

УДК 599.323(470.322)

**К ПОПУЛЯЦИОННОМУ АНАЛИЗУ МЕХАНИЗМОВ  
ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОЛЕВОЙ МЫШИ  
(*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771)  
В УСЛОВИЯХ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ**

**И.А. Дуванова<sup>1</sup>, Л.Н. Хицова<sup>1</sup>, В.Ю. Недосекин<sup>2</sup>, В.Ф. Дроздова<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Воронежский государственный университет  
Россия, 394693, Воронеж, Университетская пл., 1

<sup>2</sup> Заповедник «Галичья гора»  
Россия, 399240, Липецкая область, Задонский район, п/о Донское

<sup>3</sup> ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Липецкой области»  
Россия, 398001, Липецк, Октябрьская, 80-А  
E-mail: Irdu@mail.ru

Поступила в редакцию 01.10.08 г.

**К популяционному анализу механизмов динамики численности полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в условиях Липецкой области.** – Дуванова И.А., Хицова Л.Н., Недосекин В.Ю., Дроздова В.Ф. – Исследования проведены в 1987 – 1997 и 2001 – 2007 гг. в Липецкой области. С помощью одномерной и многомерной статистики изучены закономерности сезонной и многолетней динамики численности и структуры населения популяции полевой мыши. Установлено, что наблюдаемые изменения численности популяции этого вида представляют собой сложный процесс, который имеет циклические периоды около двух лет и одного года. Среди экзогенных факторов на изучаемый вид в условиях Липецкой области наибольшее влияние оказывает количество осадков. Установлено, что период воздействия этого фактора на популяцию полевой мыши равен двухлетним циклам популяции полевой мыши.

*Ключевые слова:* *Apodemus agrarius*, популяционные циклы, механизмы регуляции, экзогенные факторы.

**On population analysis of the abundance dynamics mechanisms in *Apodemus agrarius* in the Lipetsk region.** – Duvanova I.A., Khitsova L.N., Nedosekin V.Yu., and Drozdova V.F. – Studies were made in the Lipetsk region in 1987 – 1997 and 2001 – 2007. The patterns of the seasonal and long-term abundance dynamics and population structures in *Apodemus agrarius* were determined by using univariate and multivariate statistics. The observable changes of the numbers of mice were found to be a complex process with cyclic periods of nearly two years and one year. The quantity of precipitations strongly influences the studied species. The period of this factor was found to be equal to the two-year periods of the field mouse cycles.

*Key words:* *Apodemus agrarius*, population cycles, regulation mechanisms, exogenic factors.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Одной из актуальных проблем популяционной экологии на данный момент является разгадка феномена многолетних циклов в динамике популяций и механизмов их формирования. За последнее время появилось большое количество работ, посвященных динамике популяций и анализу механизмов формирования ее

цикличности (Башенина, 1977; Питтендрих, 1984; Максимов, Ердаков, 1985; Межжерин и др., 1991; Окулова и др., 2005, 2007; Ушаков, 2007; Marcström et al., 1990; Boonstra et al., 1998; Henttonen, 1998 и др.). Однако до сих пор в современной экологии не существует единого мнения о причинах и основных факторах возникновения флуктуаций численности. Для популяций животных характерна колебательная динамика численности, которая формируется под влиянием совокупного действия эндо- и экзогенных факторов и имеет характер сложных сезонных и многолетних флуктуаций. Вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутривидовых регуляторных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов, по-прежнему остается дискуссионным.

Одним из продуктивных направлений исследований на популяционном уровне является рассмотрение роли отдельных индивидуумов в исследуемой популяции. Различные особи не идентичны между собой и не статичны, так что разные возрастные и половые когорты выполняют свою роль в популяции и по-разному влияют на общую популяционную траекторию. Лишь для немногих видов исследованы особенности многолетней динамики численности в разных частях ареала, географические различия факторов, определяющих динамику численности (Бигон и др., 1989). Такое положение можно объяснить реальной сложностью популяционных явлений и целым рядом методологических причин, на первое место среди которых следует поставить малочисленность многолетних наблюдений, где бы регистрировались не только численность, но и демографическая структура населения.

Наиболее многочисленной и широко распространенной группой животных являются мелкие млекопитающие, обладающие высоким репродуктивным потенциалом и короткой продолжительностью жизни, что делает их удобным объектом исследований в популяционной экологии. Как правило, суммарная плотность населения мелких грызунов возрастает в том случае, когда повышается плотность популяции вида-доминанта. Для понимания динамики населения мелких млекопитающих Липецкой области нами была исследована популяция полевой мыши как одного из фоновых видов на данной территории.

Ареал полевой мыши состоит из двух частей: Европейско-Сибирско-Казахстанской и Дальневосточно-Китайской. Западная часть ареала простирается от Центральной Европы до озера Байкал, восточная занимает территорию от Амура до Янцзы. В районе Забайкалья имеет место разрыв ареала (Карасева, 1979; Свириденко, 1943). Границы ареала полевой мыши формируются под влиянием ряда факторов, из которых наибольшее значение имеют особенности растительных ценозов и воздействия на них хозяйственной деятельности человека (Карасева и др., 1992).

Полевая мышь нигде не бывает единственным доминантом, всегда выступая в числе нескольких в полидоминантных сообществах. Основные природные места обитания – это поймы рек и озер, местами заболоченные, с густой околосодной и луговой растительностью и прилежащие к ним луговые степи, луга, кустарники, сырые опушки, поляны, осветленные лиственные и хвойно-лиственные леса (Тупикова и др., 2000).

Немаловажным является и то обстоятельство, что мелкие грызуны участвуют в распространении болезней и поддержании очагов опасных заболеваний человека, диких и домашних животных. Так, на территории Липецкой области в последние годы (с 2002 г.) были зарегистрированы очаги таких тяжелых заболеваний, как геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (ГЛПС) и иксодовый клещевой боррелиоз (ИКБ). Не последнюю роль в этих эпизоотиях играет полевая мышь, являясь как резервуаром хантавируса Добrava/Белград, так и прокормителем личинок и нимф иксодовых клещей в природе (Никитина, 1958; Дроздова и др., 2007; Зубова и др., 2007; Сиротина и др., 2007).

Цель настоящей работы – анализ динамики популяции и механизмов формирования циклов полевой мыши в условиях Липецкой области, основанных на многолетних наблюдениях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Регион исследований располагается в зоне лесостепи и широколиственных лесов, которые в настоящее время преобразованы деятельностью человека в «антропогенную лесостепь», имеющую облик, сходный с исконной лесостепью (Карасева и др., 1992). Основную часть территории занимают залежи, луга, пастбища, поля и другие открытые биотопы, местами с кустарниками. Леса покрывают 8,3% территории. Основная масса лесов области находится в пойме и надлуговых террасах р. Воронеж, меньшая площадь – на левом берегу р. Дон, а остальная часть представлена отдельными урочищами и дачами, разбросанными на большом пространстве северо-западной части области. Леса естественного происхождения делятся на определенные типы лесных ландшафтов: горные боры, боры на песках, осиновые колки, нагорные, водораздельные, байрачные, пойменные дубравы, пойменные леса из других древесных пород (Вересин, 1970).

В работе использованы материалы учетов численности и структуры населения полевой мыши за период 1987 – 1997 (данные были собраны сотрудниками ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Липецкой области») и 2001 – 2007 гг. (сборы авторов) в Липецкой области. Метеорологические данные предоставлены ГУ «Липецкий областной центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды».

За 17 лет наблюдений отработано 166775 ловушко-суток и отловлено 2532 полевых мышей. Из мелких млекопитающих, обитающих в Липецкой области, полевая мышь является одним из фоновых видов. По проценту попадания в ловушки Геро Липецкая область является регионом средней численности полевой мыши (от 9,0%). Здесь наблюдается большая амплитуда колебаний численности (как по сезонам, так и по годам), чем в регионах с более высокой численностью (Карасева и др., 1992).

Доля полевой мыши в общем улове зверьков в разные годы колеблется от 9 до 76%, в зависимости от численности содоминантов – обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1778) и лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811). Грызунов отлавливали методом ловушко-линий плашками «Геро». Учеты производились ежегодно весной (апрель – май), летом (август – сентябрь) и осенью (октябрь – но-

ябрь). Возраст зверьков определяли по общепринятой методике. В работе анализируются только три возрастных класса: 6 – 16, 2 – 5 и 1 – 1.5 месяца (Методы..., 1961). Состояние популяции описывали двумя группами критериев: по относительной численности (число особей на 100 ловушко-суток) и по показателям структуры популяции (доли в отлове каждой группировки мелких млекопитающих, выраженные в процентах). Для анализа демографической структуры популяции полевой мыши вычисляли средние значения популяционных характеристик и степень их изменчивости. В некоторых вариантах анализа использованы логарифмированные значения относительной численности.

Среди экзогенных факторов, воздействующих на численность популяции полевой мыши, нами были рассмотрены метеорологические показатели и показатели численности экологически близких видов, обитающих совместно с полевой мышью и являющихся ее содоминантами.

В данной работе использовались такие метеорологические показатели, как среднемесячная температура воздуха в °С, месячное количество осадков за все месяцы года в мм, среднегодовая температура и годовая сумма осадков, среднесезонные показатели температуры и осадков за предшествующую зиму (декабрь предыдущего, январь и февраль данного года), весну (март, апрель, май), лето (июнь, июль, август) и осень (сентябрь, октябрь, ноябрь) и максимальная за сезон высота снежного покрова в см.

При статистической обработке материала был использован метод расчета среднего арифметического  $M$  и его ошибки  $m$ . Для обработки данных использовали методы одномерной и многомерной статистики: спектральный анализ Фурье в случае одного и пары временных рядов (Дженкинс, Ваттс, 1971), дисперсионный анализ (Афифи, Эйзен, 1982), анализ главных компонент (Лиэпа, 1980). Для проведения спектрального анализа пропущенные значения относительной численности зверьков (1998 – 2000 гг.) заменялись предсказанными значениями с учетом линейной регрессии. Ряды, имеющие тренды (плавно изменяющаяся, нециклическая компонента, описывающая чистое влияние долговременных факторов, эффект которых сказывается постепенно) (Тюрин, Макаров, 2003), приводили к стационарному состоянию с помощью метода простого разностного оператора первого порядка. В качестве критерия проверки корреляции численности полевой мыши и экзогенных факторов за период исследований в частотном диапазоне нами была использована выборочная коспектральная функция. Анализ данных выполнен в ПСП STATISTICA 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

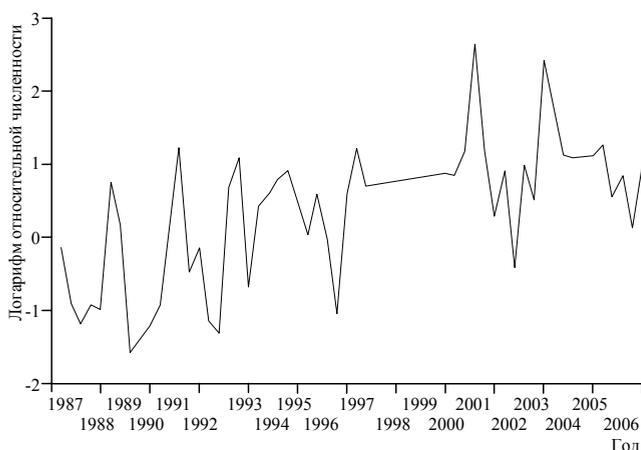
### *Характеристика климата региона исследований*

Климат Липецкой области умеренно теплый и достаточно влажный. Среднегодовая температура воздуха за период исследований составляет  $5.68 \pm 0.83$ , а годовая сумма осадков –  $525.49 \pm 56.24$ . Во всех метеорологических показателях были выявлены определенные тренды. В течение периода наблюдений среднемесячные температуры марта – мая, июля – октября и декабря постепенно увеличиваются, февраля и июня – уменьшаются. В итоге среднегодовая температура возрастает,

поднявшись за 20 лет в среднем на 1.9°C. Все чаще наблюдается теплая зима с дождями и реже ранняя весна, а летнее тепло сдвигается в сторону первых осенних месяцев. Постепенно весна и зима становятся более влажными, а лето более засушливым. Имеет тенденцию снижения сумма осадков в июле, сентябре и декабре. В итоге уменьшается в среднем на 40.1 см (=средней месячной норме) и годовая сумма осадков за исследованный период.

### *Динамика численности и структуры популяции полевой мыши*

При рассмотрении динамики численности популяции полевой мыши (рис. 1) так же, как и у предыдущего вида, наблюдается определенная тенденция к повышению относительной численности во времени. Для обнаружения скрытых периодических составляющих



**Рис. 1.** Относительная численность полевой мыши весной, летом и осенью в 1987 – 2007 гг.

временного ряда численности нами был использован спектральный анализ Фурье, который показал, что в условиях Липецкой области наиболее существенны короткие (высокочастотные) циклы (рис. 2). Самая мощная гармоническая составляющая имеет период в 1 год, слабее – около 1.5 и 2 года. Наличие нескольких явно выраженных гармонических составляющих указывает на то, что изменения численности популяции представляют собой многокомпонентные циклические колебания. Для оценки полученных компонент динамики численности популяции полевой мыши использован дисперсионный анализ (модель со случайными факторами, градации первого фактора – 18 лет, градации второго фактора – 3 сезона года). Максимальна по величине межгодовая (многолетняя) компонента дисперсии – 37.7% ( $F(16;48) = 4.61; p < 0.001$ ), внутригодовые (сезонные) колебания численности полевой мыши объясняют 37% полной дисперсии ( $F(3;48) = 4.15; p < 0.01$ ), остаточная дисперсия (25.3%) состоит из эффектов, неучтенных в модели факторов. Так как компоненты статистически значимы, то наблюдаемые изменения численности популяции полевой мыши представляют собой сложный процесс, состоящий из суммы нескольких колебаний (многолетние и сезонные) и случайной компоненты.

Для исследования внутренних механизмов динамики численности популяции полевой мыши и выявления «главных» и «некоррелирующих» демографических признаков использован анализ главных компонент. В табл. 1 приведены результа-

## К ПОПУЛЯЦИОННОМУ АНАЛИЗУ МЕХАНИЗМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

ты компонентного анализа: цифры в столбцах «нагрузки» являются коэффициентами корреляции между анализируемыми демографическими признаками и главными компонентами (ГК); в последнем столбце приведены доли (%) дисперсии признаков, объясняемые трехкомпонентной моделью.

Три первые ГК воспроизводят 89% суммарной дисперсии признаков (см. табл. 1). Первая ГК «объясняет» 46.95% суммарной дисперсии. Она имеет очень сильную отрицательную корреляцию с численностью и с возрастной и половой структурой популяции полевой мыши весной и летом, что, вероятнее всего, объясняется неустойчивостью популяции и резким подъемом уровня численности в последние годы. Вторая ГК (31.89% дисперсии) также обусловлена наличием сильной отрицательной корреляции с осенним состоянием популяции. Первые две ГК характеризуют состояние популяции как депрессивное (подавленное) на протяжении длительного интервала времени. Третья ГК (10.16% дисперсии) характеризуется наличием обратной зависимости между 2 – 5 месячными животными летом и осенью. Она связана с сезонными изменениями состава популяции полевой мыши.

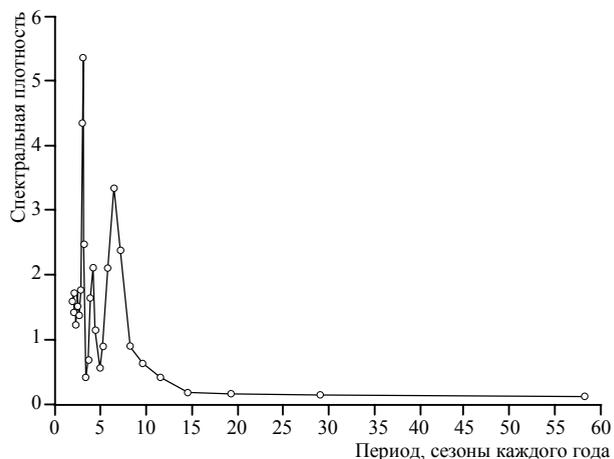


Рис. 2. Спектр временного ряда относительной численности полевой мыши в 1987 – 2007 гг.

Три первых собственных вектора корреляционной матрицы и объясняемые доли дисперсии демографических признаков популяции полевой мыши

Таблица 1

Демографический признак	Нагрузка признака на главную компоненту			Объясняемая доля дисперсии, %
	1	2	3	
Численность весной	-0.97	0.17	0.02	25.8
Численность летом	-0.97	0.14	-0.01	25.7
% размножающихся самок	-0.63	-0.24	-0.37	33.3
% нерамножающихся самцов	-0.97	-0.03	-0.01	26.1
% 1 – 1.5-месячных животных	-0.99	0.04	0.01	25.7
% 2 – 5-месячных животных	-0.62	0.23	0.63	31.5
Численность осенью	-0.06	-0.96	0.22	25.7
% размножающихся самок	-0.02	-0.94	0.14	26.4
% 1 – 1.5-месячных животных	-0.05	-0.96	0.24	25.8
% 2 – 5-месячных животных	-0.32	-0.56	-0.60	30.7
Собственное значение фактора, $V_i$	4.695	3.189	1.016	
$V_i$ , %	46.95	31.89	10.16	89

*Статистическая оценка экзогенных факторов,  
воздействующих на изменения численности вида по годам*

Во всех 37 рассмотренных случаях взаимодействия популяции полевой мыши и внешних факторов коспектр был отличен от нуля. В табл. 2 представлены только те факторы, выборочный коспектр которых имеет значение по модулю больше 50. Наиболее коррелированными с численностью популяции полевой мыши оказались показатели суммы осадков за разные интервалы времени. Также из таблицы видно, что размер периодов, в течение которых происходит воздействие внешних факторов на численность популяции полевой мыши, за редким исключением, составляет 2 – 3.6 года, что хорошо согласуется с данными спектрального анализа динамики численности полевой мыши и может дополнить объяснение результатов анализа главных компонент демографических показателей популяции.

**Таблица 2**

Результаты кросс-спектрального анализа численности популяции полевой мыши и экзогенных факторов

Фактор	Период	$ L12(f_k)  > 50$	Фактор	Период	$ L12(f_k)  > 50$
Сумма осадков годовая	2	-279.86	Осадки августа	2	-220.25
	2.25	-451.94		2.25	-232.06
	2.57	-413.74	сентября	2.57	-136.77
	3.6	151.55		2.25	-69.66
	4.5	70.63		2.57	-152.16
весны	6	64.60	октября	3	-88.26
	2	-89.32		2	-76.35
	2.25	-60.07		2.25	-113.73
	3	155.89		2.57	-78.74
лета	3.6	167.61	ноября	2.25	-54.87
	4.5	81.90		2.57	-73.27
	2	-124.65	февраля	2	55.22
	2.25	-208.46		2.25	72.40
	2.57	-229.08		2.57	61.52
	осени	3	-141.17	апреля	2.25
3.6		-117.16	3		61.08
6		72.00	3.6		67.94
2		-84.65	мая	3	52.55
2.25		-238.25		3.6	63.08
2.57		-304.17	июля	2	83.82
3	-55.78	2.57		-54.36	
3.6	59.68	3		-65.82	
6	-72.59	3.6		-57.80	

Среди сезонных показателей суммы осадков и относительной численности полевой мыши наибольшая корреляция, причем отрицательная, прослеживается в летний вегетативный период.

Если рассматривать корреляцию между ежемесячными показателями осадков и численности популяции полевой мыши, то наибольшее по модулю значение коспектра приходится на август и сентябрь. Причем эта корреляция отрицательная. Полученный результат легко объясняется тем, что у зверьков в естественных

## К ПОПУЛЯЦИОННОМУ АНАЛИЗУ МЕХАНИЗМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

условиях конец лета – осенний период приходится на время запасаания провизии для снежного и бескормного отрезка года. Численность зверьков сильно зависит опосредованно через запасы пищи на зиму от количества осадков в летне-осенний период.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности является универсальным показателем состояния популяции и представляет собой итог ее взаимодействия со средой. Вопрос о причинных предпосылках формирования популяционных процессов далек от окончательного решения, но по мере того, как растет количество долговременных наблюдений в разных географических уголках мира, увеличивается и вероятность приближения к познанию истины.

В условиях Липецкой области у популяции полевой мыши были обнаружены тренд и короткие циклы периодом в 1, 1.5 и 2 года. Наличие нескольких явно выраженных гармонических составляющих указывает на то, что изменения численности популяции представляют собой многокомпонентные циклические колебания.

При исследовании внутренних механизмов динамики были статистически установлены три главные компоненты, которые в сумме объясняют 89% общей дисперсии. По первым двум главным компонентам видно, что популяция полевой мыши, во-первых, неустойчива по уровню численности, во-вторых, находилась в состоянии пониженной численности.

Вклад экзогенных факторов в регулирование численности популяции полевой мыши достаточно велик. Среди наиболее значимых оказались такие метеорологические показатели, как годовая сумма осадков, сумма осадков весны, лета и осени, сумма осадков июля – августа, апреля – мая, сентября – ноября и февраля. Размер периодов, в течение которых происходит воздействие внешних погодных факторов на численность популяции полевой мыши, за редким исключением, составляет 2 – 3.6 года, что хорошо согласуется с циклами зверьков и может дополнить объяснение результатов анализа внутрипопуляционных механизмов. Наибольшая обратная зависимость была обнаружена между численностью популяции полевой мыши и летней суммой осадков, осадками августа – сентября соответственно.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афифи А., Эйзен С.* Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Вересин М.М.* Прошлое, настоящее и будущее лесов Центрального Черноземья // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж: Центр.-чернозем. кн. изд-во, 1970. Вып. 1. С. 49 – 113.
- Дженкинс Г., Ваттс Д.* Спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1971. Вып. 1. 316 с.; 1972. Вып. 2. 288 с.
- Дроздова В.Ф., Зубова Н.Ю., Зубчонок Н.В., Бондарев В.А.* Эпизоотология хантавирусной инфекции в Липецкой области // Региональные гигиенические проблемы сохранения

здоровья населения: Науч. тр. Федерального науч. центра гигиены им. Ф.Ф. Эрисмана. Липецк, 2007. Вып. 19. С. 386 – 391.

Зубова Н.Ю., Дроздова В.Ф., Зубчонок Н.В., Бондарев В.А., Ходякова И.А. Роль микробиологического мониторинга в эпидемиологическом надзоре за ГЛПС // Региональные гигиенические проблемы сохранения здоровья населения: Науч. тр. Федерального науч. центра гигиены им. Ф.Ф. Эрисмана. Липецк, 2007. Вып. 19. С. 401 – 407.

Карасева Е.В. Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.) // Медицинская териология. М.: Наука, 1979. С. 194 – 203.

Карасева Е.В., Тихонова Г.Н., Богомолов П.Л. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 106 – 115.

Лиена И.Я. Математические методы в биологических исследованиях. Факторный и компонентный анализы. Рига: Изд-во Латв. гос. ун-та им. П. Стучки, 1980. 104 с.

Максимов А.А., Ердаков Е.Л. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 236 с.

Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. Киев: Наук. думка, 1991. 204 с.

Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1961. 310 с.

Никитина Н.А. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.) // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 9. С. 1397 – 1408.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Об изменениях сообществ млекопитающих Западного Казахстана в связи с многолетними изменениями абиотических условий // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 241 – 254.

Окулова Н.М., Сапельников С.Ф., Баскевич М.И., Власов А.А., Майорова А.Д., Опарин М.Л., Егоров С.В., Недосекин В.Ю., Ушаков М.В. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 2007. Вып. 25. С. 45 – 68.

Питтендрих К. Циркадианные системы: общая перспектива // Биологические ритмы: В 2 т. М.: Мир, 1984. Т. 1. С. 22 – 53.

Свириденко П.А. Экологические факторы, определяющие географическое распространение и эйритопность полевой мыши // Зоол. журн. 1943. Т. 22, вып. 5. С. 280 – 297.

Сиротина Е.П., Яцкова Г.Н., Дроздова В.Ф., Зубова Н.Ю. Энтомологический мониторинг в оценке риска распространения иксодового клещевого боррелиоза на территории области // Региональные гигиенические проблемы сохранения здоровья населения: Науч. тр. Федерального науч. центра гигиены им. Ф.Ф. Эрисмана. Липецк, Вып. 19. С. 456 – 459.

Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 480 – 498.

Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. 3-е изд., перераб., доп. / Под ред. В.Э. Фигурнова. М.: Изд-во «Инфра-М», 2003. 544 с.

Ушаков М.В. Особенности динамики численности мелких позвоночных в нагорной дубраве заповедника «Галичья гора» // Поволж. экол. журн. 2007. № 3. С. 278 – 284.

Boonstra R., Krebs C.J., Stenseth N.C. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase // Ecology. 1998. Vol. 79, № 5. P. 1479 – 1488.

Henttonen H. A story around cycles – a commentary // Ann. Zool. Fennici. 1998. Vol. 35. P. 129 – 130.

Marcström V., Höglung N., Krebs C.J. Periodic fluctuations in small mammals at Boda, Sweden from 1961 to 1988 // J. of Animal Ecology. 1990. Vol. 59. P. 753 – 761.