

УДК 577.4:577.391

ИЗМЕНЕНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВА ГРЫЗУНОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЗАПОВЕДНУЮ ЭКОСИСТЕМУ

С. А. Мякушко

Киевский университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 60, 252017 Киев, Украина

Получено 10 июня 1996

Изменение динамики популяций и сообщества грызунов в результате антропогенного воздействия на заповедную экосистему. Мякушко С. А. — Рассмотрены главные особенности динамики популяций и сообщества грызунов, обусловленные хозяйственной деятельностью, которая имела место до возобновления статуса заповедания, а также техногенным загрязнением после аварии на ЧАЭС. Отмечены общие и специфичные популяционные реакции, которые определяются нарушением экологического баланса и проявляются в виде увеличения численности и дестабилизации и динамики, изменения статуса видов, количественного состава сообщества, ускорения и синхронизации колебательных процессов в популяциях. Показывается, что принципиальной особенностью популяционных реакций на техногенное загрязнение является отсутствие адаптаций к новым условиям и усиление деградационных процессов.

Ключевые слова: грызуны, популяция, динамика, антропогенное воздействие, дестабилизация.

The Dynamics Change of the Populations and Rodents Community as a Result of Anthropogenic Influence on Reservation Ecosystem. Myakushko S. A. — The main peculiar properties of the populations dynamics and the rodents community conditioned by the economic activity which took place before the status of reservation restored and by the technogenic pollution after the wreck on Chernobyl atomic power station are being observed. General and specific population reactions are noted, which happened due to breakdown of ecological balance and led to the increase in numbers and destabilization of its dynamics, change of species status in community and its quantitative composition, enhancement and synchronization of fluctuating processes in populations. It's shown that peculiarity of population reaction to technogenic pollution is the absence of adaptation to new conditions and aggravation of degradation processes.

Key words: rodents, population, dynamics, anthropogenic influence, destabilization.

Введение

Общепризнанно, что динамика населения, отражая баланс между противоположными процессами в популяции — размножением и гибелью особей, — является одним из важнейших механизмов, приводящих ее потребности в соответствие с возможностями окружающей среды. В ходе подобных взаимодействий со средой, за счет количественных и качественных изменений популяции, осуществляется поддержание экологического баланса (Калабухов, 1946; Межжерин, 1987). Учитывая все аспекты этой проблемы, нетрудно понять, почему изучение естественных закономерностей динамики считается одной из важнейших задач в экологии (Северцов, 1942; Калабухов, 1947; Власов, 1996; Pusek et al., 1993). Однако необходимо признать, что несмотря на безусловный прогресс в некоторых направлениях, попытка объединить отдельные факты в общую согласованную картину не сопровождается успехом. Необычайная их пестрота в данном случае объясняется не столько неполнотой и неточностью современных знаний, сколько повсеместным разрушением природной среды. В значительном числе случаев в поле зрения исследователей попадают реакции популяций на эти разрушения, которые оказываются весьма далекими от того, что следует относить к закономерностям данного процесса.

Материал и методы

Территория Каневского заповедника (Черкасская обл.), в котором проводились исследования, невелика по размерам и расположена в достаточно населенном районе Украины. Взаимодействие с соседними территориями, вовлеченными в хозяйственную деятельность, обуславливает определенную антропогенную нагрузку на заповедную экосистему, форма и интенсивность которой не является постоянной.

Результаты основаны на материалах длительного слежения за сообществом грызунов грабовой дубравы заповедника. К числу ее постоянных обитателей относятся 3 вида: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), подземная полевка (*Microtus subterraneus*) и желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*). Используемые данные собраны при участии большого коллектива исследователей и анализировались прежде (Межжерин, Михалевич, 1983; Межжерин и др., 1991). Однако сравнительный анализ популяционных эффектов в процессе последовательной смены характера антропогенных воздействий ранее не проводился. С этой целью исследованы материалы летних учетов численности за период с 1971 по 1996 г. Исключение составляют 1976–1977 гг., когда исследования были прерваны, и 1978 г., для которого имеются фрагментарные данные.

Отлов грызунов осуществлялся методом учетных площадок, рекомендованным для исследований в рамках международной программы по изучению вторичной продуктивности популяций мелких млекопитающих. Для обработки данных, помимо набора стандартных статистических приемов, использовался метод нормирования, предусматривающий преобразование исходных значений признаков с помощью их средней арифметической величины, выступающей в качестве делителя.

Результаты

Множолетние наблюдения в заповедной экосистеме охватывают различные периоды ее существования. Имеющиеся между ними отличия, обусловленные качественными изменениями среды, дают основания выделить 3 периода в ее существовании. Первый период (1971–1975 гг.) назван инерционным, поскольку охватывает промежуток времени, последовавший за восстановлением в 1968 г. статуса заповедника на территории учебно-опытного лесного хозяйства. Можно полагать, что его особенности связаны с постепенным переходом грабовой дубравы в климаксное состояние после продолжительного периода рубки леса и различных лесоустроительных мероприятий. Второй период (доаварийный) непосредственно предшествует аварии на ЧАЭС в 1986 г. и соответствует этапу стабилизации экосистемы. Третий (послеаварийный) начинается сразу после аварии и характеризуется существенным загрязнением территории радионуклидами. Более подробно основания для выделения периодов рассматривались ранее (Межжерин, Мякушко, 1993; Межжерин, 1996; Мякушко, 1997). Наличие временных промежутков, охватывающих подъемы и спады плотности популяций (рис. 1), дает возможность осуществить сравнение особенностей динамики в различные периоды.

На рисунке 2 представлены изменения суммарной плотности населения грызунов. Прежде всего обращает на себя внимание совершенно иная конфигурация кривой динамики в различные периоды. Средний уровень плотности в инерционный и послеаварийный периоды оказывается существенно выше, а ее максимальные значения в отдельные годы превосходят таковые в доаварийном. Соотношение между величинами средней суммарной плотности населения можно представить в виде пропорции 1,8 : 1 : 2, где за единицу принято ее значение в доаварийный период. Сходным образом изменяются средние многолет-

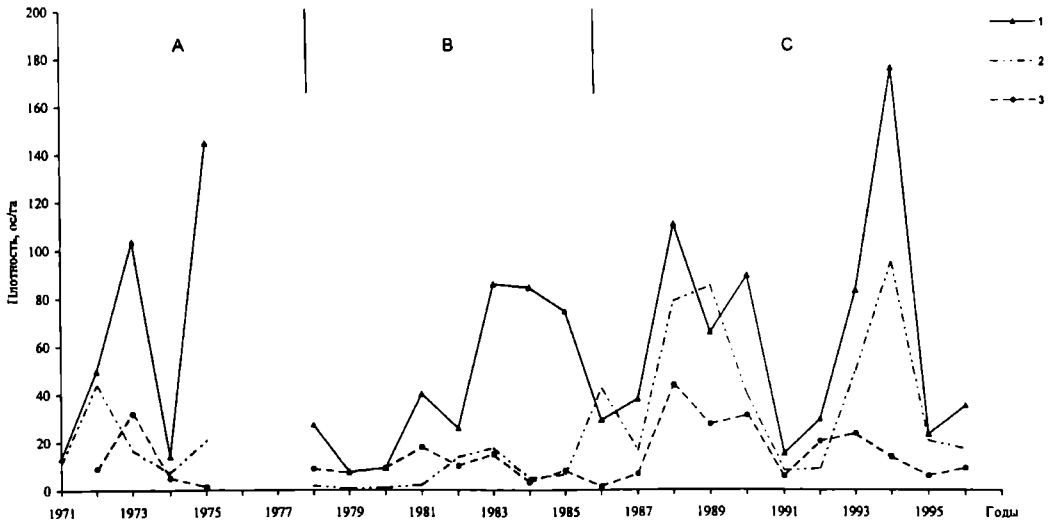


Рис. 1. Динамика плотности популяций грызунов на протяжении инерционного (А), доаварийного (В) и послеаварийного (С) периодов: 1 — *Clethrionomys glareolus*; 2 — *Microtus subterraneus*; 3 — *Apodemus flavicollis*.

Fig. 1. Density dynamics of rodents populations during inertial (A), pre-accident (B) and post-accident (C) periods: 1 — *Clethrionomys glareolus*; 2 — *Microtus subterraneus*; 3 — *Apodemus flavicollis*.

ние значения плотности популяций отдельных видов. Для всех них характерна одинаковая тенденция: снижение в доаварийном периоде и увеличение в последующем. Однако проявляется это у всех видов по-разному: если плотность популяции рыжей полевки в послеаварийный период возрастает приблизительно до первоначального уровня, то у подземной полевки она увеличивается в 7 раз сравнительно с предыдущим и в 2 раза — с инерционным периодом.

Столь же существенные различия отмечаются и для пределов, в которых



Рис. 2. Изменение плотности суммарного населения грызунов.

Fig. 2. The change of total populations density for three species of rodents.

осуществляются изменения плотности в отдельные периоды. Наименьший размах колебаний как плотности популяций отдельных видов, так и суммарного населения, присущ доаварийному периоду. В остальное время он значительно выше, достигая максимальных значений в последнее десятилетие (Мякушко, 1997). Указанное расширение пределов варьирования плотности происходит, главным образом, за счет достижения более высоких показателей при пиках. Помимо этого, нельзя не заметить и подъем нижней границы значений плотности, свидетельствующий об уменьшении глубины депрессий, что особенно выражено в послеаварийном периоде. Все это приводит к тому, что амплитуда колебаний (отношение между максимальными и минимальными значениями) изменяется несколько иным образом, чем размах (разность между максимальными и минимальными значениями). Так, для популяции подземной полевки максимальная амплитуда отмечена в доаварийном периоде (25,4), а начальному и заключительному отрезкам времени соответствуют более низкие ее значения (6,1 и 11,6). Амплитуда колебаний суммарного населения, напротив, последовательно возрастает со временем (6,3; 7,5; 9,7 соответственно для трех периодов). В более явном виде особенности изменений амплитуды предстают при анализе нормированных показателей. Амплитуда колебаний плотности популяций всех видов более высока на протяжении инерционного и послеаварийного периодов по сравнению с разделяющим их периодом стабилизации (5,2; 4,7; 8,1).

Представляется очевидным, что изменения плотности популяций могут происходить в двух направлениях: она может увеличиваться, либо, напротив, снижаться. Эти разнонаправленные процессы, обусловленные величиной рождаемости, смертности и миграции, в свою очередь, могут протекать с различной интенсивностью. Соотношение между ними будет характеризовать конфигурацию кривой динамики. Количественное выражение перепадов плотности также можно рассматривать в качестве показателя скорости, характеризующего величину изменений за единицу времени.

В таблице 1 представлены средние показатели, характеризующие колебания плотности суммарного населения и популяции рыжей полевки, отдельно для этапов ее роста и снижения в каждом периоде. Можно отметить, что в инерционном и послеаварийном периодах средняя скорость увеличения плотности была ниже скорости ее сокращения. Для популяции рыжей полевки, чья плотность, как правило, возрастает в течение нескольких лет, а сокращается за год, различия между показателями выражены сильнее по сравнению с суммарным населением. Последнее объясняется влиянием особенностей динамики популяций других видов сообщества грызунов. В отличие от этого в доаварийный период соотношение между показателями интенсивности роста и уменьшения плотности обратное.

Помимо рассматриваемого соотношения, важное значение имеют и сами

Таблица 1. Интенсивность увеличения и снижения плотности популяции *Clethrionomys glareolus* и суммарного населения грызунов в различные периоды

Table 1. The intensity of increase and decrease populations density in *Clethrionomys glareolus* and rodents community during different periods

Период	Направление изменений плотности населения	<i>Clethrionomys glareolus</i>		Суммарное население	
		Средняя амплитуда	Величина изменений, %	Средняя амплитуда	Величина изменений, %
Инерционный	увеличение	5,33	71,7	3,87	58,4
	снижение	7,29	86,3	5,68	82,4
Доаварийный	увеличение	2,95	53,7	2,24	48,0
	снижение	1,79	30,3	1,48	25,4
Послеаварийный	увеличение	2,08	46,8	2,57	57,9
	снижение	4,40	67,8	2,66	38,7

величины перепадов плотности. В процентном выражении их показатели оказываются минимальными в доаварийный период, как во время роста, так и сокращения плотности популяций.

Примечательно, что для популяции рыжей полевки, у которой на кривой динамики в течение последних 15 лет хорошо заметны волнообразные движения численности, характерно их закономерное нарастание. Каждый последующий подъем и спад оказывается больше предыдущего как по общему уровню численности, так и по своей высоте. Данная ситуация сопровождается тем, что в течение года перед очередными депрессиями (1986, 1991 и 1995 гг.) плотность сокращалась на 61, 82 и 87% соответственно. Происходит как бы нарастание катастрофичности сокращения популяции, ведущее к тому, что изменение плотности населения перед последней депрессией приобретает черты краха.

На рисунке 3, где показано изменение амплитуды колебаний плотности популяции рыжей полевки за последние 2 периода, величины амплитуды прироста популяции находятся в области положительных значений, а сокращения — в области отрицательных. Положение линии регрессии свидетельствует о постепенном увеличении скорости падения плотности популяции. В послеаварийном периоде темпы сокращения плотности населения достигают рекордных показателей.

7-летний интервал между фазами депрессии плотности популяции этого вида в доаварийном периоде в дальнейшем последовательно уменьшается. После аварии промежуток между ними составляет соответственно 5 и 4 года (1986—1991 и 1991—1995 гг.). Таким образом, перепады в движении численности не только ускоряются, но и меняют ритмику.

Не менее значительны изменения, затрагивающие представленность различных видов в сообществе. Доминирующей формой на протяжении подавляющего большинства лет является рыжая полевка. Изменениями численности этого вида, главным образом, определяется общая плотность мелких грызунов и высота гниа в различные годы. Однако в представленности рыжей полевки в рамках периодов имеются определенные отличия, достигающие наибольших

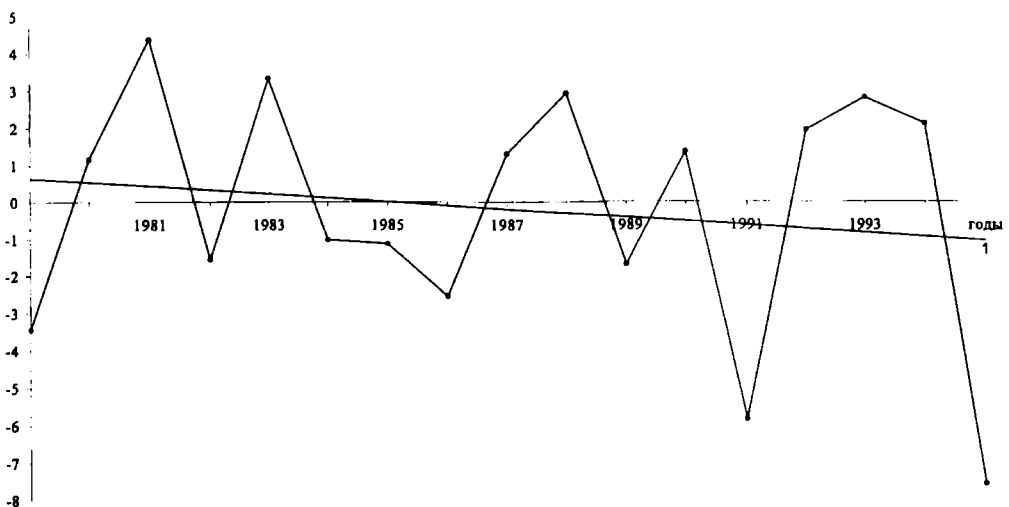


Рис. 3. Изменение амплитуды колебаний плотности популяции *Clethrionomys glareolus* (1 — линия регрессии).

Fig. 3. The fluctuations amplitude change of populations density in *Clethrionomys glareolus* (1 — line of regression).

масштабов в послеварийном периоде. Несмотря на повышение уровня численности, ее доля в общем населении грызунов снижается до 51%. Это трансформирует сообщество с выраженным доминантом в такое, где представленность видов более выровнена, и суммарный вклад субдоминанта и сателлита достаточно весом. Наряду с этим изменяется экологический статус остальных видов (Мякушко, 1997).

На рисунке 4 представлены количественные соотношения видов в сообществе на фазах пика и депрессии плотности суммарного населения. Хорошо заметны различия в составе сообщества не только в зависимости от общего численности грызунов, но и между периодами в рамках определенной фазы динамики.

В условиях высокой плотности населения отмечается постепенное снижение представленности рыжей полевки на протяжении различных периодов. Доля подземной полевки, напротив, последовательно возрастает, и в последний период этот вид увеличивает свою представленность более чем в 2 раза. В годы низкой суммарной плотности ситуация совершенно иная. Примечательно, что все изменения в структуре сообщества происходят на фоне снижения доли вида-доминанта.

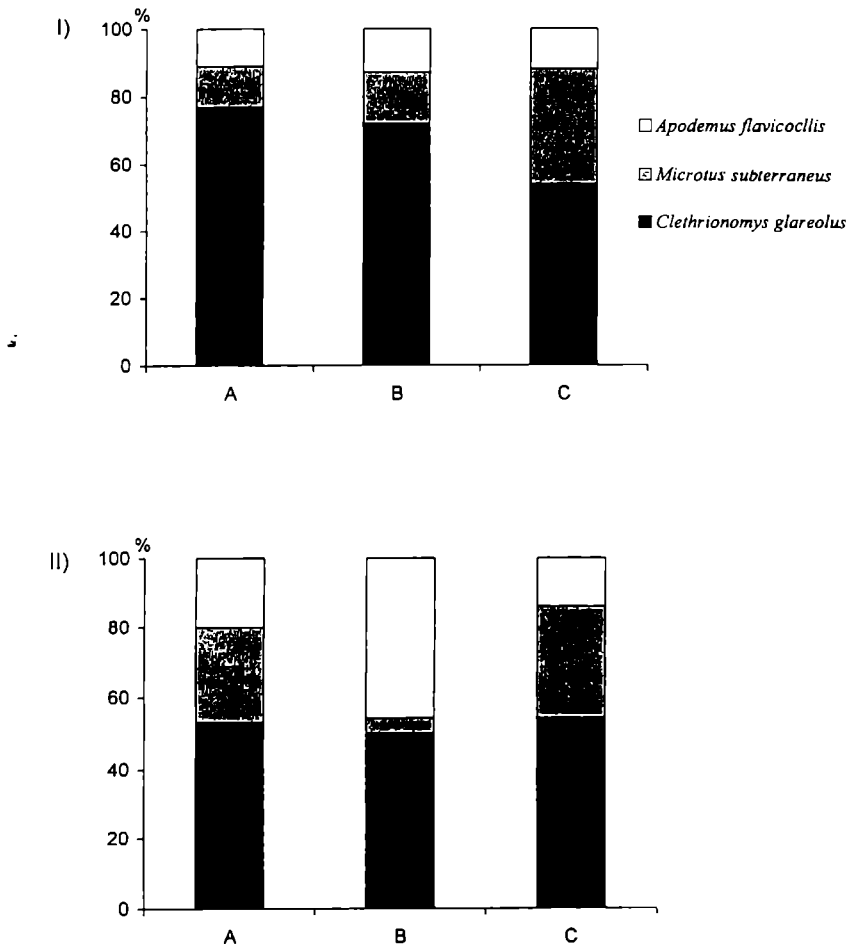


Рис. 4. Представленность видов в сообществе на протяжении инерционного (А), доаварийного (В) и послеварийного (С) периодов во время фаз пика (I) и депрессии (II) плотности суммарного населения грызунов.

Fig. 4. The contribution of different species in rodents community during inertial (A), pre-accident (B) and post-accident (C) periods on peak (I) and decline (II) phases of total density.

Указанные изменения становятся более контрастными при их сравнении с составом сообщества в доаварийный период. Во время пика численности соотношение видов сходно с таковым в целом за период: суммарный вклад подземной полевки и желтогорлой мыши, которые являются соответственно субдоминантом и сателлитом, относительно невелик (28%). Во время депрессии доля полевки существенно уменьшается, а желтогорлой мыши, напротив, возрастает. Последнее приводит к тому, что данный вид становится субдоминантом, вытесняя подземную полевку в положение сателлита. Столь значительные отличия сообщества на фазах пика и депрессии в послеаварийный период не наблюдаются: состав сообщества практически идентичен в годы с различной суммарной плотностью популяций.

Помимо вышеуказанного, обращает на себя внимание достаточно высокая степень согласованности динамики плотности различных популяций в послеаварийный период. На протяжении большинства лет отмечаются однонаправленные изменения плотности популяций разных видов, а также, в отдельные годы, одновременное достижение фаз пика и депрессии. В противоположность этому колебания плотности популяций в течение инерционного периода менее согласованы между собой и изменениями суммарного населения, а в доаварийный — вовсе характеризуются асинхронностью (Мякушко, 1997).

Обсуждение

Поскольку динамика населения отражает особенности взаимодействия популяции со средой, есть все основания связывать отмеченные эффекты с ее качественными преобразованиями. Этот тезис, положенный в основу рассуждений, достаточно известен, о чем свидетельствуют результаты многочисленных наблюдений за динамикой популяций в различных условиях существования (Максимов, 1984; Бененсон, Садыков, 1989). Однако в данной ситуации причины, обусловившие трансформацию среды, имеют различную природу. В первом случае — это последствия хозяйственной деятельности и введение режима заповедания, во втором — техногенное загрязнение территории. Разделяет их промежуток времени, характеризующийся минимальным воздействием на экосистему. Приняв в качестве модели для сравнения динамику популяций в этот период, мы имеем возможность зафиксировать и проследить те ее особенности, которые следует рассматривать как реакцию на антропогенный пресс в его различных формах и проявлениях. Помимо этого, такой подход позволяет выделить как общие, так и специфические черты динамики в зависимости от характера воздействия.

Высокий уровень численности в инерционный и послеаварийный периоды еще не является достаточным основанием для вывода о благоприятности условий. Имеется много свидетельств тому, что в результате сельскохозяйственной деятельности или воздействия загрязнений численность грызунов может изменяться противоположным образом (Свириденко, 1945; Истомина, 1987; Мухачева, Безель, 1995). Так, по данным Т. В. Плешак (1987), под влиянием лесозаготовки у рыжей полевки отмечено раннее созревание молодняка, удлинение сроков размножения и увеличение количества размножающихся особей. Это влечет за собой увеличение численности в трансформированных угодьях. Несомненно, что реакция различных популяций видоспецифична, большое значение также имеют особенности и глубина воздействия. Однако можно считать установленным фактом, что следствием нарушения экологического баланса между популяцией (сообществом) и средой может быть не только снижение, но и увеличение численности населения (Межжерин, 1996).

Для оценки последствий воздействия на популяции грызунов более важное значение имеет другая особенность, также объединяющая 2 указанных периода. Расширение пределов изменений плотности популяций, увеличение амплитуды и степени варьирования суммарного населения грызунов однозначно свидетельствуют о дестабилизации динамики. Выраженная неустойчивость, сопровождающаяся высокой скоростью изменений плотности, обусловлена разбалансировкой экосистемных и популяционных взаимосвязей, а это уже позволяет негативно оценить эффект воздействия и дает основания говорить о катастрофическом характере течения процесса.

В результате более детальных исследований популяции рыжей полевки были обнаружены существенные нарушения реализации репродуктивной стратегии, наиболее выраженные в послеаварийный период. Экстенсификация стратегии размножения, успех которой определяется вовлечением в воспроизводство большого количества сеголеток, приводит к тому, что большинство из них не справляется с возрастанием энергозатрат и гибнет. В этой ситуации изменения численности определяются не процессами воспроизводства, а смертностью, обусловленной низкой жизнеспособностью и приспособленностью потомства. Вероятно, подобный механизм лежит в основе дестабилизации динамики численности рыжей полевки. Можно предполагать, что не менее серьезные нарушения характерны и для популяций других видов. Однако все это требует дальнейших исследований.

Дестабилизация динамики плотности, пожалуй, является единственным эффектом, которым исчерпывается определенное сходство популяционных реакций в ответ на изменение режима заповедания и техногенное загрязнение. Проявление остальных эффектов определяется специфическим характером воздействия.

Известно, что хозяйственная деятельность вызывает значительные биоэкологические изменения и трансформирует весь комплекс экологических факторов (Максимов, 1964). Это приводит к тому, что популяционная реакция определяется нарушением отношений в рамках экосистемы, то есть системы более высшего порядка. В данном случае наиболее вероятным представляется разрушение цепей питания. Антропогенная деятельность (в частности, сельскохозяйственное использование территории) могла обусловить снижение пресса хищников и уменьшение доли используемой ими продукции. Подобный эффект был отмечен после освоения целинных земель в Казахстане, где реакцией на уменьшение количества хищников был рост численности сусликов (Гладкина, 1969). Не менее важным следует считать локальные изменения растительного покрова, что не только влияет на качество и количество местообитаний, но и модифицирует кормовые условия грызунов. Отмечено, что даже небольшие по масштабу рубки в лесных массивах и дальнейший процесс изменения растительности на их площади способны вызвать значительные изменения численности грызунов (Свириденко, 1951). При этом реакция на подобные воздействия оказывается видоспецифической.

Данная схема рассуждений позволяет объяснить доминирование рыжей полевки высокой пластичностью этого вида, а субдоминирующее положение подземной полевки — увеличением количества травянистой растительности непосредственно в результате рубок или косвенно, например, через изменение освещенности. Можно полагать, что это лишь некоторые из ключевых причин, весь их комплекс, несомненно, значительно сложнее. Принципиальным, однако, является то, что по прошествии времени после введения режима заповедания происходит восстановление цепей питания, что позволяет популяции привести свои потребности в соответствие с возможностями среды. Это находит свое вы-

ражение в уменьшении общего уровня численности, стабилизации динамики и изменении системы доминирования в доаварийном периоде.

Количественные изменения в составе сообщества при различных уровнях суммарной плотности можно рассматривать как проявление специфической реакции видов на изменения среды. Сходство предъявляемых к среде экологических требований рыжей и подземной полевки достаточно велико (Наумов, 1948). Это обуславливает определенную взаимосвязь изменений численности этих видов. Вероятно, что снижение плотности населения полевки позволяет желтогорлой мыши увеличить свою представленность в сообществе. Нельзя также исключить влияния специфики питания и прочих особенностей образа жизни, где экологическая обособленность мыши более значительна.

Происходящее в послеаварийный период вторичное нарушение экологического баланса не только вызвано другими причинами, но и характеризуется специфическими следствиями. Как было показано ранее, их проявление следует связывать с нарушением трофических отношений и снятием прежних лимитирующих факторов (Межжерин, 1996). В этих условиях реагирование отдельных популяций и сообщества в целом подобны: увеличение численности и дестабилизация динамики. Между тем правомерно предположить, что действие такого мощного фактора, как техногенное загрязнение, в некоторой степени нивелирует видоспецифические отличия в популяционном ответе. Доказывает это не только удивительная однотипность самого характера реакции у разных видов, но и присущая этому периоду синхронность изменений плотности отдельных популяций. Синхронные изменения численности совместно обитающих видов фиксировались неоднократно (Насимович и др., 1948; Тауриньш, 1964). Избыток ресурсов в таких случаях позволяет избежать усиления конкурентных взаимодействий при одновременном увеличении численности популяций. В результате, согласованность изменений плотности популяций можно рассматривать как подтверждение того, что недоиспользование ресурсов снимает лимитирующее действие кормовой базы. Помимо этого, исчезновение характерных отличий и практически одинаковый количественный состав сообщества на фазах пика и депрессии свидетельствует о глубоких нарушениях в системе взаимодействия популяций разных видов.

Установлено, что преобразование среды в результате антропогенного воздействия может существенно нарушать сложившийся характер популяционной динамики (Максимов, 1964; Butler, 1953). В зависимости от формы и интенсивности такого воздействия, подобная ситуация далеко не всегда сопровождается адаптацией и восстановлением экологического баланса. Результаты наблюдений в послеаварийный период позволяют отметить не только отсутствие приспособленности к новым условиям, но и констатировать усугубление деградационных процессов. Наиболее важным аргументом в пользу последнего утверждения является характерное нарастание со временем силы негативных проявлений. Расширение и ускорение колебательных процессов в популяциях может обусловить достижение тех границ, выход за пределы которых будет иметь крайне негативные последствия для популяции (Одум, 1975). Сокращение промежутка времени, необходимого для прохождения всех фаз динамики численности, позволяет провести аналогию с учащением пульса во время болезни. К сожалению, есть все основания считать, что эта болезнь принимает хронический характер, препятствующий нормализации. В результате доминирования случайных процессов, сделать предположение о дальнейшем развитии событий, крайне сложно. Однако несомненно, что подобные популяционные эффекты деформируют весь комплекс взаимосвязей в экосистеме, способствуя тем самым ее деградациии.

Благодарности

Выражаю признательность к.б.н. В. А. Межжерину за высказанные им ценные замечания, а также сотрудникам кафедры зоологии и студентам, принимавшим участие в сборе и обработке материала.

В 1994–1995 гг. исследования проведены при финансовой поддержке Государственного комитета по науке и технологиям Украины (проект 5.3/192).

- Бененсон И. Е., Садыков О. Ф. Концепция и модель популяционной динамики мелких млекопитающих в гетерогенной среде // Журн. общ. биол. — 1989. — 50, № 2. — С. 244–259.
- Власов А. А. Изменение населения мелких млекопитающих лесостепных экосистем Центрально-Черноземного заповедника за последние 40 лет // Экология. — 1996. — № 1. — С. 72–76.
- Гладкина Т. С. Изменение вредоносности сусликов в новых сельскохозяйственных районах // Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений. — 1969. — Вып. 30. — С. 47–64.
- Истомин А. В. Влияние сплошных рубок на популяционную динамику европейской рыжей полевки в условиях южной тайги // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всесоюз. совещ. — М.: Наука, 1987. — Ч. 2. — С. 18–20.
- Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биол. — 1946. — 7, № 6. — С. 417–434.
- Калабухов Н. И. Динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. — 1947. — 26, вып. 6. — С. 503–520.
- Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. — М.; Л.: Наука, 1964. — 252 с.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. — Новосибирск: Наука, 1984. — 250 с.
- Межжерин В. А. Концепция энергетического баланса в современной экологии // Экология. — 1987. — № 5. — С. 15–22.
- Межжерин В. А. Специфика экологического мониторинга // Экология. — 1996. — № 2. — С. 83–88.
- Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевиц О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. — Киев: Наук. думка, 1991. — 202 с.
- Межжерин В. А., Михалевиц О. А. Связь плотности популяций мелких грызунов с состоянием их кормовой базы // Экология. — 1983. — № 5. — С. 49–56.
- Межжерин В. А., Мякушко С. А. Влияние состояния окружающей среды на плотность популяций грызунов Каневского заповедника // Підсумки 70-річної діяльності Канівського заповідника та перспективи розвитку заповідної справи в Україні: Матеріали конф. — Канів, 1993. — С. 52–53.
- Мухачева С. В., Безель В. С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. — 1995. — № 1. — С. 237–240.
- Мякушко С. А. Особенности антропогенного влияния на популяцию грызунов Каневского заповедника // Заповідна справа в Україні. — 1997. — 3, вип. 1. — С. 23–30.
- Насимович А., Новиков Г., Семенов-Тянь-Шанский О. Норвежский лемминг // Фауна и экология грызунов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1948. — Вып. 3. — С. 203–262.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. — М.: Изд-во АН СССР, 1948. — 204 с.
- Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 744 с.
- Плешак Т. В. Влияние лесозексплуатации на репродуктивную способность рыжей полевки в южной тайге // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всесоюз. совещ. — М.: Наука, 1987. — Ч. 2. — С. 23–24.
- Свириденко П. А. Роль деятельности человека в накоплении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов // Зоол. журн. — 1945. — 4, № 6. — С. 347–359.
- Свириденко П. А. Значение грызунов в проблеме лесоразведения и защита от них питомников и полезащитных лесных полос // Тр. Ин-та зоологии АН УССР. — 1951. — 6. — С. 3–45.
- Северцов С. А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных // Журн. общ. биол. — 1942. — 3, № 1–2. — С. 35–62.
- Тауриньш Э. Я. Динамика размножения полевых мышевидных грызунов в Латвийской ССР с 1948 по 1962 г. // Прогноз в защите растений от вредителей и болезней. — Рига: Изд-во ЛатвССР, 1964. — С. 239–261.
- Butler L. The nature of cycle in populations of Canadian mammals // Canad. J. Zool. — 1953. — 31, № 1–3. — P. 242–262.
- Pucek Z., Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Pucek M. Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation // Acta theriol. — 1993. — 38, № 2. — P. 199–232.