки, які вступають у відтворення в поточному році (Olenev, 1991).

Результати та їх обговорення

У табл. 1 представлені матеріали щодо співвідношення статей у популяціях двох видів нориць на фазах піка і депресії щільності населення. У даному випадку привертають до себе увагу декілька моментів. По-перше, достовірне і стійке кількісне переважання особин певної статі на протилежних фазах динаміки. По-друге, різні тенденції змін цього співвідношення в окремих видів. Так, для популяції рудої нориці характерним є переважання самок, що особливо виражено у роки високої щільності (їх частка перебільшує іншу майже у 1,6 разів). У підземної нориці, навпаки, чисельно домінують самці, хоча і з дещо меншим відривом. Крім цього, відмінність між двома видами виявляється у тому, що різниця у представленості статей на термінальних фазах популяційного циклу у рудій нориці виражена значно сильніше. Слід додати, що така ситуація різною мірою властива також іншим рокам спостережень, які не увійшли до даної роботи.

Таблиця 1. Співвідношення статей в популяціях нориць на різних фазах динаміки щільності (у %)

Фаза динаміки	Myodes glareolus		Microtus subterraneus	
	самці	самки	самці	самки
Пік	38,61	61,39	55,33	44,67
Депресія	45,91	54,09	54,80	45,20

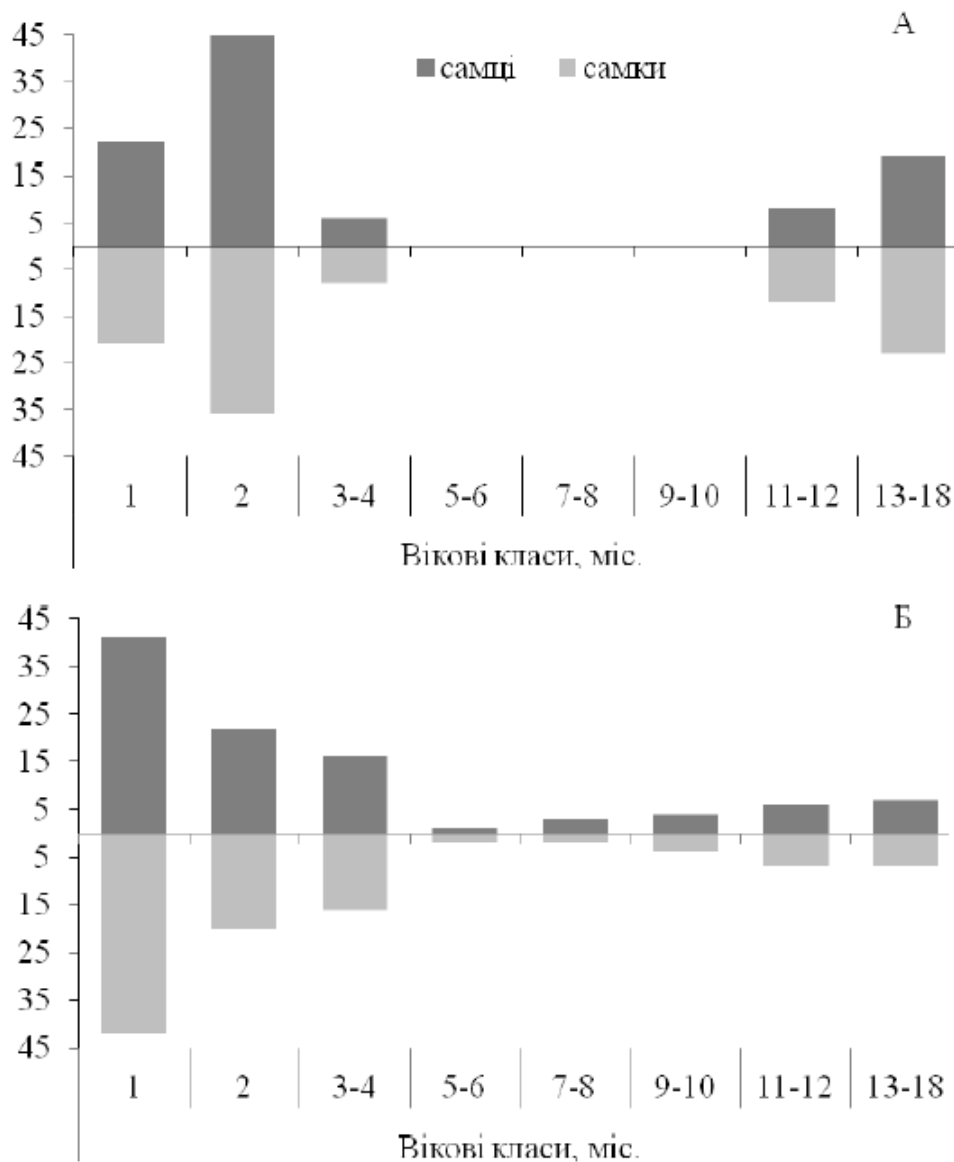


Рис. 1. Статевовіковий розподіл особин рудої нориці (%) на фазах піка (А) і депресії (Б) щільності популяції

Елементарна логіка міркувань передбачає дві можливі причини порушення рівного співвідношення статей: неоднакову народжуваність або різну смертність представників окремих статевих груп. Разом з цим відомо, що для виводків переважної більшості мишоподібних гризунів на момент народження властиве співвідношення близьке 1:1 (Mezhzherin et al., 1991; Krebs, 2013; Sipari, 2016). Таким чином, відсутні підстави для пояснення даних явищ вихідним дисбалансом співвідношення. Проте і твердження про вибіркочну смертність певної статі без залучення додаткових фактів уявляється передчасним на даному рівні аналізу.

На рис. 1, де представлений статевовіковий розподіл особин рудої норичі, досить легко помітити відмінності, притаманні фазам піка і депресії. Вікова структура популяції в умовах високої щільності є спрощеною і включає лише 5 класів з 8. Статевий розподіл в різних класах закономірно змінюється. Більшу частину популяції складають особини перших двох вікових класів. В одномісячному віці зафіксоване рівне співвідношення статей. За виключенням другого, в усіх класах кількісно переважають самки.

Зовсім інша ситуація спостерігається у роки депресії щільності. Кількість молодих особин в популяції (вік 1 місяць) досягає свого максимуму, проте у жодному віковому класі відсутнє достовірне переважання певної статі. Не можна не звернути уваги і на той факт, що представленість тварин перших двох класів в умовах різних рівнів чисельності, має протилежний характер. Також, незважаючи на складнішу вікову структуру, в умовах низької щільності населення значно менше особин минулого року народження. На жаль, результати аналогічного аналізу для підземної норичі мають низьку достовірність, обумовлену малими вибірками у межах окремих вікових класів, через що у роботі не використовуються.

Відокремлення на основі отриманих даних функціонально-фізіологічних угруповань (ФФУ), дало можливість виявити їх значні кількісні відмінності залежно від фази чисельності, а також знайти видову специфіку структурованості популяцій (рис. 2).

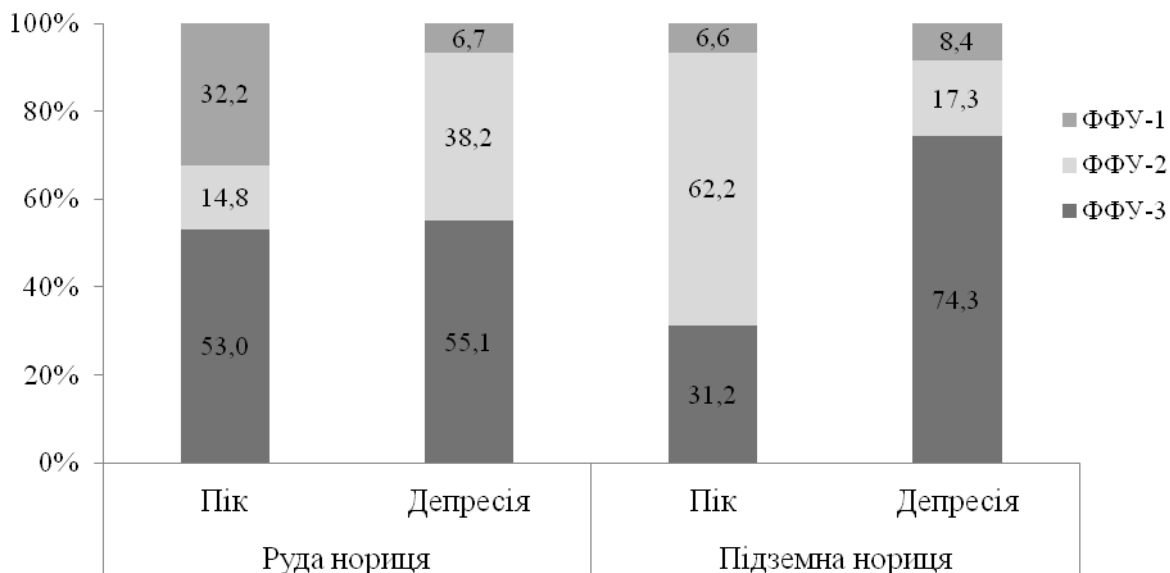


Рис. 2. Представленість різних функціонально-фізіологічних угруповань в сумарній чисельності норичь на різних фазах

У рудої норичі представленість особин-цьогорічок, що розмножуються (ФФУ-3), суттєво не змінюється. Цього не можна сказати про представників інших ФФУ: на фазі піка кількість тварин, які перезимували (ФФУ-1), у 4,6 разів перебільшує аналогічний показник фази депресії (у цей період значно зростає чисельність тварин, які не розмножуються у рік свого народження). Інша ситуація властива популяції підземної норичі: за високої щільності досягає максимуму ФФУ, яке не задіяне у відтворенні, а під час низької – найбільші показники зареєстровані в угрупованні цьогорічків, що розмножуються. Таким чином, представленість і, відповідно, роль окремих внутрішньопопуляційних угруповань у підтриманні екологічного балансу із середовищем є зовсім різними у двох видів лісових норичь.

Узагальнення наведених вище результатів, а також залучення даних про коефіцієнт репродукції (IR), дають можливість відтворити загальні риси стратегії двох видів на термінальних фазах багаторічної динаміки населення. Як відомо, популяції тварин доступні різні механізми регуляції інтенсивності відтворення (Benincà et al., 2015; Fauteux et al., 2015). Вона може здійснюватися за рахунок варіювання розміру або кількості виводків, а також частки самок, залучених до розмноження (Bian et al., 2015; Lehikoinen et al., 2016). Зрозуміло, що різною мірою усі ці складові беруть участь у регулятивних процесах, проте найчастіше серед них можна визначити пріоритетний параметр. На нашу думку, найшвидше і ефективно на зміни чисельності впливає кількість тварин, що розмножуються. Серед гризунів дане явище досить поширене, оскільки одночасно існують представники багатьох генерацій (Tkadlec, Zejda, 1998). Тварини, що народилися пізнім літом і восени, складають основу зимуючої частини популяції і, як правило, дозрівають навесні наступного року. Упродовж зими вони практично не розвиваються і ранньою весною перебувають у тому самому фізіологічному стані, що і перед зимівлею.

Такий адаптивний ефект С.С. Шварц назвав «законсервованою молодістю» (цит. за: Olenev, 2002). Це дає змогу ефективніше використовувати ресурси середовища, відтворювальний потенціал популяції та рівномірно розподіляти термін народження молоді. Крім того, така структура виконує роль своєрідного буфера, що перешкоджає вимиранню популяції у разі короткочасних несприятливих зовнішніх впливів.

Максимальний відсоток перезимуваних тварин в популяції рудої нориці у роки піка пояснюється відносним зниженням приросту молодняка у зв'язку зі зменшенням доступних ресурсів у разі великої кількості споживачів. Коефіцієнт IR, розрахований окремо для ФФУ-1, свідчить, що ця група забезпечує до 1/3 приросту населення (таблиця 2). У роки депресії, навпаки, внесок старих особин у загальне відтворення незначний, основний приріст відбувається за рахунок розмноження молодих нориць. Значно важче пояснити наявність великої кількості цьогорічків, які не розмножуються. Попри те, що доступні ресурси здатні забезпечити максимальну реалізацію відтворювального потенціалу, цього не відбувається. Можливо, як раз представники ФФУ-2, знаходячись у «законсервованому» стані, обумовлюють приріст населення наступного року. В умовах же поточного року, ФФУ-3, незважаючи на свою однакову представленість як на фазі піка, так і депресії, характеризується зовсім різною інтенсивністю розмноження.

Таблиця 2. Коефіцієнти репродукції (IR) в різних функціонально-фізіологічних угрупованнях нориць (у %)

ФФУ	Myodes glareolus		Microtus subterraneus	
	пік	депресія	пік	депресія
ФФУ-1	31,2	6,8	13,1	14,6
ФФУ-3	68,8	93,2	86,9	85,4

Представленість різних ФФУ в популяції підземної нориці інша. В умовах перенаселення (пік) частка цьогорічків, які не розмножуються, максимальна і майже у двічі перебільшує частку особин, що залучені до відтворення. Тварини, які перезимували, не численні і не забезпечують такого суттєвого внеску у репродукцію, як у попереднього виду. Загалом процеси відтворення уповільнені, що цілком узгоджується із уявленнями про саморегуляцію популяції упродовж багаторічної динаміки. У роки депресій більше ніж у 2 рази зростає кількість цьогорічків із ФФУ-3, саме вони обумовлюють подальший ріст популяції. У цьому стратегія виду має багато спільних рис із жовтогрудим мишаком, який був об'єктом у наших попередніх дослідженнях (Myakushko, Stepanenko, 2006)

Порівняння особливостей динамічних параметрів досліджуваних видів дало змогу встановити наступне. Популяції двох видів нориць здатні швидко змінювати свою чисельність (щільність) за рахунок перебудов статеві і вікової структури, а також функціонально-фізіологічного розподілу особин. Проте, під час змін умов існування у ході динаміки щільності, стратегії популяцій мають свою специфіку. У рудої нориці уповільнення репродуктивних процесів в умовах високої щільності відбувається переважно за рахунок збереження великої частки особин старших вікових класів і зниження успішності відтворення представників весняних і літніх генерацій. Все це супроводжується спрощенням вікової структури і зміною співвідношення статей у бік самок. За низької щільності інтенсифікації розмноження сприяє максимальна реалізація біотичного потенціалу молодших вікових класів, а також збереження у якості буфера значної кількості особин, які вступають у відтворення на наступний рік. У підземної нориці зазначені вище ефекти відсутні, регуляція інтенсивності розмноження відбувається за рахунок варіювання кількості особин, що не вступають у репродукцію у рік свого народження.

Висновки

Реакції популяції гризунів на зміни умов існування у ході багаторічних циклів забезпечуються видоспецифічними перебудовами їх структури. Структурна і функціональна гетерогенність популяції пов'язана з інтенсивністю відтворення, що обумовлює ефективну реалізацію ресурсів середовища. В популяції рудої нориці уповільнення розмноження в роки піків щільності відбувається за рахунок збереження великої частки особин старших генерацій і зниженням успішності відтворення цьогорічків, що супроводжується спрощенням вікової структури і зміною співвідношення статей у бік самок. У роки низької щільності інтенсифікації розмноження сприяє максимальна реалізація біотичного потенціалу молодих тварин, а також збереження у якості буфера значної кількості особин, які вступають у відтворення на наступний рік. У підземної нориці пріоритетним механізмом регуляції розмноження є варіювання часу вступу до репродукції основної маси представників весняних і літніх генерацій.

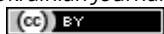
References

- Bean, W.T., Prugh, L.R., Stafford, R., Butterfield, H.S., Westphal, M., & Brashares, J.S. (2014). Species distribution models of an endangered rodent offer conflicting measures of habitat quality at multiple scales. *Journal of Applied Ecology*, 51, 1116–1125. doi: 10.1111/1365-2664.12281
- Benincà, E., Ballantine, B., Ellner, S.P., & Huisman, J. (2015). Species fluctuations sustained by a cyclic succession at the edge of chaos. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(20), 6389–6394. doi: 10.1073/pnas.1421968112
- Bian, J.-H., Du, S.-Y., Wu, Y., Cao, Y.-F., Nie, X.-H., He, H. & You, Z.B. (2015). Maternal effects and population regulation: maternal density-induced reproduction suppression impairs offspring capacity in response to immediate environment in root voles *Microtus oeconomus*. *J. Anim. Ecol.* 84(2), 326–336. doi: 10.1111/1365-2656.12307

- Bjørneraas, K., Herfindal, I., Solberg, E.J., Sæther, B.-E., van Moorter, B., & Rolandsen, C.M. (2012). Habitat quality influences population distribution, individual space use and functional responses in habitat selection by a large herbivore. *Oecologia*, 168(1), 231–243. doi: 10.1007/s00442-011-2072-3
- Di Marco, M., Santini, L., Baisero, D., Francucci, L., Grottole Marasini, G., Visconti, P., & Rondinini, C. (2013). Generation length for mammals. *Nature Conservation*, 5, 89–94. doi: 10.3897/natureconservation.5.5734
- Egerton, F.N. (2015). History of ecological sciences. Part 55: Animal population ecology. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, 96(4), 560–626. doi: 10.1890/0012-9623-96.4.560
- Emelyanov, I.G., Mihalevich, O.A. (1988). Population indicators of intensity of rodents reproduction. *Gryzunyi*, 3, 77–78 (in Russian).
- Fauteux, D., Gauthier, G., & Berteaux, D. (2015). Seasonal demography of a cyclic lemming population in the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1412–1422. doi: 10.1111/1365-2656.12385
- Kalabuhov, N.I. (1946). Saving the energy balance of an organism as adaptation process basis. *Biology Bulletin Reviews*, 7(6), 417–434 (in Russian).
- Klevezal, G.A. (2007). Principles and methods of age determination of mammals. Moscow: KMK Scientific Press. ISBN 978-5-87317-355-6.
- Krebs, C. (2013). Population fluctuations in rodents. Chicago, Illinois: The University of Chicago Press., doi: 10.7208/chicago/9780226010496.001.0001
- Lehikoinen, A., Fraixedas, S., Burgas Riera, D., Eriksson, H., Henttonen, H., Laakkonen, H., Lehikoinen, P., Lehtomäki, J., Leppänen, J., Mäkeläinen, S., Niemimaa, J., Pihlajaniemi, M., Santaharju, J., & Välimäki, K. (2016). The impact of weather and the phase of the rodent cycle on breeding populations of waterbirds in Finnish Lapland. *Ornis Fennica*, 93(1), 31–46.
- Letnic, M., Dickman, C.R. (2010). Resource pulses and mammalian dynamics: conceptual models for hummock grasslands and other Australian desert habitats. *Biological Reviews*, 85(3), 501–521. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00113.x
- Mezhzherin, V.A., Emelyanov, I.G., Mihalevich, O.A. (1991). Comprehensive approaches in studying of populations of small mammals. Kiev: Naukova dumka (in Russian).
- Murdoch, W.W. (1994). Population regulation in theory and practice. *Ecology*, 75(2), 271–287. doi: 10.2307/1939533
- Myakushko, S., Stepanenko, M. (2006). Age structure changing in populations of two wood rodents species during long-term dynamics of magnitude. *Fauna in anthropogenic environments. Series: Proceedings of the Theriological School*, 8, 86–90 (in Ukrainian).
- Myakushko, S.A. (2017). Patterns of multiannual changes in the spatial structure of a bank vole (*Myodes glareolus*) population in hornbeam-oak forest. *Biosystems Diversity*, 25(3), 169–173. doi: 10.15421/011725
- Olenev, G.V. (2002). Alternative types of ontogeny in cyclomorphic rodents and their role in population dynamics: an ecological analysis. *Russian Journal of Ecology*, 5, 341–350 (in Russian).
- Olenev, G.V. (1991). Role of structurally functional groups of rodents in dynamics of the leading population parameters. Development of the ideas of the academician S.S. Shvarts in the modern ecology, 92–108 (in Russian).
- Perrin, M.R. (1978). Molar root-length as an indicator of age *Clethrionomys glareolus*. *Acta theriologica*, 23(19-30), 423-434.
- Russell, J.C., Ruffino, L. (2012). The influence of spatio-temporal resource fluctuations on insular rat population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B*, 279(1729), 767–774. doi: 10.1098/rspb.2011.1121
- Shenbrot, G. (2014). Population and community dynamics and habitat selection of rodents in complex desert landscapes. *Mammalia*, 78(1), 1–10. doi: 10.1515/mammalia-2013-0066
- Shenbrot, G., Krasnov, B., & Burdelov, S. (2010). Long-term study of population dynamics and habitat selection of rodents in the Negev Desert. *Journal of Mammalogy*, 91(4), 776–786. doi: 10.1644/09-MAMM-S-162.1
- Sipari, S., Haapakoski, M., Klemme, I., Palme, R., Sundell, J., & Ylönen, H. (2016). Population sex-ratio affecting behavior and physiology of overwintering bank voles (*Myodes glareolus*). *Physiology and Behavior*, 159(1), 45–51. doi:10.1016/j.physbeh.2016.03.008
- Sobral, G., Alves de Oliveira, J. (2014). Annual age structure and reproduction in the Caatinga red-nosed mouse, *Wiedomys pyrrhorhinos* (Rodentia, Sigmodontinae). *Therya*, 5(2), 509–534. doi: 10.12933/therya-14-194
- Sokolova, N.A., Sokolov, A.A., Ims, R.A., Skogstad, G., Lecomte, N., Sokolov, V.A., Yoccoz, N.G., & Ehrlich, D. (2014). Small rodents in the shrub tundra of Yamal (Russia): Density dependence in habitat use? *Mammalian Biology*, 79(5), 309–312. doi: 10.1016/j.mambio.2014.04.004
- Tian, H., Yu, P., Luis, A.D., Bi, P., Cazelles, B., Laine, M., Huang, S., Ma, C., Zhou, S., Wei, J., Li, S., Lu, X., Qu, J., Dong, J., Tong, S., Wang, J., Grenfell, B., & Xu, B. (2015). Changes in rodent abundance and weather conditions potentially drive hemorrhagic fever with renal syndrome outbreaks in Xi'an, China, 2005–2012. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 9(3), 3530–3539. doi: 10.1371/journal.pntd.0003530
- Tkadlec, E., Zejda, J. (1998). Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evolutionary Ecology*, 12(2), 191–210. doi:10.1023/A:1006583713042
- Ungar, P.S. (2015). Mammalian dental function and wear: A review. *Biosurface and Biotribology*, 1(1), 25–41. doi: 10.1016/j.bsbt.2014.12.001

Citation:

Myakushko, S.A. (2018). Heterogeneity of rodent populations during terminal phases of density dynamics. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 97–102.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License