

ISSN 1816-9643

Специальный Выпуск

ВОПРОСЫ РАДИАЦИОННОЙ БЕЗОПАСНОСТИ 2013



ЖУРНАЛ ПРОИЗВОДСТВЕННОГО ОБЪЕДИНЕНИЯ "МАЯК"

УДК 574:539.15.047+574.34:599.323
© 2013

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВУРСА

Ю.В. Городилова, М.В. Чибирик

Россия, г. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Описывается динамика численности и биологическое разнообразие сообществ мелких млекопитающих, обитающих на радиационно загрязненной и относительно чистой территории Восточно-Уральского радиоактивного следа. Динамика численности населения мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях совпадают. На загрязненной территории обилие животных в целом ниже. Видовая структура сообществ довольно стабильна, к видам-доминантам относятся малая лесная мышь, красная полевка и пашенная полевка. Направления изменения индексов разнообразия на территории контроля и импакта различаются в годы с низкой численностью, но в целом, за исследуемый период, имеют общие тенденции. Структура сообществ мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях различается в периоды высокой численности, но сходна в периоды депрессии.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ВУРС

Известно, что описание биологического разнообразия надпопуляционных систем, таких как таксоцены или сообщества, в первую очередь опирается на таксономический и таксоценологический аспекты разнообразия [1–3]. Основными параметрами при этом является число видов и их обилие. В экологии принято оценивать таксоценологическое разнообразие с помощью показателей, учитывающих оба этих параметра. К ним относятся такие показатели, как видовое богатство, выравненность видового состава сообщества и мера доминирования отдельных видов [2, 3]. Соотношение этих показателей позволяет оценить равновесность сообщества в целом [4], его устойчивость к различным факторам среды. Анализ динамики этих показателей позволяет понять механизмы приспособления сообществ животных к меняющимся условиям среды. Поскольку техногенно измененные условия обитания обычно не имеют полных природных аналогов, они становятся своеобразным полигоном, на котором могут происходить быстрые перестройки популяций симпатрических видов. Таким образом, целью данной работы являлось описание динамики

численности и оценка биологического разнообразия населения мелких млекопитающих, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа основана на материалах сборов мелких млекопитающих, проведенных с 2003 по 2008 гг. в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на импактной и контрольной территориях (окрестности ЗАТО г. Озёрск, Челябинская область). Импактный участок расположен в южной осевой части ВУРСа в районе заброшенной лежневой дороги, – «лежневка» (60°50' в.д. 55°45' с.ш.) (по терминологии А.И. Ильенко [5]), плотность его радиационного загрязнения почвы по ⁹⁰Sr составляет 23,9–39,8 МБк/м². Контрольный участок вблизи п. Метлино, оз. Кожаккуль (61°01' в.д. 55°49' с.ш.) имеет уровень загрязнения 43,7 кБк/м², что делает его лишь условным контролем, поскольку фоновый уровень для региона составляет 1,5 кБк/м² [6]. Участки удалены друг от друга на 10–12 км.

Отлов проводили методом ловчих линий, используя по 50–100 ловушек-плашек, отстоящих друг от друга на 5 м, в течение трех-пяти суток непрерывного вылова [7]. За 6 лет отработано более 15 тысяч ловушко-суток. Относительная численность животных оценивалась по количеству особей в пересчете на 100 ловушко-суток по стандартной методике [7].

Всего исследовано 10 видов отряда Rodentia (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *Microtus oeconomus*, *Microtus arvalis*, *Microtus gregalis*, *Mus musculus*, *Micromys minutus*, *Sicista betulina*) и представители отряда Insectivora (*Sorex sp.*, *Neomys fodiens*).

Анализ ценогических особенностей населения исследуемых территорий проводили с использованием информационных индексов разнообразия. Использовали стандартные индексы: разнообразия (H) и выравнимости (J) Шеннона, доминирования (D) и выравнимости (E) Симпсона, видового богатства Маргалефа (D_{mg}) [2, 3] и разнообразия Животовского (S_v) [8]. В качестве экспресс-оценки состояния и устойчивости сообществ проводили расчет показателя ассиметрии, основанный на индексах Шеннона и Симпсона [4]. Сходство вариантов населения мелких млекопитающих на импактном и контрольном участках определяли по широко применяемому в экологических исследованиях коэффициенту Чекановского-Сьеренсена (Ics) для количественных показателей в форме b , не чувствительному к разным размерам выборок [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За рассматриваемый период удалось пронаблюдать ярко выраженный трехлетний цикл спада и подъема численности, характерный для цикломорфных животных. Годы 2003 и 2006 были годами пика численности, 2004 и 2007 – годами депрессии, 2005 и 2008 – годами подъема общей численности мелких млекопитающих (рис. 1).

Установлено, что размах колебаний и общая численность в контроле в целом выше, чем на ВУРСе (лежневке). Направления межгодовой динамики общей численности грызунов совпадают на рассматриваемых территориях.

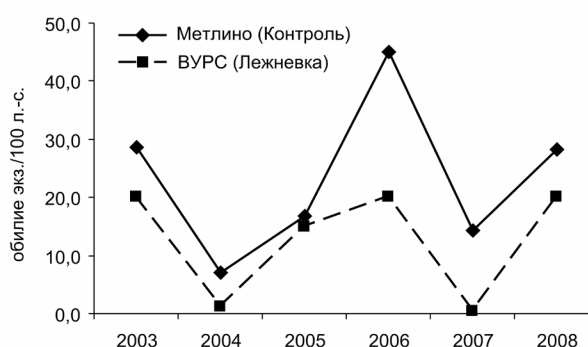


Рис. 1. Динамика относительной численности мелких млекопитающих в зоне ВУРСа

Это косвенно может свидетельствовать о том, что животные, обитающие на контрольных и импактных участках, образуют единое сообщество мелких млекопитающих. Динамика численности отдельных видов, однако, не всегда совпадает с изменением общей численности мелких млекопитающих. Это обстоятельство, в свою очередь, косвенно указывает на наличие специфических популяционно-экологических реакций у разных видов.

Видовой состав сообщества, численность и обилие мелких млекопитающих (грызунов и насекомыхоядных), отловленных за исследуемый период на контрольных и импактных территориях ВУРСа, приведены в табл. 1. Видно, что основу сообщества составляют виды-доминанты, присутствующие в отловах из года в год, к которым относится малая лесная мышь, красная полевка. На контрольном и импактном участках структура фоновых видов несколько отличается. Для контроля характерно присутствие в выборках большого числа полевой мыши, а также в годы с высокой численностью – серых полевков (экономки, пашенной и обыкновенной). Это связано, вероятно, с расположением участков отлова вблизи сельскохозяйственных угодий и берега оз. Кожакуль.

На территории ВУРСа в благоприятные годы дает вспышки численности пашенная полевка, заполняя все подходящие местообитания и, тем самым, негативно влияя на другие виды грызунов. Наличие в выборках редких для этой территории видов мелких млекопитающих (мышь-малютка, домовая мышь, узкочерепная

Таблица 1

Численность и обилие мелких млекопитающих, отловленных на контрольном и импактном участках в зоне ВУРСа, экз. (экз./100 л.-с.)

год место отлова вид	2003		2004		2005		2006		2007		2008	
	Метлино	Лежневка	Метлино	Лежневка	Метлино	Лежневка	Метлино	Лежневка	Метлино	Лежневка	Метлино	Лежневка
Малая лесная мышь	69	19	43	5	60	25	15	9	69	6	45	1
	7,11	1,27	2,95	0,56	4,80	1,64	1,93	0,46	4,79	0,28	11,25	0,13
Полевая мышь	52	3	2		18	16	42	10	41	2		
	5,36	0,20	0,14		1,44	1,05	5,41	0,51	2,85	0,09		
Красная полевка	35	35	24	2	37	6	166	39	77	2	53	14
	3,61	2,33	1,65	0,22	2,96	0,39	21,39	1,98	5,35	0,09	13,25	1,78
Пашенная полевка	14	195	7	2	31	100	3	120	1			8
	1,44	13,00	0,48	0,22	2,48	6,56	0,39	6,09	0,07			1,02
Полевка- экономка	58	9	20	1	8	1	8		2			
	5,98	0,60	1,37	0,11	0,64	0,07	1,03		0,14			
Обыкновенная полевка	18	3	1		1	44	8	68				20
	1,86	0,20	0,07		0,08	2,89	1,03	3,45				2,54
Узкочерепная полевка					1							
					0,08							
Домовая мышь						1						
						0,07						
Мышь-малютка									3			
									0,21			
Лесная мышовка			1			1		5				1
			0,07			0,07		0,25				0,13
Бурозубки	31	38	6	1	54	33	108	144	13		15	114
	3,20	2,53	0,41	0,11	4,32	2,17	13,92	7,31	0,90		3,75	14,47
Обыкновенная кутора	1											
	0,10											
Общая численность, экз.	278	302	104	11	210	227	350	395	206	10	113	158
Общее обилие, экз./100 л.-с.	28,66	20,13	7,14	1,22	16,80	14,91	45,10	20,05	13,89	0,46	28,25	20,05

полевка, лесная мышовка и кутора) отражает достаточность приложенных при сборе материала ловчих усилий. Следует отметить, что землеройки, а именно, бурозубки, являются неотъемлемой частью сообщества мелких млекопитающих на исследуемой территории.

Для оценки однородности структуры населения на контрольной и импактной территориях ВУРСа (по видам, для которых ожидаемые частоты в ячейках таблицы сопряженности в предположении однородности >3) был проведен сравнительный анализ с ис-

пользованием критерия χ^2 для парных случаев (табл. 2). При сравнении выборок грызунов, добытых нами на контрольном и импактном участках, было установлено, что структура населения грызунов (сем. *Muridae* и *Cricetidae*) неоднородна в годы с высокой численностью (2003, 2005, 2006) и весьма однородна в годы депрессии (2004, 2007). Вероятно, это связано с тем, что в неблагоприятные периоды с низкой численностью животных на данных территориях сохраняются только виды-доминанты, выполняющие общие функции грызунов по поддержанию жизнедеятельности всего биотического сообщества.

Мелкие млекопитающие, как известно, относятся к цикломорфным животным, период колебания их численности составляет обычно 2–3 года. Из флуктуаций численности отдельных видов складывается общая динамика численности сообществ. При рассмотрении популяционных циклов для разных видов (рис. 2), постоянно встречающихся на обеих исследуемых территориях (контроль и лежневка), можно выделить три группы видов по совпадению фаз динамики численности:

а) виды, фазы динамики численности которых совпадают с динамикой общей численности мелких млекопитающих, а также между контрольными и импактными выборками. Это красная полевка и бурозубки, именно они задают направление изменения общей численности животных (рис. 2А и Б);

б) виды, фазы численности которых совпадают с общей численностью животных, но

не всегда идут синхронно на контрольной и импактной территориях. Полевая мышь в некоторые годы весьма обильна на контрольном, а пашенная полевка – на импактном участке (рис. 2В и Г);

с) виды, фазы численности которых не совпадают с общей динамикой численности мелких млекопитающих, но хорошо совпадают между контрольным и импактным участками. Малая лесная мышь показывает двухлетний популяционный цикл за весь период отлова (рис. 2Д), кроме 2008 г., когда в силу совместного действия неблагоприятных факторов среды произошел сбой в структуре сообщества в целом. Численность полевки-экономки, будучи относительно высокой в начале периода отлова животных, постепенно сошла на нет (рис. 2Е).

Структура видов-доминантов и субдоминантов на контрольном участке довольно устойчива, к ним относятся малая лесная мышь, красная полевка, полевая мышь, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка. На территории лежневки постоянно выделяется вид-доминант (пашенная полевка), за исключением годов депрессии, когда сокращение ее численности привело к смене доминанта. Численность субдоминантов на импактном участке подвержена резким флуктуациям, и в разные годы к ним относятся разные виды.

Представляло интерес статистически оценить влияние разных факторов (видовой состав сообщества, год (фаза динамики) численности и место отлова животных) на соотношение ви-

Таблица 2

Оценка однородности структуры населения грызунов на территории ВУРСа
(критерий χ^2 для парных случаев)

год	2003		2004		2005		2006		2007		2008	
место	контроль	лежневка	контроль	лежневка	контроль	лежневка	контроль	лежневка	контроль	лежневка	контроль	лежневка
N	246	264	97	10	156	193	242	246	193	10	98	43
χ^2	275,07		2,47		92,43		243,34		2,36		25,84	
p	<<0,001		0,48		<<0,001		<<0,001		0,31		<<0,001	
d.f.	5		3		4		4		2		1	

Примечание. N – объём выборок; d.f. – число степеней свободы.

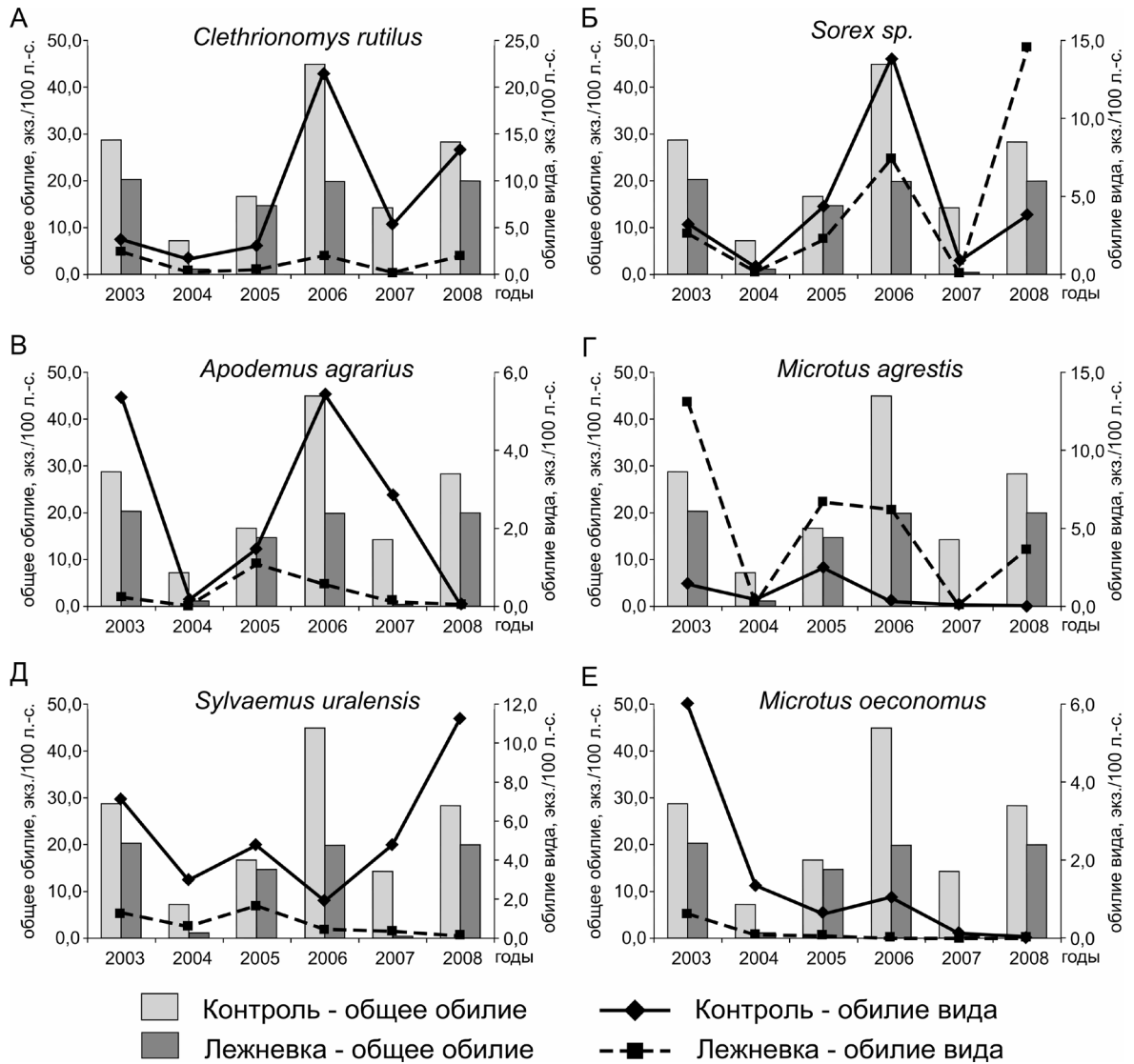


Рис. 2. Динамика численности отдельных видов на фоне общей динамики численности сообщества мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях ВУРСа

довых частот встречаемости, используя традиционный метод лог-линейного анализа с применением χ^2 -критерия отношения максимального правдоподобия частных и маргинальных ассоциаций (связей) между факторами. В результате проведенного этого анализа, включающего все полученные при многолетнем отлове ма-

териалы, нами было установлено проявление статистически значимых влияний самих факторов и взаимодействий между их комбинациями (табл. 3).

Максимальный вклад в распределение частот встречаемости отдельных видов вносит фактор видового состава исследуемых сообществ.

Таблица 3

Оценка частных и маргинальных ассоциаций (связей) между факторами на основе χ^2 -критерия отношения максимального правдоподобия

Факторы и их взаимодействия	Степени свободы	Частная связь		Маргинальная связь	
		χ^2	p	χ^2	p
Видовой состав	11	2849,6	<<0,001	2849,600	<<0,001
Фаза численности	5	717,6	<<0,001	717,600	<<0,001
Место отлова	1	10,3	=0,0014	10,300	=0,0014
Видовой состав × Фаза численности	55	791,8	<<0,001	963,600	<<0,001
Видовой состав × Место отлова	11	736,6	<<0,001	908,500	<<0,001
Фаза численности × Место отлова	5	105,7	<<0,001	277,550	<<0,001
Все факторы	55			239,700	<<0,001

ществ. При взаимодействии разных факторов максимальный вклад отмечается в комплексе «видовой состав × место отлова». Это означает, что видовая структура сообщества зависит от условий окружающей среды, то есть наличия или отсутствия повышенного радиационного фона, а также от микростациальных особенностей местообитаний.

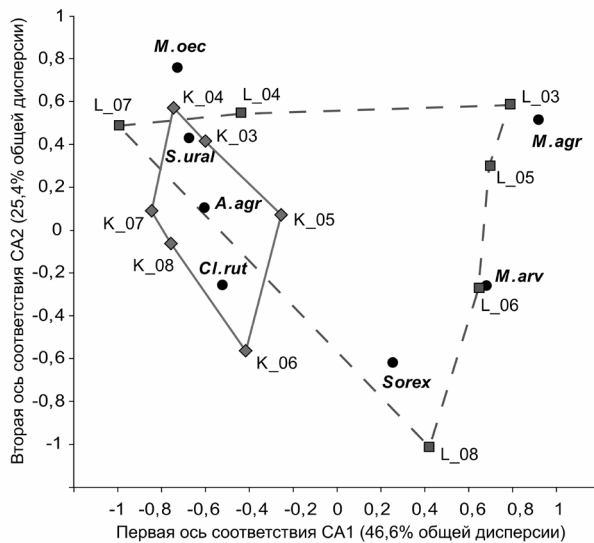
Для визуализации многолетней динамики разнообразия контрольного и импактного таксонов грызунов мы провели по частотам встречаемости видов многомерный анализ соответствия (correspondence). Было показано, что вдоль первой оси проявилось своеобразие контрольной и импактной выборок (рис. 3). Данное обстоятельство косвенно может указывать на влияние отдаленных последствий влияния хронического радиационного загрязнения (более 100 поколений животных) на разнообразие сообществ мелких млекопитающих в зоне влияния ВУРСа.

Соотношение частот встречаемости отдельных видов определяет положение выборок в пространстве первых двух осей соответствия (CA1-CA2). В контроле видами, формирующими основу населения мелких млекопитающих в разные годы, являются малая лесная мышь, полевая мышь, красная полевка, полевка-экономка. Ординаты выборок 2003 и 2004 гг. обусловлены высокой численностью полевки-экономки,

а противоположное расположение выборки 2006 г. определено абсолютным доминированием красной полевки. Размещение в плоскости первых двух осей выборок 2005, 2007 и 2008 гг. может быть связано с приблизительно равной высокой численностью малой лесной мыши и красной полевки, а также наличием полевой мыши. На лежневке абсолютное доминирование пашенной полевки в годы высокой численности мелких млекопитающих (2003, 2005, 2006, 2008) и резкое снижение ее численности в годы депрессии (2004, 2007) обуславливают различие положений выборок этих лет.

Выявлена взаимосвязь между фазами динамики численности животных и циклами динамики численности отдельных видов, являющимися доминантами, поскольку в годы депрессии численности структура сообщества мелких млекопитающих на лежневке приближается к таковой в контроле (рис. 3). Из рисунка видно также, что общий разброс годовых ординат у импактного таксоцена существенно выше, чем у контрольного, т.е. структура сообществ на импактном участке менее стабильна, чем на контрольном.

По нашим данным в разные годы на контрольной территории число видов, действительно, относительно стабильно (за исключением 2008 г.), тогда как на лежневке оно снижается в годы депрессии численности животных.



К – контроль, L – лежневка; 03–08 – 2003–2008 годы

Рис. 3. Результаты многомерного анализа соответствия (correspondence analysis) частот встречаемости видов (*S. uralensis*, *A. agrarius*, *C. rutilus*, *M. agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis*, *Sorex sp.*) на контрольном и импактном (лежневка) участках в зоне влияния ВУРСа

Обилие животных изменяется синхронно на обоих участках, однако в контроле оно оказывается постоянно выше, чем на импактном участке. Синхронность изменения обилия на контрольном и импактном участках указывает на относительную стабильность существования сообщества мелких млекопитающих из загрязненных радионуклидами ценозов.

Изменения индексов разнообразия имеют различный характер на территории контроля и лежневки в годы с низкой численностью, но в целом, за исследуемый период, имеют общие тенденции (рис. 4). Для оценки биологического разнообразия использовали информационные индексы, широко применяемые в современных экологических исследованиях. Индексы неоднородности, основанные на оценке относительного обилия видов, одновременно учитывают и выравненность, и видовое разнообразие. На контрольной территории в годы депрессии численности разнообразие (индекс

Шеннона) снижается относительно периодов высокой численности (2003, 2005 и 2008 гг.). Пик численности в 2006 г. обусловлен абсолютным доминированием красной полевки, поэтому показатель разнообразия не высок. На территории лежневки в первый наблюдаемый год депрессии численности животных (2004) разнообразие повышается, так как в выборке были представлены многие типичные для этого местообитания виды, но в единичных количествах. Во второй год депрессии (2007) разнообразие ожидаемо снизилось, поскольку выборку составили представители всего трех видов. По индексу разнообразия Симпсона наблюдается сходная динамика.

Примененный нами индекс разнообразия Животовского зависит от изменения обилия редких видов, т.е. чем больше видов, представленных единичными особями, тем ниже разнообразие. Эта закономерность наблюдается в изменении значений индекса в рассматриваемых выборках. При высоком доминировании какого-либо одного вида в сообществе закономерно снижается показатель выравненности, а иногда и показатель разнообразия. Такие ситуации наблюдаются в контроле 2006 г., когда абсолютным доминантом была красная полевка, и на лежневке в 2003, 2005 и 2006 гг., когда доминировала пашенная полевка.

Изменения значений показателя видового богатства (индекс Маргалефа) в контроле соответствуют изменению обилия мелких млекопитающих на этой территории, то есть видовое богатство возрастает с увеличением обилия животных. Особенно резкое его возрастание отмечено в нетипичном по структуре выборке 2008 г., когда было зафиксировано всего 2 вида, но представленных в высоком обилии. На лежневке эта закономерность также прослеживается, кроме 2007 г. депрессии численности, когда значение индекса не изменяется относительно благоприятных периодов, так как индекс Маргалефа чувствителен к исходному размеру выборки (всего 10 особей).

Соотношение количества и обилия видов мелких млекопитающих может быть хорошим индикатором состояния и направления динамики экосистем. Показатель асимметрии, основанный на совокупности показателей биологического разнообразия, позволяет судить о

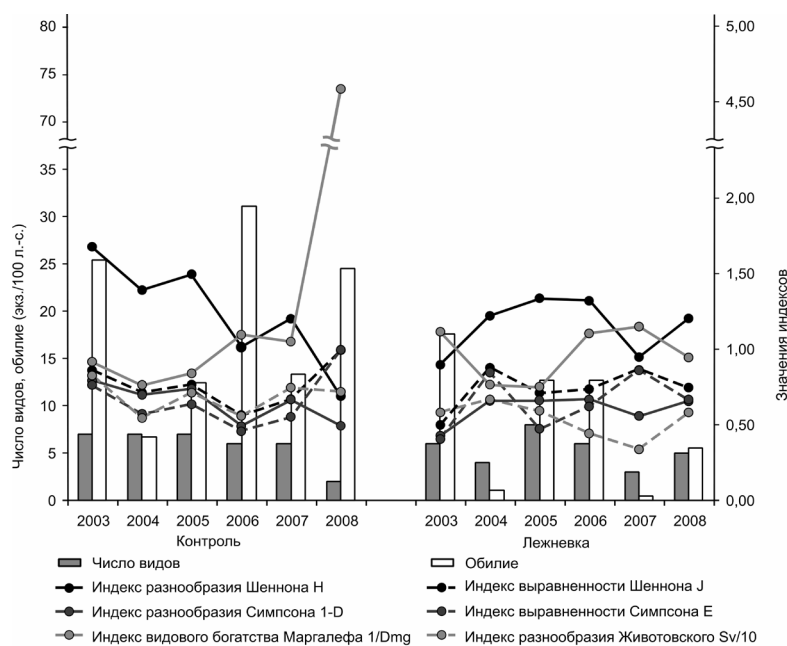


Рис. 4. Соотношение числа видов, обилия и статистических индексов видового богатства, выравненности и доминирования

равновесности сообществ и оценивать их динамику в отношении действующих факторов [4]. Чем ниже показатель асимметрии, тем более богатым и равновесным является сообщество. Значения индексов и значения показателя асимметрии приведены в табл. 4.

Среднее показателя асимметрии для контроля равно 0,065, для лежневки – 0,060. В целом на контрольной и импактной территориях показатели ассиметрии не имеют достоверных различий. Это свидетельствует о том, что на изучаемой территории сформированы таксоцены грызунов с довольно устойчивой структурой, которые практически не различаются на контрольной и на загрязненной территориях. Однако в отдельных ситуациях индекс ассиметрии достигает значения 0,100 и даже более, что говорит о пластичности реакций сообщества. Сообщества мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях хорошо различаются по использованным нами индексам в периоды высокой численности, но проявляют высокое сходство в период ее депрессии (2004, 2007 гг.).

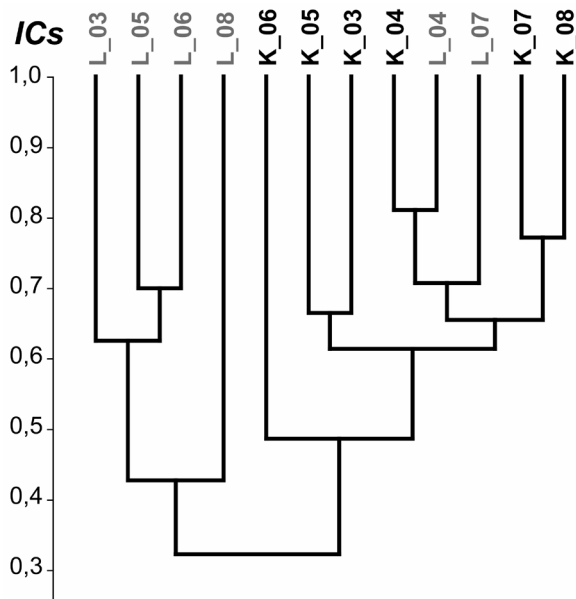
Сходство таксоценов грызунов по частотам видов в разные годы на контрольной и импактной территориях определяли по коэффициенту Чекановского-Съеренсена (I_{cs}) [3]. На рис. 5 показана дендрограмма сходства сообществ мелких млекопитающих, населяющих разные территории Восточно-Уральского радиоактивного следа. Сообщества животных на территории контроля и лежневки хорошо различаются в благоприятные периоды, характеризующиеся высокой численностью животных, но имеют высокое сходство в периоды депрессии (2004, 2007 гг.).

Таким образом, в ходе данной работы проведено описание особенностей сообществ мелких млекопитающих, обитающих в радиационном биогеоценозе. При рассмотрении сообществ мелких млекопитающих, обитающих на радиационно-загрязненной и контрольной территории в зоне влияния ВУРСа, нами отмечено следующее. На изучаемой территории сформированы сообщества с устойчивой структурой, которая не имеет существенных отличий на загрязненном участке и контроле.

Таблица 4

Значения индексов биоразнообразия грызунов, обитающих в зоне ВУРСа

Место отлова	Год	Индекс разнообразия				Показатель асимметрии
		1/H	J	1-D	E	
Контроль	2003	0,596	0,862	0,794	0,764	0,048
	2004	0,718	0,715	0,700	0,575	0,023
	2005	0,668	0,769	0,740	0,638	0,027
	2006	0,985	0,566	0,493	0,460	0,103
	2007	0,831	0,671	0,668	0,555	0,038
	2008	1,450	0,995	0,497	0,997	0,153
Лежневка	2003	1,114	0,501	0,430	0,409	0,130
	2004	0,819	0,881	0,660	0,847	0,034
	2005	0,748	0,643	0,658	0,476	0,038
	2006	0,756	0,738	0,671	0,625	0,026
	2007	1,052	0,865	0,560	0,862	0,095
	2008	0,830	0,749	0,658	0,667	0,039



Участки: К – контрольный; Л – импакт.
03–08 – 2003–2008 годы

Рис. 5. Дендрограмма сходства сообществ мелких млекопитающих, населяющих контрольную и импактную территории ВУРСа

Многолетняя динамика численности населения мелких млекопитающих как общая, так и по отдельным видам в целом совпадает на контрольной и импактной территориях. Биотопические особенности этих территорий оказывают большее влияние на различия в видовом составе, чем радиационный фактор. В целом за исследуемый период на территории контроля и лежневки изменения индексов разнообразия имеют общие тенденции, исключая годы с низкой численностью. Сообщества мелких млекопитающих на контрольной и импактной территориях в зоне влияния ВУРСа хорошо дифференцируются в периоды высокой численности, но имеют высокое сходство в периоды депрессии (2004, 2007 гг.).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11–04–00720 и поддержке научных школ НШ–5325.2012.4, а также проекта 12–М–24–2016 Президиума фундаментальных исследований Президиума УрО РАН. Авторы выражают благодарность д.б.н., проф. Васильеву А.Г., д.б.н. Васильевой И.А. за помощь в обсуждении результатов исследования, к.б.н. Тарасову О.В. за помощь в организации исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чернов Ю.И. Экология и биогеография: избр. работы. – М.: КМК, 2008. – 580 с.
2. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
3. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
4. Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // Сиб. экол. журн. – 2008. – Т. 40. – № 5. – С. 783–791.
5. Ильенко А.И. Факторы, определяющие уровень накопления радиоактивного стронция-90 в популяциях темных полевков, обитающих на загрязненной территории // Экология птиц и млекопитающих: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1967. – С. 126–132.
6. В.И. Уткин и др. Особенности радиационной обстановки на Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 154 с.
7. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. – М.: ЛКИ, 2008. – 416 с.
8. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41. – № 6. – С. 828–836.